П-120

ISSN 0366-502X

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск 171

«НАУКА»
1995

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ГЛАВНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД им. Н.В. ЦИЦИНА

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск 171

СБОРНИК НАУЧНЫХ СТАТЕЙ

МОСКВА
"НАУКА"
1995

ББК 28.5
Б 98
УДК 58(06)

Ответственный редактор

член-корреспондент РАН *Л.Н. Андреев*

Редакционная коллегия:

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

Рецензенты:

доктор биологических наук *С.Е. Коровин,*
кандидат биологических наук *Л.В. Рункова*

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 171. – М.: Наука, 1995. –
Б98 141 с.: ил.
ISBN 5-02-004751-1

В юбилейном выпуске, посвященном 50-летию Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук, помещены материалы об итогах полувековой научной деятельности ГБС, освещены основные направления исследований и некоторые частные вопросы в области интродукции, флористики и систематики, озеленения, морфологии и анатомии, физиологии, защиты растений, отдаленной гибридизации.

Выпуск рассчитан на биологов широкого профиля: интродукторов, флористов, морфологов, специалистов по защите растений, физиологии, озеленению.

Б 1906000000-036 / 042(02)-95 148-95, I полугодие **ББК 28.5**

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. *S.E. Korovin*
Cand. Bio. Sci. *L.V. Runkova*

П113746

Bulletin of the Main Botanical Garden. Is. 171. – M.: Nauka, 1995. 141 p.

This jubilee edition of the Bulletin of the Main Botanical Garden is dedicated to the 50-th anniversary of the Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of the Russian Academy of Sciences. It reports the results of the 50 years' activity of the Main Botanical Garden, highlights the main lines of research as well as some particular issues of plant introduction, floristics, taxonomy, plant protection, landscape and shade gardening, morphology and anatomy of native and introduced species. The edition is intended for biologist, horticulturists, taxonomists, landscape designers and professionals on plant protection.

ISBN 5-02-004751-1

© Коллектив авторов, 1995
© Российская академия наук, 1995

ЮБИЛЕЙНЫЙ ВЫПУСК "БЮЛЛЕТЕНЯ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА".

Посвящен 50-летию Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук

УДК 58.006:061.75

© Л.Н. Андреев, 1995

ИТОГИ НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК ЗА 50 ЛЕТ

Л.Н. Андреев

В настоящее время в Российской Федерации имеется около 70 ботанических садов и дендриев, расположенных в различных городах и регионах страны. Некоторые из них основаны более двух столетий назад, другие находятся в периоде становления и развития. Но все они внесли и вносят огромный вклад в дело обогащения растительных ресурсов нашей страны, охрану растительного мира и сохранения генофонда растений, в развитие ботанической науки.

Особая роль среди этих научных учреждений принадлежит Главному ботаническому саду (ГБС) РАН, значение которого в развитии всей системы ботанических садов трудно переоценить.

Решение Правительства о создании в Москве самого крупного в стране ботанического сада было принято 21 января 1945 г., в связи с 220-летием основания Российской академии наук. Это решение, принятое незадолго до окончания Великой Отечественной войны, было проникнуто заботой о будущем нашего народа и строительстве новой мирной жизни. Президиум Академии наук СССР 14 апреля 1945 г. присвоил вновь организованному учреждению название "Главный ботанический сад Академии наук СССР".

Строительство Ботанического сада, его развитие и становление как ведущего научно-исследовательского учреждения экспериментальной ботаники неразрывно связаны с именем выдающегося ученого-ботаника и селекционера, дважды Героя Социалистического Труда, лауреата Ленинской и Государственной премий СССР академика Николая Васильевича Цицина, который был его директором со дня основания в течение 35 лет.

Главный ботанический сад – крупнейший в Европе. Он расположен на площади в 361 га Останкинского лесопаркового массива. Из общей площади сада более половины занимает хорошо сохранившийся лес, центральная часть которого – уникальная для многомиллионного города заповедная дубрава. Лесная и луговая растительность, разнообразный рельеф с прудами и речками позволяют посетителям знакомиться с природой среднерусской полосы.

ГБС входит в состав Отделения общей биологии Российской академии наук как научно-исследовательский институт, основная задача которого – сохранение генофон-

да растений природной флоры и разработка теоретических основ интродукции и акклиматизации растений с целью наиболее эффективного использования мировых растительных ресурсов.

Задача и принципы организации Ботанического сада, сформулированные при его основании, получили свое дальнейшее развитие при проектировании. Проект строительства разрабатывался большим коллективом архитекторов, ботаников и инженеров под руководством и при непосредственном участии академика Н.В. Цицина. В новом научном учреждении практическая деятельность его сотрудников по мобилизации и изучению растительных ресурсов должна была гармонично сочетаться с глубокой комплексной теоретической разработкой проблем интродукции и акклиматизации растений.

В первые годы строительства Ботанического сада большое внимание было уделено накоплению ботанических коллекций как основы для создания запланированных экспозиций растений и научно-исследовательской работы.

Для привлечения растений с целью интродукционного испытания была проведена большая работа по анализу флор, включая оценку флористических богатств по биологическим и хозяйственным признакам.Разработаны основные принципы и методы изучения интродуцированных растений.

Сбор растений для коллекций и экспозиций проводили в основном в экспедициях, при этом отбирали виды, экотипы и формы, наиболее перспективные для интродукции в условиях нашей зоны. За истекший период проведены экспедиции в разные ботанико-географические регионы бывшего СССР (Средняя Азия, Кавказ, Дальний Восток, Сибирь, Алтай, европейская часть РФ) и зарубежные страны (Куба, Индия, Гана, Монголия, Вьетнам, США, страны бассейна Индийского океана).

Получению семян и растений способствовали также ученые ботанических садов стран ближнего и дальнего зарубежья. ГБС поддерживает связь с 650 ботаническими садами, арборетумами и научными учреждениями более 60 стран. За 50 лет было получено по обмену 430 тыс. образцов семян. Послано в обмен более 1 млн образцов семян. Начиная с 1946 г., Сад выпускает обменный список семян (делектус).

Проведенная работа по мобилизации растений, которая продолжается и в настоящее время, позволила собрать обширные коллекционные фонды и создать содержательные экспозиции отделов природной флоры, дендрологии, декоративных, тропических и культурных растений.

В настоящее время в ГБС собраны богатейшие коллекции живых растений практически со всех континентов земли, насчитывающие свыше 21 тыс. наименований (более 11 тыс. видов, форм и разновидностей и около 10 тыс. садовых форм и сортов).

Коллекция растений природной флоры (около 2500 видов, в том числе около 400 редких и исчезающих видов) – одна из крупнейших коллекций нашей страны. В ее составе преобладают многолетние травянистые растения. В интродукционном эксперименте испытано около 8000 видов. Экспозиции расположены на площади 30 га и построены по ботанико-географическому принципу. В них представлены самые типичные растения основных районов нашей страны. Искусственно созданные ландшафты отражают наиболее характерные растительные сообщества этих районов.

Значительную территорию (75 га) занимает дендрарий. Здесь высажено около 20 тыс. деревьев и кустарников. Систематический принцип положен в основу коллекции древесных растений, в которой в настоящее время более двух тысяч таксонов. Экспозиции дендрария построены в ландшафтном стиле и хорошо сочетаются с заповедной дубравой. В них много интересных деревьев и кустарников, которые никогда раньше не встречались в парках Подмосковья.

В отделе декоративных растений собраны и изучаются более 7000 сортов многолетних и однолетних цветочно-декоративных растений. За 50-летний период работы через интродукционное испытание прошли растения 22 тыс. наименований.

В фондовой оранжерее, площадь которой составляет 5000 м^2, собрана богатая коллекция тропических и субтропических растений, насчитывающая около 5000 природных видов и разновидностей и около 1500 садовых форм и сортов. Через интродукционный эксперимент прошло более 6000 видов тропических и субтропических растений.

В отделе культурных растений на площади 18 га демонстрируется 890 видов и более 2000 сортов растений. Изучено около 5000 видов и сортов новых и малораспространенных культурных растений, сортов отечественной и зарубежной селекции, перспективных для введения в культуру в средней полосе европейской части. В экспозициях представлена история культурных растений и их эволюция, выявляются закономерности изменения растений под влиянием переноса в новые условия.

Богатейшие коллекции растений Сада составляют национальную ценность и являются экспериментальной базой для разносторонних исследований и источником новых растений для практического использования.

В настоящее время научно-исследовательская деятельность ГБС РАН проводится по нескольким направлениям. Основными из них являются научные основы сохранения генофонда растений природной флоры в условиях ex situ и разработка теоретических основ и общих вопросов интродукции растений: анализ флор и мобилизация растительных ресурсов РФ и зарубежных стран; первичная оценка новых растений; изучение изменчивости растений в природе и под влиянием переноса из природы в культуру; разработка приемов выращивания интродуцентов.

Другое крупное направление – разработка теоретических основ отдаленной гибридизации с целью создания хозяйственно-ценных видов, форм и гибридов растений. Результаты скрещивания растений, принадлежащих к разным видам и родам, как и скрещивания культурных растений с дикорастущими, убедительно свидетельствуют о том, что отдаленная гибридизация является эффективным методом селекции сортов совершенно новых, не существовавших ранее растений.

Важным направлением исследований является интродукция и изучение декоративных растений природной флоры; мобилизация и испытание сортового разнообразия цветочно-декоративных культур, сортооценка, подбор ассортимента и использование ценных сортов для городского озеленения.

Разработка теоретических основ устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды, иммунитета и методов защиты интродуцируемых растений от вредителей и болезней – важная научная проблема, имеющая большое практическое значение. Особенно она актуальна для интродукционных учреждений, проводящих исследования с растениями, различающимися по своим биологическим особенностям и устойчивостью к абиотическим и биотическим факторам.

Значительное внимание уделяется разработке научных основ строительства и реконструкции ботанических садов, в которых следует особенно выделить работы методического плана по созданию экспозиций растений.

Анализ ботанико-географических, эколого-систематических и морфолого-биологических закономерностей интродукции растений в отделе природной флоры позволили М.В. Культиасову [1] сформулировать эколого-исторический метод оценки интродукционных возможностей растений и определения путей введения их в культуру. Концепция интродукционной устойчивости растений, предложенная Н.В. Трулевич [2], позволяет анализировать эффективность интродукции растений из разных ботанико-географических регионов, создавать искусственные фитоценозы, в том числе экспозиции из эколого-фитоценотически обоснованных сочетаний растений. Проведены исследования отдельных практически важных родовых комплексов. Данные, полученные в ходе биоморфологических наблюдений при интродукции, во многих случаях уточняют вопросы систематики отдельных растений [3].

В отделе дендрологии на основе изучения ритма сезонного развития растений разработан метод количественной интегральной оценки жизнеспособности и перспектив-

ности интродуцированных растений [4]. С помощью такой оценки были отобраны перспективные виды или внутривидовые варианты для практического использования. Например, древесные растения, рано начинающие вегетацию и рано ее завершающие, обладают наиболее благоприятным типом сезонного развития для интродукции в средней полосе европейской части России.

Проведена большая работа по изучению биологии развития семян древесных растений, формирующихся в новых условиях среды [5]. Разработана методика рентгенографического определения качества семян. Выявлены виды, продуцирующие в условиях интродукции семена лучшего качества, чем в природных ценозах, и виды, у которых качество семян в природе выше, чем в условиях интродукции. Полученные данные существенно дополняют характеристику интродуцентов и служат критерием при определении перспективности различных систематических групп растений и географических районов для интродукции.

Многолетнее изучение огромного разнообразия сортов ведущих цветочно-декоративных растений в отделе декоративных растений дало возможность разработать принципы и методику сравнительной сортооценки декоративных культур [6] и соответственно вести отбор лучших сортов по комплексу декоративных признаков и хозяйственно-биологических особенностей. Важнейшие положения этой методики составляют основу системы государственного сортоиспытания цветочно-декоративных культур.

Анализ фитоценозов широколиственных лесов умеренной зоны как источников интродукции травянистых многолетников позволил Р.А. Карписоновой [7] обосновать фитоценотический метод интродукции растений природной флоры. Использование данного метода помогло собрать крупную коллекцию лесных многолетников (700 видов) и предложить для озеленения затененных участков ассортимент многолетников в количестве 165 видов растений. Выявлены взаимосвязи процессов роста, репродукции, разработаны количественные методы определения границ оптимума и нормы жизненных функций растений, что имеет существенное значение для теории интродукции.

В результате экспериментальных исследований, проведенных совместно с Ассоциацией голландских цветоводов, была разработана новая технология, обеспечивающая высокий выход цветущих растений тюльпанов, гиацинтов и нарциссов в заранее планируемые сроки [8].

В результате анализа тропической зоны земного шара с целью выявления источников интродукции определены флористические особенности отдельных регионов, экологические амплитуды видов, конструирующих фитоландшафты, экологический облик будущих интродуцентов. Разработана методика прогнозирования реакций растений на условия культуры с учетом эколого-географических сопоставлений, выявлены факторы, лимитирующие рост и развитие растений в условиях оранжереи [9]. Морфологическое изучение многочисленных видов и экологических форм тропических растений внесло серьезные уточнения в систему жизненных форм и дало возможность разработать классификационную схему, основанную на устойчивых вегетативных признаках [10].

В последние годы изучены закономерности формирования культигенного ареала, возникающего вне пределов естественного распространения таксона под влиянием культуры [11]. Выделены основные направления адаптации растений, которые следует учитывать при интродукционных работах.

Много внимания было уделено скринингу новых ресурсных растений тропической и субтропической флор и в настоящее время сформулированы научные основы поиска новых лекарственных растений, включающих несколько возможных подходов: этногеографический параллелизм, поиск терапевтических и морфологических корреляций. Этногеографический параллелизм предполагает поиск таксономически близких растений, имеющих одинаковое применение в достаточно удаленных или изолированных географических районах. Это относится также к сходному применению одного

и того же широко распространенного вида в народной медицине в различных местах его протяженного ареала.

Интродукционное испытание отечественных и зарубежных сортов яблони, груши, смородины, крыжовника, малины, земляники позволило отобрать сорта, перспективные для промышленного выращивания и садоводов-любителей. Выделены перспективные для средней полосы России сорта и формы новых и малораспространенных плодовых и ягодных растений – высокорослой голубики, клюквы крупноплодной, жимолости, актинидии, лимонника, лоха многоцветкового, айвы японской и др., а также эфиромасличных растений – мяты, фенхеля, майорана, эстрагона, лаванды, мелиссы, душицы и др.

Проблема сохранения генофонда растений природной флоры с каждым годом приобретает все большее значение, поэтому в ГБС ведутся обширные исследования в этой области. Среди основных результатов следует отметить разработку принципов классификации дендрофлоры бывшего Союза, позволяющих разделить виды по необходимости их охраны и установить форму и степень срочности ее организации. В основу классификации положен принцип комплексной оценки каждого вида по величине, динамике и характеру ареала, обилию, наличию прямого и косвенного антропогенного воздействия на природные популяции, таксономической значимости, возобновляемости в природе. Разработаны приемы выращивания редких и исчезающих видов растений. Обобщены материалы о культивировании 1214 редких видов в 99 ботанических садах России и стран, входивших ранее в состав СССР [12].

В последние годы коллектив ботанического сада уделял большое внимание озеленению г. Москвы. Завершена работа по выявлению ценных природных объектов на территории лесопаркового пояса Москвы. Подготовлены и переданы Институту Генплана г. Москвы предложения для разработки Территориально-комплексной системы охраны природы Москвы и Подмосковья.

В современных условиях сложной экологической обстановки в Москве проблема благоустройства и озеленения города приобретает все большее значение. Главным ботаническим садом проведен анализ применяемого в городском озеленении ассортимента растений. В результате этой работы выявлено, что видовое разнообразие растений, используемых в озеленении, составляет в основном только около 100 наименований, что говорит о несовершенстве зеленых насаждений столицы России. В целях устранения этого недостатка и улучшения положения дел с озеленением г. Москвы Садом предложен ассортимент декоративных растений (деревьев, кустарников, травянистых многолетников) для различных типов городских насаждений: лесопарков, парков, скверов, бульваров, уличных посадок и интерьерного озеленения [13]. Он включает около 600 видов и форм высокодекоративных и устойчивых к неблагоприятным факторам городской среды древесных и свыше 1000 видов и сортов цветочно-декоративных растений. Среди них растения разной степени устойчивости к вредным примесям в атмосфере, повреждаемости вредителями и болезнями, различной зимостойкости и способности к восстановлению габитуса. Это позволило в рекомендуемом ассортименте древесных растений выделить группы основного и ведущего ассортимента (130 видов), дополнительного (284 вида) и ограниченного (186 видов) применения. Разработаны принципы формирования городских насаждений, способствующих улучшению экологической среды, и рекомендации по приемам использования и создания различных типов городских насаждений.

Огромные коллекционные фонды растений, собранные в ГБС РАН, являются прекрасным объектом для проведения важных теоретических исследований. В результате многолетних изысканий определены биохимические критерии эволюционной подвинутости отдельных таксонов; на основе изучения каталитических особенностей ферментов вегетативных органов и семян растений, строения белковых комплексов, аминокислотного состава, иммунохимических и электрофоретических свойств белков

выдвинута концепция, согласно которой в основе биохимической эволюции лежит эволюция белковых веществ. А.В. Благовещенским [14] сформулирован показатель эволюционной подвинутости таксонов, отражающий соотношение отдельных белков в растениях.

Обосновано положение об адаптивной роли проламинов и разработан метод (принцип) создания трансгенных растений на основе замены проламинов "южного типа" на проламины "северного типа" у злаков для повышения их адаптивного потенциала при интродукции видов, имеющих южное происхождение, в более северные районы.

Изучение влияния эндогенных и экзогенных регуляторов роста показало, что каждой фазе развития растений соответствует определенный уровень фитогормонов, поддерживающий необходимый гормональный баланс в дифференцирующихся тканях. Полученные данные позволили разработать методы применения синтетических аналогов фитогормонов и ретардантов для ускорения адаптации ценных растений. Исследования по влиянию гиббереллина на рост, цветение и декоративные качества растений в зависимости от фазы развития и сортовых особенностей явились научной основой для разработки способов его использования в декоративном садоводстве.

Исследованы некоторые физиологические процессы на разных этапах онтогенеза при адаптации растений к изменившимся условиям среды. В частности, на примере хлебных злаков установлено, что устойчивость к низким температурам в период осеннего закаливания обеспечивается, наряду с другими механизмами изменения обмена веществ, повышением активности нетто-фотосинтеза и баланса CO_2-газообмена. Впервые разработана концепция фотосинтетической деятельности генеративных органов хлебных злаков.

Богатые коллекционные фонды являются хорошей базой для проведения фитоиммунологических исследований. Изучение у больных растений пшеницы функциональных нарушений, возникающих под влиянием инфекции, выявило группу толерантных сортов к ржавчинным болезням и дало экспериментальное обоснование причин толерантности. Изучена роль витаминов в устойчивости растений, обоснована перспективность использования неактивных аналогов витаминов в целях борьбы с болезнями растений. Установлено, что фитогормоны (цитокинины, индольные и фенольные соединения) участвуют в защитных реакциях растений при инфекционных заболеваниях, а абсцизовая кислота обладает протекторной функцией, способствующей снижению повреждающего действия инфекции и участвует в поддержании гомеостаза растений при его адаптации к неблагоприятным условиям среды. Впервые в нашей стране разработан метод выращивания возбудителей ржавчины в культуре, что позволило изучить их биологию в сапрофитных условиях. С помощью современных электронно-микроскопических методов описаны цитологические особенности развития облигатных паразитов, раскрыты изменения, происходящие в ультраструктуре клеток растения под влиянием возбудителя инфекции [15].

Интродукция растений сопровождается широкими исследованиями в области фитопатологии и энтомологии, направленными на изучение и идентификацию возбудителей болезней и вредителей растений-интродуцентов и растений природной флоры [16–18]. Особое внимание уделяется новым прогрессивным комплексным мероприятиям по защите растений, выявлению восприимчивых и устойчивых видов к наиболее распространенным вредителям и болезням и предотвращению заноса карантинных объектов. Предложен перспективный биотехнологический метод борьбы с опасными насекомыми-вредителями, в частности с полифагом закрытого грунта – оранжерейной белокрылкой, основанный на использовании искусственных раздражителей в виде цветоловушек с определенным спектральным диапазоном и ингибитора синтеза хитина – аппалауда. Разработаны системы защиты древесных растений против листоверток с помощью бактериальных препаратов дендробациллина и лепидоцида, а

также против наиболее опасных микозов, вирозов и нематодозов, позволяющих эффективно сдерживать развитие этих заболеваний.

В последние годы получили развитие исследования в области биотехнологии растений. Разработаны методы массового микроклонального размножения ценных декоративных растений для передачи их производственным озеленительным организациям, а также методы клеточной инженерии с целью развития исследований в области отдаленной гибридизации.

Широкие возможности для интродукции растений открывает отдаленная гибридизация. Развитие этого направления связано с именем академика Н.В. Цицина. Под его непосредственным руководством разработы теоретические основы отдаленной гибридизации, которая является уникальным методом объединения в гибридном организме наследственного материала таксонов, исторически сформировавшихся на различных путях эволюции, что приводит к широкому формообразовательному процессу [19–20].

На основании этих исследований созданы пшенично-пырейные гибриды с различными биологическими свойствами: яровые, озимые, отрастающие, многолетние. Успешно ведутся исследования по селекции яровых пшенично-пырейных гибридов. Созданы сорта Восток, Грекум-114, Ботаническая-2. Впервые в истории отдаленной гибридизации получены стабильные гибриды не только между пшеницей и пыреем, но также в комбинациях "рожь и пырей", "пшеница и элимус", "рожь и элимус".

Включение дополнительного гена короткостебельности HL (Эйч эль, от линии ЕМ-1) в гексаплоидную структуру вторичных гексаплоидов позволило вывести перспективные формы и сорта тритикале гексаплоидного типа, способные давать урожай зерна в Нечерноземье до 100 ц/га и более [21].

Для создания принципиально новых растений предложен оригинальный вариант стратегии хромосомной инженерии. Он основан на том, что в качестве объекта, на уровне которого индуцируются переносы генов от видов-доноров в виды-реципиенты, предлагается использовать не дополнительные и замещенные линии, а амфидиплоиды, например, 56-хромосомные неполные пшенично-пырейные амфидиплоиды, где к пшеничным геномам добавлена не одна пара хромосом, а целый геном. Это обусловливает несравнимую с дополнительными линиями их цитогенетическую стабильность.

Обширные коллекции Главного ботанического сада и глубокое изучение биологических особенностей представленных в них растений позволяют отбирать наиболее ценные для практического использования. Ежегодно ботаническим садам, научным учреждениям, питомникам и различным научным и производственным организациям продается до 400 тыс. экземпляров сортового посадочного материала цветочно-декоративных и около 80 тыс. саженцев древесных растений, передаются новые сорта цветочных культур, выведенные учеными ГБС. Широко практикуется заключение договоров с различными производственными организациями. Многолетнее изучение лучших зарубежных и отечественных форм и сортов декоративных растений в условиях интродукции позволило значительно обновить и создать заново ассортимент ведущих декоративных растений, рекомендуемых для озеленения.

Главный ботанический сад является не только научным, но и культурно-просветительным учреждением, в задачи которого входит распространение ботанических, экологических и природоохранных знаний и лучших методов использования растений в народном хозяйстве. Сотрудники ГБС активно пропагандируют научные знания через периодическую печать, телевидение и радио, читают лекции, проводят консультации.

Трудно переоценить роль ГБС в объединении и координации деятельности всех ботанических садов нашей страны. В 1952 г. решением Президиума АН СССР был утвержден Совет ботанических садов СССР под председательством академика Н.В. Цицина. Создание этого Совета было продиктовано самой жизнью. Рост числа ботанических садов, усложнение их задач обнаружили крайнюю необходимость в объединении и координации их научно-исследовательской деятельности. За 40-летний

период деятельности Совета значительно возрос теоретический уровень исследований, ботанические сады стали принимать участие в решении важнейших общегосударственных научных проблем. Жизненность и необходимость этой организации подтвердило решение, принятое представителями ботанических садов России и стран СНГ о создании сразу же после распада СССР в 1992 г. Совета ботанических садов России и Евро-Азиатской ассоциации ботанических садов, объединившей ботанические сады,находящиеся на территории Российской Федерации и стран СНГ. Создание этих организаций было с удовлетворением встречено международной ботанической общественностью и Международной ассоциацией ботанических садов.

Результаты научной деятельности коллектива ГБС РАН находят отражение в многочисленных научных и научно-популярных изданиях: опубликовано более 250 монографий, сборников, брошюр, общим объемом более 550 печатных листов, и около 7500 научных статей в 170 выпусках "Бюллетеня Главного ботанического сада" и других центральных научных отечественных и зарубежных журналах.

За успешную научную деятельность коллектив ГБС награжден Почетной грамотой Президиума Верховного Совета РСФСР. За демонстрацию научных достижений на ВДНХ получено 90 дипломов Почета, 111 аттестатов, 18 золотых, 182 серебряные и 203 бронзовые медали. На международных выставках цветов экспонаты ГБС были награждены 30 дипломами, 29 золотыми, 30 серебряными и 38 бронзовыми медалями.

Благодаря многолетней и плодотворной деятельности Главный ботанический сад получил широкую международную известность. Проводились и проводятся совместные исследования с большинством ботанических садов стран СНГ и многими садами Болгарии, Чехии, Словакии, Польши, Монголии, КНДР, Индии, Голландии, Франции. С 1976 г. осуществляется сотрудничество с США по охране растений, находящихся под угрозой исчезновения. Свидетельством международного авторитета ГБС среди ботанических учреждений мира является избрание академика Н.В. Цицина в 1975 г. Президентом Международной ассоциации ботанических садов, в последующем избрание вице-президентами этой организации членов-корреспондентов АН СССР и РАН П.И. Лапина и Л.Н. Андреева.

Конечно, 50-летняя история Главного ботанического сада не всегда была безоблачной – были времена подъема и спада, как и во всей истории отечественной науки и государства. И в настоящее время Сад переживает не лучшие времена, как и вся российская наука. Но свой юбилей коллектив встречает с глубоким убеждением, что за истекший 50-летний период существования трудом нескольких поколений ученых и садоводов Сад стал уникальным ботаническим учреждением России, а собранные в нем коллекционные фонды растений являются бесценным национальным достоянием, имеют неоценимое научное и практическое значение. Президиум Российской академии наук и правительство г. Москвы оказывают возможную финансовую и моральную помощь Саду, что поддерживает сотрудников в стремлении сохранить накопленные ими богатства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Культиасов М.В.* Эколого-исторический метод в интродукции растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1953. Вып. 15. С. 24–39.
2. *Трулевич Н.В.* Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 215 с.
3. *Скворцов А.К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с.
4. *Лапин П.И., Сиднева С.В.* Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М.: ГБС АН СССР, 1973. С. 7–67.
5. *Некрасов В.И.* Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М.: Наука, 1973. 279 с.
6. *Белов В.Н.* Основы сравнительной сортооценки декоративных растений // Интродукция и селекция декоративных растений. М.: Наука, 1978. С. 7–32.
7. *Карписонова Р.А.* Травянистые растения широколиственных лесов СССР. М.: Наука, 1985. 205 с.
8. *Былов В.Н., Зайцева Е.Н.* Новая технология выгонки цветочных луковичных растений: (Экспериментальное обоснование). М.: Наука, 1974. 134 с.

9. *Демидов А.С.* Методика интродукционного прогнозирования в применении к тропическим и субтропическим растениям // Бюл. Гл. ботан. сада. 1994. Вып. 170.
10. *Смирнова Е.С.* Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. 209 с.
11. *Головкин Б.Н.* Культигенный ареал растений. М.: Наука, 1988. 181 с.
12. Редкие и исчезающие виды растений природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М.: Наука, 1983. 303 с.
13. Древесные растения, рекомендуемые для озеленения Москвы. М.: Наука, 1990. 158 с.
14. *Благовещенский А.В.* Биохимическая эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1966. 327 с.
15. *Андреев Л.Н., Плотникова Ю.М.* Ржавчина пшеницы: Цитология и физиология. М.: Наука, 1989. 302 с.
16. Вредители и болезни цветочно-декоративных растений. М.: Наука, 1982. 591 с.
17. *Матвеева М.А.* Защита растений от нематод. М.: Наука, 1989. 150 с.
18. *Козаржевская Э.Ф.* Вредители декоративных растений: Щитовки, ложнощитовки, червецы. М.: Наука, 1992. 359 с.
19. *Цицин Н.В.* Многолетняя пшеница. М.: Наука, 1978. 288 с.
20. *Цицин Н.В.* Теория и практика отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1981. 159 с.
21. *Махалин М.А.* Межродовая гибридизация зерновых колосовых культур. М.: Наука, 1992. 239 с.

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

SUMMARY

Andreev L.N. **The 50 years of the scientific activities of the Main botanical garden of the Russian academy of sciences**

The paper reports the results and the main trends of the research studies and public education activities pursued by the Main Botanical Garden (MBG) over the 50 years of its existance and gives an overview of the contribution made by the MBG researchers to the science of botany.

УДК 631.529

© Б.Н. Головкин, 1995

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИНТРОДУКЦИОННОГО ПОИСКА НОВЫХ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ

Б.Н. Головкин

Современным исследователям нельзя не восхищаться тем титаническим трудом, который вкладывался ботаниками, включенными Линнеем в категорию "систематиков ортодоксов s.l." [1], в создание поистине монументальных сводок или, говоря современным языком, массивов информации. Именно они создали ту основу, на которой впоследствии самые разнообразные по профилю ботаники возводили свои теоретические построения. Достаточно вспомнить классический линнеевский опус "Species Plantarum" [2], декандолевский 17-томный "Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis" [3], энглеровские "Das Pflanzenreich" [4] и "Naturliche Pflanzenfamilien" [5], невообразимо огромный "Index Kewensis" [6], фундаментальную "Флору СССР" [7]. Список этот можно продолжать и дальше, но важно отметить, что эти фундаментальные работы не только дают нам возможность обозреть биологическое разнообразие растительного мира нашей планеты, но и всесторонне проанализировать это растительное богатство.

Величие замысла Н.И. Вавилова прежде всего состоит в том, что он не ограничился созданием "Культурной флоры СССР" [8], а наряду с этим вплотную со своими сотрудниками критически проанализировал все разнообразие природных видов и культиваров в мировой флоре в природе и в культуре с тем, чтобы дать теоретическое обоснование становления этого разнообразия, пути и методы использования его в селекции, привлекая для этого данные генетики и географии растений.

Это касалось прежде всего сельскохозяйственных и технических растений. А что в это время происходило, так сказать, "на фронте деятельности ботанических садов", чьими традиционными объектами были издавна декоративные растения? Можно ли было обозреть всемирное "декоративное царство" и можно ли это сделать сейчас?

Сводки общего характера по декоративным растениям с разной степенью полноты существовали достаточно давно (для СССР такая сводка была сделана в последвоенные годы по деревьям и кустарникам [9] и была начата попытка составления "Травофлоры" – общего справочника по декоративным травянистым растениям открытого грунта [10]), однако делать детальный анализ подобно упомянутому выше анализу школы Н.И. Вавилова никто не спешил. Первую и, видимо, единственную и в то же время слабую, на наш взгляд, попытку предприняла Н.А. Базилевская, определившая в 1960 г. центры происхождения декоративных растений [11]. Разработку методического подхода в оценке интродукционной перспективности регионов СССР начали С.С. Соколов и О.А. Связева [12].

Между тем нерешенных проблем общего характера в интродукции декоративных растений достаточно много. Не претендуя на полноту, попробуем перечислить лишь самую общую часть из них.

Достаточно хорошо известны семейства, давшие практике наибольшее число декоративных видов. Хорошо известны также роды, которые выделяются среди других по обилию культиваров, т.е. по повышенной изменчивости в культуре, способствовавшей развитию селекционного процесса. Однако мы не знаем работ, посвященных степени сопряженности морфологической изменчивости в культуре с экологической лабильностью интродуцентов, позволяющей расширить их культигенный ареал.

Никто не пытался определить регионы (и тем более еще детальнее – фитоценозы) с преимущественной локализацией растений с заранее заданными хозяйственно ценными признаками. Например, было бы интересно и ценно как с практической, так и с теоретической точек зрения оконтурить регионы (фитоценозы, экосистемы) преимущественного распространения пестролистных растений или растений с цветками определенных особо привлекательных колеров. Это, безусловно, потребует комплексного подхода с участием физиологов, изучающих условия биогенеза ответственных за подобную окраску пигментов, анатомов, устанавливающих структуры, несущие пигменты, и их распределение на растении, ботанико-географов, инвентаризирующих потенциальных интродуцентов и фиксирующих их ареалы.

Возможны также работы по инвентаризации и изучению закономерностей распространения в природе растений с необычной для места их культуры фенологией, например, регулярно цветущих в периоды полного отсутствия цветения у большинства растений местной флоры. Такого рода исследования, имеющие в своей основе углубленное изучение морфогенеза интродуцентов, также сочетают в себе прагматические и теоретические элементы.

Наконец, продолжая идеи Н.И. Вавилова, высказанные им в законе о гомологических рядах изменчивости, можно говорить о параллелизме изменчивости одних и тех же декоративных видов в природе и в культуре. Так, у ряда американских сложноцветных, хорошо известных цветоводам Rudbeckia hirta L. и Gaillardia pulchella Foug., по нашим наблюдениям в природных местообитаниях и по гербарию, наблюдаются также проявление махровости соцветий, увеличение их и все вариации расчленения язычковых цветков, равно как ленточные и радиальные фасциации, отмеченные у культиваров этих видов.

Сравнительно недавно к традиционным объектам интродукции в ботанических садах прибавились лекарственные растения отечественной и зарубежной флор. Это до известной степени усложнило проблематику интродукционных работ, поскольку закономерности и критерии отбора этих растений для интродукции, равно как оценка результатов интродукционных экспериментов несколько другие, нежели для декоративных растений.

Во-первых, сразу отметим отсутствие, так сказать, "общепланетарной" сводки по лекарственным растениям (более или менее полные сводки есть по отдельным регионам Африки, по Индии, Китаю, США, неполные по СССР). Вряд ли составление такой сводки можно ожидать в ближайшем будущем, хотя не исключено объединение сети существующих уже сейчас региональных компьютерных баз данных по лекарственным растениям в единую международную информационную сеть. Но даже предположив, что такая сеть уже существует, мы не будем в состоянии максимально продуктивно ее использовать, не имея достаточно четкой программы разработки научных основ интродукционного или иного скрининга лекарственных растений.

Мы попытались схематично представить такую программу, опираясь на наш опыт работы с банком данных "Скрининг", созданным небольшой группой сотрудников отдела тропических и субтропических растений Главного ботанического сада РАН.

Информационная система FLORIN (Copyright DataX/FLORIN, Inc.), в медицинском блоке которой поддерживается банк данных "Скрининг", выполнена в СУБД Informix. Она позволяет:

а) получать необходимые сведения по конкретному виду, роду, семейству: научное и народное название таксона, синонимы, справку о систематическом положении таксона, терапевтическую характеристику, указание на органы растений, использующиеся при лечении, действующие вещества или группы веществ (в том числе информацию о ядовитости для человека), краткие сведения о морфологии растения, географическое распространение в природе и в культуре (в ботанических садах, на опытных станциях, в полупроизводственных и производственных посадках и т.д.), экологическую характеристику, основную справочную литературу,

б) проводить сравнение терапевтической ценности различных таксонов одного ранга. Таким образом, можно сравнивать фармакологическое сходство и различие семейств и родов и составлять прогноз возможного обнаружения, так сказать, "на кончике пера", априорно в данном таксоне растений с заданными терапевтическими свойствами,

в) проводить поиск растений с нужными свойствами или комплексом свойств по косвенным или сопутствующим признакам, а также по аналогии с родственными растениями, для которых такие искомые свойства уже известны,

д) предсказать возможность побочных реакций при использовании тех или иных растений человеком (аллергенные и жгучие – гистаминоносы и ацетилхолиноносы, в разной степени ядовитые и наркотические и т.п.),

е) дать экспертную оценку о возможности и целесообразности введения каждого нового вида в культуру (степень сохранения и накопления физиологически активных веществ в новых местообитаниях, продуктивность),

ж) определить источники получения исходного маточного материала для первичного введения в культуру, научных экспериментов или промышленного размножения и выращивания,

з) оценить степень достоверности литературных и иных данных о лечебных свойствах конкретных видов растений.

На последнем пункте следует остановиться особо. Поскольку большинство вводимых в банк данных являются этноботаническими сведениями, иногда довольно многочисленными и противоречивыми, перед пользователем стоит достаточно сложный вопрос о верификации получаемой информации. Нами предложены для этого несколько возможных подходов и методик, которые мы проиллюстрируем примерами из семейства Тыквенные (Cucurbitaceae) и некоторых других семейств.

1. Этногеографический параллелизм. Поиск таксономически близких растений, имеющих одинаковое применение в достаточно удаленных или изолированных географических регионах. Это относится также к одинаковому применению одного и того же широко распространенного вида в народной медицине в разных местах его протяженного ареала. Так, в роде Momordica L. виды, обладающие антидиабетической

(гипогликемической) активностью, используются в народной медицине на разных континентах: M. charantia L. – в тропических регионах всего земного шара, M. cochinchinensis Spreng. – в тропической Азии, M. foetida Schum. – в Африке (Нигерия), M. indica L. – в Юго-Восточной Азии.

Виды момордики близки и хемотаксономически: все они содержат дитерпены колумбин и харантин, имеющие гипогликемическую активность, что дает возможность с большой степенью вероятности считать весь род Momordica (насчитывающий 45 видов), а также включавшийся в него ранее род Ecballium A. Rich., перспективным для поиска новых антидиабетических средств.

Что же касается антидиабетической активности других представителей семейства, то здесь следует отметить ее наличие у видов рода Coccinia Wight et Arn., распространенных на большой территории в тропической Азии (включая Зондский архипелаг) и Африки. Не исключено, что дальнейший обзор семейства, учитывающий филогенетические связи отдельных его родов, может выявить и другие перспективные роды с гипогликемической активностью.

Подобные аналогии выявляются и в других семействах. Так, в семействе Аристолохиевые (Aristolochiaceae) многие виды рода Aristolochia L., относящиеся к флорам достаточно удаленных друг от друга регионов, используются в народной медицине разных стран одинаково: как антидот от укусов змей (A. bracteata Retz. – Индия, A. gigantea Mart. et Zucc. – Бразилия, A. indica L. – тропическая Азия и Австралия, A. trilobata L. – Вест-Индия, A. petersiana Klotzsch. – тропическая Африка).

На первый взгляд такое совпадение может показаться случайным и не заслуживающим доверия в связи с неопределенностью понимания терапевтического эффекта подобных лекарственных средств. Однако известно, что в растениях этого рода содержится алкалоид аристолохин, который в больших дозах вызывает паралич сердца и дыхательных путей, а в малых стимулирует сердечную деятельность и действует как аналептик. Следовательно, можно предположить, что указанные выше, а также другие виды этого рода (их насчитывается свыше 350) обладают аналогичной активностью и являются действительно эффективными против змеиного яда с нервно-паралитическим и угнетающим дыхание (не гемолитическим!) действием.

2. Поиск терапевтических корреляций. Поскольку многие физиологически активные вещества не специфичны по своему действию, а обладают целым рядом сопряженных свойств, возможно с известной степенью вероятности судить о потенциях растений на основании таких корреляционных связей. В качестве примера можно привести известное фармакологам наличие у препаратов, снижающих кровяное давление, мочегонных свойств. В семействе Тыквенные такого рода коррелятивные связи можно предположить у видов, обладающих глистогонными свойствами. Эти свойства обусловлены наличием у многих видов в семенах тетрациклического тритерпена кукурбитацина. Одновременно он является хорошим слабительным, а его производные – элатерины считаются также эффективными диуретиками, которые хорошо помогают при лечении водянки. Следовательно, обнаруживая указание на использование растения из этого семейства в качестве глистогонного, можно предположить наличие у него также слабительной и мочегонной активности.

3. Поиск морфологических корреляций. Он связан с наличием у целого ряда растений закономерностей в синтезе и накоплении определенных химических соединений в определенных органах, тканях и выделениях. Этот путь скрининга дает возможность определить косвенным методом a priori наиболее вероятные места локализации физиологически активных веществ у растений, когда такие сведения в литературе отсутствуют. Так, в семействе Тыквенные выделено несколько видов, обладающих терапевтической активностью против сифилиса: Melotria indica Lour. (Южная Азия), M. punctata Cogn. (Африка), Corallocarpus epigaeus Benth. et Hook. f. (Южная Азия) и ряд видов рода Trichosanthes (Бразилия). На основании этногеографического параллелизма можно предположить, что эта активность достоверна, принимая во внимание

также то, что многие виды тыквенных являются источниками стероидных сапонинов, которые издавна считались в фармакологии активными антисифилисными агентами. На основании же сходства применяемых для этой цели органов – корней можно судить о возможном месте локализации этих сапонинов, что, безусловно, поможет при их дальнейшем изучении. Следует оговориться, однако, что противосифилисной активностью обладают и отмеченные в этом семействе (у Trianosperma Mart.) алкалоиды трианоспермин и трианохермитин [13], локализация которых тоже наблюдается в корнях.

Еще ранее нами была показана закономерность локализации протеиназ у таксономически различных видов в латексе и значение этой корреляции для скрининга растений – источников протеиназ. Поскольку тиоловые протеиназы в отличие от протеолитических ферментов других типов обладают способностью растворять гельминтов, устойчивых к действию желудочных ферментов, можно рекомендовать поиск тиоловых протеиназ у латексоносных растений, у которых отмечена вермицидная активность.

На основании первичного скрининга латексоносных растений нами ранее был предложен объект для дальнейших исследований – маклюра яблоконосная Maclura pomifera Schneid. (Moraceae). В совместной с кафедрой природных соединений химфака МГУ работе методом аффинной хроматографии была проведена очистка протеиназ из плодов этого растения. Дальнейший анализ показал, что в полученном препарате содержатся, по крайней мере, 2 фермента, проявляющие активность по двум субстратам: Glp–Phe–Ala–pNA – субстрату тиоловых протеиназ и Z–Ala–Ala–Leu–pNA – субстрату сериновых протеиназ. Первые по своей активности на порядок ниже, чем в препаратах тиоловых протеиназ папаина. По субстрату сериновых протеиназ в 1992 г. была выделена редкая в растительных препаратах (известная главным образом из препаратов животного и бактериального происхождения и подсолнечника) субтилизиноподобная сериновая протеиназа.

Основываясь на описанных выше принципах верификации этноботанических данных, нами была разработана приводимая ниже шкала градаций достоверности информации о терапевтической активности растений:

Степень достоверности	Основа критерия
Данные безусловно достоверны (Степень достоверности 1)	Вид включен в государственные фармакопеи соответственно данной терапевтической активности Достоверные клинические испытания
Данные в значительной степени достоверны (Степень достоверности 2)	Близкий вид включен в государственные фармакопеи соответственно данной терапевтической активности Данные народной медицины и химии совпадают Достоверные опыты на животных
Данные весьма вероятны (Степень достоверности 3)	Совпадение применения вида в народной медицине в разных регионах Наличие одного или нескольких химических соединений с указанной терапевтической активностью
Данные вероятны (Степень достоверности 4)	Наличие данной активности у близких видов (по данным официальной и/или народной медицины) Наличие у близких видов химических соединений с данной активностью
Данные маловероятны или недостоверны (Степень достоверности 5)	Единичное (не повторяющееся более) упоминание о свойстве растения в сомнительном источнике информации

Достоверность данных, подтверждаемая результатами химических анализов, естественно, может зависеть от наличия у вида хеморас и различия концентрации физиологически активных веществ по годам и в разные сезоны года.

Пользуясь приведенными выше критериями, можно, например, определить степень достоверности информации о терапевтических свойствах копытня европейского Asarum europaeum L. (Aristolochiaceae):

Терапевтическая активность	Наличие физиологически активных веществ (ФАВ)	Аналог активности у близких видов	Степень достоверности
	А. Болезни		
артрит	евгенол [14]	A. sieboldii	1
астма	пинен [14]	A. sieboldii	1
бронхит	–	A. heterotropoides	4
водянка	пинен	A. blumei A. sieboldii	1
воспаление верхних дыхательных путей	–	A. sieboldii	4
гастрит	–	A. sieboldii	4
диспепсия	–		5
желтуха	феруловая кислота [14]		2
истерия	метилевгенол [14]		2
лихорадка	–	A. sieboldii	4
малярия	–		5
невралгия	метилевгенол		2
паралич	азарон [14]		2
подагра	евгенол		2
радикулит	евгенол		2
ревматизм	"	A. blumei A. heterotropoides A. sieboldii	1
стоматит	–		5
чесотка	азарон		2
энтерит	"		2
эпилепсия	"	A. heterotropoides A. sieboldii	1
	Б. Терапевтическая активность		
антидот (отравление грибами)	–		5
бактерицидное	азарон		2
болеутоляющее	евгенол	A. heterotropoides A. sieboldii (цинеол) [14] A. canadensis	1
гипертензивное	–		5
глистогонное	–	A. forbesii A. sieboldii	4
кардиотоник	–	Aristolochia spp. (борнеол) [15]	4
кровоостанавливающее	кемпферол [16]		2
мочегонное	пинен	A. heterotropoides A. sieboldii	1
отхаркивающее	"	A. blumei A. forbesii A. sieboldii	1
противовоспалительное	–	Aristolochia spp. (аллантоин [14], аристолохиевая кислота [14])	4
противоопухолевое	–	A. heterotropoides A. sieboldii (аристолохиевая кислота)	4
ранозаживляющее	азарон		2
рвотное	–	A. heterotropoides A. sieboldii	4
спазмолитик	–		5
успокаивающее	метилевгенол	A. sieboldii A. canadensis	1

Примечание: Сведения о лекарственных свойствах A. europaeum взяты в основном из сводки "Растительные ресурсы СССР" [17].

Весьма вероятно (степень достоверности 3) обнаружение у копытня европейского способности вызывать местную анестезию при травмах (в близком виде A. blumei Duch., для которого показана эта активность, содержится цинеол). Можно также ожидать у него с той же вероятностью эффективного применения при болезнях печени: обнаруженная в этом виде феруловая кислота обладает большой антигепатотоксической активностью.

Таким образом, интерпретируя информацию, заложенную в банке данных, можно вплотную подойти к решению основных проблем скрининга новых лекарственных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Линней К.* Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 452 с.
2. *Linnaei K.* Species Plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.
3. *De Candolle A.P.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris; Geneve, 1824–1874. Vol. 1–17.
4. *Engler A.* Das Pflanzenreich: Regni vegetabilis conspectus. Leipzig, 1900.
5. *Engler A., Prantl K.* Naturliche Pflanzenfamilien. Leipzig, 1877–1908.
6. Index Kewensis plantarum phanerogamarum... Oxford, 1893–1895. Vol. 1–4.
7. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934–1960. Т. 1–30.
8. Культурная флора СССР. Л.: ВИР, 1935–1982. Т. 1–21.
9. Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949–1962. Т. 1–6.
10. Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР. Л.: Наука, 1977. Т. 1–2.
11. *Базилевская Н.А.* Центры происхождения декоративных растений // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 52–58.

12 *Соколов С.Я., Связева О.А.* География древесных растений СССР. М.; Л.: Наука, 1965.
13. *Вульф Е.В., Малеева О.Ф.* Мировые ресурсы полезных растений. Л.: Наука, 1969. 565 с.
14. *Duke J.A., Ayensu E.S.* Medical plants of China. Algonac (Mich.): Reference publ., 1985. Vol. 1–2. 705 p.
15. *Duke J.A., Foster S., Tucker A.O.* Pharmacological value of tropical medicinal plants. Preprint. 1988.
16. *Муравьева Д.А.* Тропические и субтропические лекарственные растения. М.: Медицина. 1983. 335 с.
17. Растительные ресурсы СССР. Л.: Наука, 1985. Т. 1. 460 с.

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

SUMMARY

Golovkin B.N. The basic problems of the introduction search for new useful plants

Based on the many years plant introduction research studies, a program and a database have been created for medicinal plants of the world flora providing detailed information on every species and its therapeutic value. This allows for comparing different taxa on their therapeutic potential as well as for predicting certain properties of the related taxa and searching for plants with a desired complex of characteristics.

© Л.С. Плотникова, 1995

УДК 631.529:634.0.17

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИНТРОДУКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В РОССИИ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Л.С. Плотникова

В процессе интродукции и акклиматизации древесных растений решаются как фундаментальные проблемы, связанные с выявлением закономерностей существования древесных растений в новой среде, сохранения их в условиях культуры, так и практические задачи по наиболее рациональному использованию растительных ресурсов. Теоретические исследования по интродукции ведутся в области развития методов изучения региональных флор как источников получения исходного материала для интродукции, методов и принципов мобилизации исходного материала, освоения растений при интродукции и подведения итогов и прогноза результатов интродукционной деятельности. Интродукционные исследования развиваются практически всеми ботаническими садами и арборетумами России.

Базой таких исследований являются обширные коллекционные фонды древесных растений, накопленные в ботанических садах. Крупнейшие коллекции представлены в ботанических садах Москвы (более 2000 таксонов), Сочи (более 1500), Санкт-Петербурга (более 700), Новосибирска (свыше 600), Кировска (около 700). Эти коллекции служат также и для работ в области ботаники в широком смысле, в частности систематики. Так, наиболее обстоятельные работы, посвященные таксономическому изучению древесных растений, обычно основаны на использовании морфологических и биометрических признаков, проявляющихся как в природных условиях, так и в условиях культуры. Например, такие работы были проведены с родами Larix, Salix, Lonicera, Betula.

Формирование коллекций путем обмена семян, принятое ботаническими садами во всем мире и служащее основой для их становления на первых этапах, не утрачивает актуальности и на современном этапе. Однако уже доказано, что наиболее рациональным является привлечение исходного материала из природы и дальнейшее пополнение числа экземпляров уже имеющихся таксонов за счет местной семенной или вегетативной репродукции. Такой способ обеспечивает наличие хорошо документированного, ботанически достоверного, генетически наиболее чистого материала, отражающего популяционное разнообразие видов, что способствует, как правило, их наибольшей устойчивости в культуре. Этот подход требует объединения усилий по организации комплексных экспедиционных исследований как на территории России, так и стран ближнего и дальнего зарубежья с целью привлечения исходного материала из природы, а также развития материально-технической базы для семенного и вегетативного размножения. Однако в последние годы из-за отсутствия финансирования экспедиционных исследований такие работы, к сожалению, практически не ведутся.

Большое значение при введении в культуру любого вида должно придаваться типу исходного материала (семена, черенки, живые растения), его происхождению, численности образцов и экземпляров, представляющих вид, что в совокупности обеспечивает надежную сохранность за счет генетического и экотипического многообразия. Разновозрастный состав образцов одного вида в коллекции позволяет быстро заменять малоперспективные насаждения. В соответствии с такими принципами создавались дендрологические коллекции во многих арборетумах и ботанических садах России.

Очередной задачей ботанических садов по-прежнему остается проверка таксономической достоверности коллекционных фондов. Пока не все ботанические сады

осуществляют ее на должном уровне. Непроверенные таксоны до сих пор включаются в обменные списки. Положительную роль могло бы сыграть выполнение коллективной работы по подготовке "Каталога коллекционных фондов древесных растений, интродуцированных в России". Это дало бы возможность не только выявить критические таксоны, подлежащие проверке, но и организовать наиболее квалифицированную помощь по ее осуществлению, определить культигенные ареалы интродуцированных видов, пункты интродукции растений уникальных редких видов. Осуществление такой работы возможно на базе широко используемой в разных странах компьютеризации коллекционных фондов, дающей возможность быстрого учета таксонов разного ранга, оценки их состояния по многим параметрам и своевременной обработки различных экспериментальных данных. Работа по сбору материалов для каталога начата в Главном ботаническом саду РАН. Анализ и сравнение между собой дендрологических коллекций России свидетельствует о наличии высокого коэффициента общности их видового состава, что возникло в результате довольно стихийного процесса сбора видов, наиболее легко доступных, преимущественно с широкими ареалами в природе, а также усиленного обмена исходным материалом между ботаническими садами. Так, например, при очень низком коэффициенте общности видов природной дендрофлоры Западной Сибири и Дальнего Востока (13) наблюдается высокий коэффициент общности интродуцированной дендрофлоры России в этих регионах (51), то же самое отмечается и для регионов европейской части России и Дальнего Востока. Коэффициент общности природной дендрофлоры для этих регионов равен 7, а интродуцированной – 33. Наоборот, виды с узколокальными, эндемичными ареалами в коллекциях редки, что объясняется как трудностью их культивирования из-за приуроченности к стенотопным местообитаниям, так и часто трудной доступностью их в природе.

Однако в последние годы развитие методов интродукции, применение новых приемов семенного и вегетативного размножения и рациональных способов выращивания, знание биологии интродуцируемых растений способствовало введению в культуру сложных по своей экологической природе растений, таких как ацидофилы из семейств Ericaceae и Vacciniaceae, псаммофиты из рода Calligonum, галофиты из рода Tamarix, кальцефиты из рода Daphne. Развитие приемов тканевой культуры, микроклональное размножение трудноукореняемых растений или размножение растений с недозревшими или быстро теряющими всхожесть семенами может значительно увеличить коллекционные фонды таких растений и расширить их географию, перейти от стихийного привлечения к целенаправленной интродукции растений редких и экологически специализированных видов.

Тем не менее проведенный подсчет численности интродуцированных видов России позволил установить, что несмотря на значительные положительные изменения в количественном и таксономическом составе интродуцентов, произошедшие за последние годы, многие виды остаются вне поля зрения интродукторов. Так, из 751 вида дендрофлоры России пока не интродуцировано 96. Например, в России совсем не привлечены в коллекции виды родов Eremosparton, Diapensia, Nitraria, все представители семейства Chenopodiaceae и другие. Имеющийся опыт интродукции некоторых из них за рубежом позволяет надеяться на успешность их интродукции при учете специфики экологических требований.

Оценка результатов и перспектив интродукции в ботанических садах проводится в основном по двум направлениям: изучаются как совокупности растений крупных таксономических комплексов, так и растения отдельных ботанико-географических или флористических областей. Были подведены итоги длительного эксперимента по выращиванию в условиях интродукции растений таких крупных родовых комплексов, как Acer (Москва, Санкт-Петербург, Владивосток), Lonicera (Москва, Владивосток), Sorbus (Москва, Ставрополь), Rhododendron (Москва, Владивосток), Crataegus (Москва). В

Москве проведена оценка результатов интродукционного эксперимента древесных растений Японо-Китайской флористической области, горных районов Средней Азии, различных флористических областей Северной Америки. Подведены итоги и опубликованы результаты многолетнего эксперимента большого коллектива сотрудников восьми ботанических садов по изучению биоморфологических, физиологических изменений нескольких видов древесных растений при адаптации в различных климатических условиях в восьми пунктах (Рига–Минск–Москва, Екатеринбург–Новосибирск–Томск–Красноярск–Владивосток) [1]. Одним из существенных результатов этой работы является доказательство, что сумма активных и эффективных температур, используемая многими исследователями как показатель, тесно коррелирующий с наступлением определенной фенофазы, на самом деле значительно варьирует в разных пунктах и не может служить надежным признаком для прогнозирования сезонного развития. Изменчивость погодных условий в разные годы существенно и практически непредсказуемо влияет на зависимость фенологического развития от сумм температур.

Длительные наблюдения за крупными совокупностями растений и возможность сравнительного анализа позволили сотрудникам ГБС РАН разработать метод прогноза перспективности растений для новых условий по ритму их сезонного развития и установить, что в условиях средней полосы наиболее перспективны виды с ранним началом и ранним окончанием вегетации [2, 3]. Предложен также метод интегральной оценки перспективности интродуцентов, основанный на числовом выражении семи показателей: зимостойкости, сохранении габитуса, степени ежегодного вызревания побегов, побегообразовательной способности, регулярности прироста, способности к генеративному размножению, возможности семенного и вегетативного размножения [4, 5]. На основании суммарной оценки вид относится к той или иной группе перспективности, что позволяет не только судить о надежном использовании его в данном пункте, но и сравнивать успешность интродукции одних и тех же видов в разных пунктах.

Близка к этому методу также разработанная в отделе дендрологии ГБС сравнительная оценка интродуцентов в связи с их положением в акклиматизационном процессе, которая определяется характеристикой признаков, учитывающих источник получения материала для первичной интродукции, способ переноса в новые условия, способ выращивания, степень развития интродуцентов (наличие или отсутствие генеративной фазы). В этом случае характеристика интродуцента выражается совокупностью буквенных и числовых показателей, свидетельствующих о том или ином месте интродуцента в акклиматизационном процессе [6, 7].

Анализ результатов интродукции позволяет разработать методы оценки флористических районов как источников дальнейшего привлечения интродукционного материала. Так, в настоящее время для интродукции предложен метод комплексной оценки флористических районов территории бывшего СССР, в той или иной степени перспективных для получения исходного материала [8]. Он основан на учете совокупностей таких показателей, как число до сих пор неинтродуцированных видов, величины среднего интегрального показателя всех ранее испытанных видов и число видов с высоким интегральным показателем. Такой подход позволил выделить в качестве наиболее перспективных 7 из 16 районов европейской части, Обский и Верхнетобольский районы Западной и Верхневилюйский район Восточной Сибири.

Созданию методов оценки результатов и прогноза перспективности интродуцентов предшествовала разработка методик наблюдений за общим и сезонным развитием, зимостойкостью, приемов вегетативного размножения. Всесторонней качественной оценке семян интродуцентов в большой степени способствовало развитие рентгенографических исследований семян интродуцированных лиственных растений [9, 10]. Эти

методики приняты Советом ботанических садов, ими пользуются практически все сады России.

Наличие довольно густой сети ботанических садов и арборетумов на большой территории России с хорошо выраженной зональностью от тундры до субтропиков позволило выявить закономерности адаптации разных по своей экологии групп растений и сделать вывод о том, что, как правило, культигенные ареалы большинства растений шире их природных ареалов [8]. Такая закономерность проявляется и у многих редких видов, что свидетельствует об их широких адаптационных возможностях, а также о том, что часто факторами, ограничивающими их современный природный ареал, являются не внешние условия, а изменение фитоценотической среды в результате антропогенных воздействий, непосредственное влияние человека на ареал вида, неконкурентоспособность за пределами данного ценоза, недостаточность времени в историческом аспекте для формирования более широкого природного ареала. Такие виды обычно очень перспективны для интродукции во многие районы.

Рост числа интродуцированных видов, расширение культигенных ареалов, многочисленные приемы сохранения в культуре исчезнувших или исчезающих видов (Amygdalus vavilovii, Daphne baksanica) позволяют рассматривать интродукцию в качестве перспективного метода охраны растений, а ботанические сады и арборетумы – научными центрами по сохранению и изучению генофонда природной дендрофлоры. Вопросам охраны флористических ресурсов, среди которых дендрологическим ресурсам отводится первостепенная роль, уделяется огромное внимание во всем мире. По прогнозу конгресса Интерфорест общая площадь лесов к 2000-му году составит 2,9–3,5 млрд га, т.е. сокращение лесных площадей в мире произойдет на 446 млн га и лесами будет занята лишь 1/6 часть суши.

В последнее время идея сохранения флористических богатств в условиях культуры находит все большее признание и завоевывает популярность. Для надежного сохранения вида в условиях культуры необходимо изучение диапазона его внутривидовой изменчивости, его популяционной структуры в природе и, по возможности, наиболее полное отражение генотипического многообразия в условиях интродукции. Наличие генетического разнообразия позволяет надеяться на возможность адаптации в новых условиях. Успешность интродукции и перспективность более широкого распространения вида в культуре зависит от наличия у интродукционной популяции определенного диапазона изменчивости. Признавая интродукцию в качестве одного из методов сохранения редких видов и учитывая значительную гетерогенность вида в природе, необходимо разрабатывать подходы для обеспечения достаточной репрезентативности вида в культуре. Такие работы возможно приводить лишь в системе ботанических садов.

В последние годы одним из методов оценки устойчивости вида и продолжительности его существования в культуре стало изучение сложившихся за длительный период устойчивых парковых насаждений и усадебных ансамблей, имеющих мемориальное, историческое и ландшафтно-архитектурное значение. Эти насаждения дают богатый материал долговременного эксперимента по интродукции древесных растений. Выявление ассортимента экзотов, особенностей их роста и развития на протяжении всего, подчас многовекового периода дает возможность сделать вывод об их толерантности в новых условиях существования, выявить уникальные объекты, обобщить материалы по росту и развитию, обнаружить растения, могущие служить маточниками для получения исходного материала для дальнейшего продвижения в культуру. Подобные работы проводятся сейчас практически во всех европейских странах, имеется большое число публикаций. Такие работы на территории бывшего Союза были начаты в республиках Балтии, затем в Беларуси, на Украине, Урале. В центральных областях России впервые дендрологическая оценка усадебных насаждений проведена ГБС РАН. Подведены итоги

таких исследований в Московской области, обрабатываются материалы по пяти областям центра европейской части России. Выделены уникальные по возрасту и размеру экземпляры редких растений, а также парковые ансамбли, нуждающиеся в сохранении и реставрации. Примечательно, что подобные работы в разных странах проводятся по единой методике, это делает результаты исследований особенно ценными и дает возможность в будущем использовать их для создания монографии по древесным растениям парков и усадеб Восточной Европы. Полученные материалы могут лечь в основу издания дендрофлоры этого обширного региона.

Тесно примыкает к этой проблеме такое направление интродукционных работ, как разработка основ рекреационного лесопользования. Помимо специфических дендрологических и лесоведческих исследований для создания лесов рекреационного назначения осуществляется правильный подбор соотношения компонентов из числа аборигенных и интродуцированных растений для обеспечения оптимальной структуры, пространственного распределения растений, что повышает санитарно-гигиенические функции, устойчивость к климатическим и техногенным факторам, иммунность к поражению вредителями и болезнями.

Разрабатываемые принципы научно обоснованного зонирования территории рекреационных насаждений, предусматривая оптимальный состав дендрологических объектов для зон разного функционального назначения, направлены на соблюдение норм допустимого антропогенного вмешательства и сохранение существующего равновесия экосистем. Такие работы проводятся в Екатеринбурге, Новосибирске, Владивостоке. В связи с усиливающимся антропогенным прессом сохранение естественных природных лесных массивов становится малореальной задачей, поэтому актуальность приобретает идея как создания насаждений паркового типа, в основе которых должны быть видоизмененные высокоустойчивые природные ценозы, так и создания и моделирования искусственных фитоценозов, где древесным растениям отводится первостепенная роль. Поэтому в ботанических садах России (Москва, Ставрополь, Санкт-Петербург, Чебоксары) начата разработка методов повышения экологической устойчивости искусственно создаваемых растительных сообществ в экстремальных условиях промышленного загрязнения, исследуются закономерности формирования искусственных фитоценозов и их структурно-функциональные особенности при повышенных нагрузках.

Результаты интродукционных исследований получили широкое отражение в практике озеленения городов и других населенных пунктов. Обследование существующего ассортимента проводится во многих крупных городах России (Москва, Санкт-Петербург, Екатеринбург, Новосибирск, Томск и другие). Разрабатываются научно обоснованные рекомендации по расширению и совершенствованию ассортимента с учетом складывающейся экологической обстановки. Они базируются на комплексной характеристике растений (при участии физиологов, биохимиков, почвоведов).

Ботаническими садами разных районов, в том числе и ГБС РАН разрабатывается ассортимент древесных растений не только с учетом их устойчивости к неблагоприятным факторам среды, но с учетом поглотительной способности и тем самым оптимизации экологической обстановки города [11]. Изучается влияние выбросов токсикантов в промышленных зонах, вдоль автомагистралей, возможность древесных растений по очищению воздуха от пыли и сокращению уровня шума, разрабатывается оптимальная структура древесных насаждений в разных типах посадок: на улицах, в скверах, бульварах.

Вопросы, связанные с оптимизацией техногенной среды, получили широкое обсуждение на VII Дендрологическом конгрессе в 1979 г. Обзор последовавших за этим публикаций свидетельствует о возникновении нового направления в дендрологии – индустриальной дендроэкологии, основной задачей которой является разработка

научных основ создания насаждений, устойчивых к токсическим компонентам промышленных эмиссий и обладающих высокими поглотительными способностями, что способствует оптимизации техногенных ландшафтов. Развитие таких исследований, а также осуществление учета интродуцированных фондов древесных растений на территории России, выявление их культигенных ареалов, особенностей существования при интродукции, а также последующая подготовка многотомного издания по дендрофлоре России являются первоочередными задачами интродукции древесных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Мамаев С.А., Дорофеева Л.М., Александрова М.С.* и др. Адаптация и изменчивость древесных растений в лесной зоне Евразии. Екатеринбург: Наука, 1993. 136 с.
2. *Вартазарова Л.С.* Некоторые итоги интродукции древесно-кустарниковой флоры Дальнего Востока // Бюл. Гл. ботан. сада. 1961. Вып. 43. С. 3–8.
3. *Плотникова Л.С.* Интродукция древесных растений Китайско-Японской флористической области в Москве. М.: Наука, 1971. 135 с.
4. *Лапин П.И., Сиднева С.В.* Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М.: ГБС АН СССР, 1973. С. 7–67.
5. *Лапин П.И.* Интродукция древесных растений в средней полосе европейской части СССР: Научные основы, методы, результаты. Л.: ВИР, 1974. 135 с.
6. *Некрасов В.И.* К определению положения интродуцентов в акклиматизационном процессе и их сравнительной оценке // Опыт интродукции древесных растений. М.: ГБС АН СССР, 1973. С. 68–80.
7. *Некрасов В.И.* Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М.: Наука, 1980. 101 с.
8. *Плотникова Л.С.* Научные основы интродукции и охраны древесных растений флоры СССР. М.: Наука, 1988. 263 с.
9. *Некрасов В.И., Смирнова Н.Г.* К использованию рентгенографического метода при изучении развития семян интродуцируемых древесных растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1961. Вып. 43. С. 47–52.
10. *Смирнова Н.Г.* Рентгенографическое изучение семян лиственных древесных растений. М.: Наука, 1978. 142 с.
11. Древесные растения, рекомендуемые для озеленения Москвы. М.: Наука, 1990. 158 с.

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

SUMMARY

Plotnikova L.S. **Main trends of introduction of woody plants in Russia**

The paper gives both the results and prospects for plant introduction activity in Russia. The rich dendrological collections of botanical gardens are suggested here as the basis for this work. Different approaches to forming collections are discussed. Methods are given for evaluation of floristic regions as potential sources of species for introduction. Also discussed in this paper is the integral evaluation of the plants 'potential for cultivation. Plant introduction is considered here a means of ex situ conservation.

УДК 581.5:58.084.5

© Н.В. Трулевич, 1995

РОЛЬ КОЛЛЕКЦИЙ РАСТЕНИЙ ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ В ОПТИМИЗАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Н.В. Трулевич

Современное состояние биосферы, важнейшим компонентом которой является растительный покров, характеризуется резким усилением антропогенного влияния, ведущего к сокращению площадей естественного растительного покрова, снижению его биологического разнообразия, устойчивости, способности к самовозобновлению.

Все возрастающие темпы деградации растительного покрова приводят к необходимости использования всех возможных методов сохранения биологического разнообразия растительного мира. Все с большей скоростью и на больших площадях уменьшается обилие многих полезных растений или они просто исчезают. Одной из

форм действенной охраны растений является создание коллекций в ботанических садах. Главнейшая задача интродукционных работ – выявление в природе и введение в культуру новых хозяйственно ценных дикорастущих растений: декоративных, лекарственных, пищевых, эфирномасличных, медоносных, кормовых, витаминоносных, пряноароматических и многих других. Создание в ботанических садах коллекции живых растений является основой для последующего практического использования.

Коллекция растений природной флоры Главного ботанического сада РАН насчитывает 2456 видов. Это одна из крупнейший коллекций, в составе которой преобладают многолетние травянистые растения в сочетании с деревьями (свыше 300 видов) и кустарниками (свыше 200 видов). Ценностью коллекции является то, что она собиралась в местах естественного произрастания растений, в различных регионах России и сопредельных стран. В составе коллекции 440 редких и исчезающих видов растений. Привлечение растений основывается на многолетнем интродукционном опыте и методах, позволяющих прогнозировать результаты интродукционного эксперимента: эколого-историческом, эколого-географическом, эколого-фитоценотическом.

Экспозиции растений природной флоры созданы из растений различных ботанико-географических регионов: европейской части России, Крыма, Кавказа, Сибири, Средней Азии, Дальнего Востока. По принципу полезности создана экспозиция полезных растений [1]. Территория, на которой конструируются различные сочетания растений, представляет собой в различной степени подверженную антропогенному влиянию Останкинскую дубраву, центральная часть которой (56 га) является заповедником. Периферическая часть дубравы площадью 30 га включает чередование лесных массивов с полянами и опушками, березняки, осинники, сосняки. При создании коллекции растений природной флоры использован рельеф р. Лихоборки.

Моделью конструируемых искусственных фитоценозов или создания более полночленных являются естественные фитоценозы. На основе их анализа создаются разнообразные по структуре, видовому составу, числу компонентов сочетания растений. Опыт создания сочетаний растений природной флоры России и сопредельных стран можно рассматривать как опыт обогащения обедненных естественных фитоценозов, создания искусственных в условиях крупного города, каким является Москва. За 50 лет создано и продолжается работа по совершенствованию 43 экологически и фитоценотически обоснованных сочетаний. При их создании принимается во внимание вертикальное (ярусное) и горизонтальное расчленение компонентов, где представлены многоярусные, многокомпонентные; двухъярусные многокомпонентные; одноярусные многокомпонентные и однокомпонентные группы. На долю сочетаний растений лесных типов растительного покрова приходится около 30%; луговых, включая альпийские и субальпийские луга, – около 25%; степных – более 20%, тундровых – 15%; пустынных – менее 5%. В каждой из групп последовательно отбирались и продолжают отбираться устойчивые виды.

Создание таких сочетаний растений позволяет существенно расширить видовой состав интродуцентов, ибо способствует возникновению новых экологических ниш, которые обогащаются соответствующими им видами, в том числе редкими и исчезающими.

Анализ опыта выращивания растений различных типов растительности показал, что интродукционные способности растений в значительной мере определяются их историческим развитием, экологической пластичностью, связанной с жизненной формой, ареалом, степенью экологической специализации, внутривидовым и внутрипопуляционным разнообразием. Существенное значение в интродукции растений имеет проблема устойчивости организма, ценопопуляции, фитоценоза не только к отдельным факторам, но и ко всей их совокупности. Проблема устойчивости в интродукции (интродукционная устойчивость) сводится к установлению признаков, позволяющих судить, будет ли устойчив или неустойчив объект. Ведущими критериями устойчивости растений в новых для них агроклиматических условиях являются следующие

биологические параметры: сохранение в определенных пределах характера природных ритмических процессов, прохождение полного цикла развития побегов, способность размножаться, сохранение природных или близких к ним типов онтогенеза.

Растения с более широкой экологической и фитоценотической амплитудой характеризуются большим полиморфизмом, внутрипопуляционным разнообразием. Так, широкоареальный вид – Lilium martagon L., интродукционная популяция которого собрана в различных регионах, насчитывает в коллекции 8 образцов: с Алтая, окрестностей оз. Байкал, хребта Тарбагатай, из Закарпатья, Московской и Тульской областей. Окраска цветков – от почти белого до сиреневого и коричнево-красного цвета.

При создании коллекций и интродукционных популяций отдельных видов предусматривается сбор растений из различных частей их естественного ареала, а также растений, возможно полно отражающих внутрипопуляционное разнообразие. На основе созданной интродукционной популяции осуществляется отбор хозяйственно ценных растений с конкретными в каждом случае желательными свойствами.

Из состава коллекции природной флоры выделено более 1500 устойчивых и около 400 высокоустойчивых видов растений. Все они перспективны для выращивания в различных экотопах в соответствующих сочетаниях.

Широкий интродукционный эксперимент с оценкой интродукционной устойчивости способствует выявлению практически ценных видов растений в данном регионе.

Биологической основой культивирования являются продолжительность жизни растений в природе и опыте интродукции, возраст и возрастное состояние растений, темпы онтогенеза, сезонная и возрастная динамика, экологические и фитоценотические особенности.

Наличие жизнеспособного самосева – один из принаков устойчивости интродукционных популяций. Устойчивые интродуцированные растения могут давать единичный самосев. Примером служат представители рода Allium L. (A. ochotense Prokh., A. odorum L.), Adonis amurensis Regel et Radde, Paeonia obovata Maxim., Syringa wolfii Schnied., Fritillaria pallidiflora Schrenk. К растениям, дающим обильный самосев, относятся Trollius chinensis Bunge, T. altaicus C.A. Mey.

Нередко растения, образующие самосев, выходят за пределы ранее занимаемой территории, часто самосев распространяется на соседние участки, лишенные растительного покрова (Allium altaicum Pall., A. victorialis L., A. schoenoprasum L., Primula japonica A. Gray).

Наивысшей степенью интродукционной устойчивости можно считать внедрение интродуцентов в естественные (часто неполночленные) растительные ценозы (Campanula trachelium L., Polygonum bucharicum Grig., Inula helenium L., Allium aflatunense B. Fedtsch.). Об устойчивости интродукционной популяции говорит наличие взрослых особей местной репродукции, способных удерживать или расширять первоначальную площадь обитания. Натурализация, связанная с расселением растений в новых условиях, также наивысший показатель интродукционной устойчивости.

Учитывая, что естественный растительный покров существенно нарушен, а во многих местах полностью уничтожен, леса оказались в значительной степени измененными по видовому составу, структуре, продуктивности, и на определенной стадии деградации его восстановление становится возможным лишь с помощью человека. Восстановление состава и численности растений на территории их природных ареалов путем обогащения обедненных естественных фитоценозов и создания искусственных может быть осуществлено на основе размноженных в культуре достаточно крупных интродукционных популяций.

Опыт отдела флоры по созданию устойчивых сочетаний растений оригинален по постановке и объектам. В его основе лежит рациональное использование растений природной флоры для создания искусственных и обогащения естественных фитоценозов. Естественный растительный покров с его разнообразием дает возможность подбора растений для различных экотопов. Необходимость сочетания интересов рекреа-

ции и охраны растительного покрова, отдельных его компонентов выдвигает в число важнейших задач разработку принципов создания искусственных фитоценозов, пополнения неполночленных обедненных естественных. Формирование устойчивых экологически и фитоценотически обоснованных сочетаний – путь ее решения. Принцип обогащения соответствующими видами положен в основу реконструкции неполночленных фитоценозов. На этой же основе проводятся работы по интродукции редких и исчезающих видов растений.

Одним из перспективных направлений является работа по обогащению, сохранению, возобновлению коллекционных фондов за счет получения растений местной репродукции и сборов в природных местообитаниях. Осуществляется постоянная корректировка создаваемых сочетаний растений, основанная на знаниях фитоценотических, экологических особенностей и на специфике популяционной жизни растений. Существенное значение при создании и корректировке сочетаний растений имеют структурно-функциональные аспекты.

На современном этапе работ существенный интерес представляет анализ итогов многолетнего создания устойчивых сочетаний растений. Основой репатриации растений в деградирующие фитоценозы служат, с одной стороны, опыт полевых геоботанических работ, а с другой – экспериментальный материал по оценке интродукционной устойчивости растений. Под репатриацией понимается введение растений в ценозы, в которых эти виды либо исчезли, либо существенно сократили свою численность. Таким образом, репатриация может быть осуществлена в пределах потенциального ареала вида, где существуют или существовали условия для его обитания. Практическая задача сводится к восстановлению (обогащению) обедненных фитоценозов. Обогащение растительного покрова должно проводиться в строгом соответствии с эколого-фитоценотической амплитудой вида. Подбор растений, соответствующих по экологии и фитоценотической роли, позволяет создавать устойчивые сообитания растений [2].

В опыте интродукции испытываются растения различных жизненных стратегий. Каждый вид обладает свойственной ему стратегией жизни, т.е. совокупностью приспособлений, обеспечивающих ему возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующих биоценозах или на лишенных естественного покрова территориях. Перспективы культивирования растений должны основываться на оценке стратегии растения. При этом следует учитывать, что растения обладают способностью по-разному проявлять себя в различных условиях существования. В основе этих подходов лежит представление о фитоценотипах, введенное Л.Г. Раменским [3]. На значительный интерес изучения жизненных стратегий растений обращает внимание и Т.А. Работнов [4].

Проблема интродукционной устойчивости различных ценотипов, их способности адаптироваться к новым условиям представляет значительный интерес для теории и практики интродукции растений. Так, конкурентная мощность или виолентность в опыте интродукции характерна для таких мощных средообразователей, как Picea schrenkiana Fisch. et Mey., Abies sibirica Ledeb., Juglans mandshurica Maxim. Среди травянистых растений таковыми являются интенсивно разрастающиеся Polygonum bucharicum Grig., Sanguisorba alpina Bunge, Sedum aizoon L. и др. Устойчивость, выносливость к неблагоприятным факторам или патентность свойственны значительной части интродуцируемых эфемероидов.

Эксплерентность – способность быстро захватывать территории свойственна наиболее активным растениям – Heracleum sosnowskyi Manden., H. sibiricum L., H. dessectum Ledeb. и др.

Ботанико-географические экспозиции можно рассматривать как многолетний результативный опыт создания искусственных фитоценозов. Степень сложности структуры искусственных фитоценозов может быть различна. Она зависит не только от разнообразия компонентов по видовому составу, но и от разновозрастности интродукционных популяций. Разновозрастный состав способствует большей устойчивости и долговечности.

Разнообразие городских условий и типов озеленяемых пространств диктует необходимость экологического подхода при подборе ассортимента и его использовании в конкретных условиях. В отделе природной флоры подобраны сочетания дикорастущих растений, приспособленных к различным экологическим условиям: теневыносливые, засухоустойчивые, влаголюбивые и т.д.

Выявлены группы видов, представляющие интерес для современных форм озеленения. Среди них раноцветущие (весенние) растения и поздноцветущие (осенние). Особую группу составляют растения с широкой цветовой гаммой в осенний период.

Примером практического воплощения опыта (20 лет) создания сочетаний растений природной флоры являются Ильинский сквер в центре Москвы и территории некоторых учреждений и заводов города, что улучшает среду обитания человека.

Коллекция растений природной флоры, создаваемая 50 лет несколькими поколениями ботаников, представляет собой национальную ценность, является базой научно-исследовательских работ, источником ценных растений, объектом просветительской работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ворошилов В.Н.* О принципах классификации полезных растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1953. Вып. 16. С. 42–51.
2. *Трулевич Н.В.* Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М.: Наука, 1961. 313 с.
3. *Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 619 с.
4. *Работнов Т.А.* О виалентах, патиентах и эксплерентах // Бюл. МОИП. 1993. Т. 98, вып. 5. С. 119–124.

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

SUMMARY

Trulevich N.V. **The native flora plants collections and their role in optimizing the vegetative cover**

The article discusses the experiments in forming botanical–geographical plant displays of the MBG Native Flora Department. Designed as models of artificial plant communities and their potential for use in various types of urban plantings. An account is given of the scientifically justified combinations of decorative wild plants adapted to various ecological environments including shade–enduring, draught–resistant and moisture–loving species. A practical implementation of this approach is referred to, i.e. the Ilyinsky Park in the centre of Moscow which has been in existance for about 20 years.

УДК 631.529: 634 1/2 (47+57–25)

© Е.Г. Удачина, Ю.Н. Горбунов, 1995

ИНТРОДУКЦИЯ ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ ПЛОДОВЫХ И ЯГОДНЫХ РАСТЕНИЙ В ГБС РАН

Е.Г. Удачина, Ю.Н. Горбунов

Дикие виды плодовых и ягодных растений представляют собой неиссякаемый источник новых культурных растений, ценнейший генофонд, с помощью которого решались и решаются такие проблемы селекции, как создание зимостойких и засухоустойчивых сортов, повышение их иммунности к болезням и вредителям, преодоление периодичности плодоношения, выведение сортов с разными сроками созревания плодов и др. Мировой фонд дикорастущих плодовых и ягодных растений насчитывает 5320 видов, относящихся к 55 родам и 22 семействам, а используется из них лишь 818 видов, культивируется же всего 386 или 7,2% [1].

Без использования самых зимостойких видов Malus baccata (L.) Borkh., Pyrus ussuriensis Maxim, Prunus ussuriensis Koval. et Kostina и P. nigra Ait, Armeniaca mandshurica (Maxim.) Skvorts. Cerasus fruticosa Pall. абсолютно невозможно было бы развитие промышленного садоводства в суровых условиях Урала, Сибири и Дальнего Востока. Яблони M. floribunda Sieb., M. zumi (Mats.) Rehd. и M.× atrosanguinea (Spaeth) Schneid использованы отечественными и зарубежными селекционерами при создании сортов, устойчивых к парше и мучнистой росе. Широкое распространение в нашей стране коккомикоза послужило причиной включения в селекционный процесс Padus maackii (Rupr.) Kom., что позволило получить устойчивые к этой болезни сорта вишни. В качестве наиболее перспективных для включения в селекционные программы рассматриваются Padus virginiana (L.) Mill., Sorbus sambucifolia (Cham. et Schlecht.) M. Roem. и Prinsepia sinensis (Oliv.) Bean.

Широкое распространение в культуре в последние десятилетия видов, сортов и форм аронии, облепихи, актинидии, лимонника, шиповника, жимолости существенно расширил относительно небогатый сортимент ценных плодовых и ягодных растений умеренной зоны. В последние годы ведется работа по интродукции других видов – лоха многоцветкового, хеномелеса японского, барбариса и др.

Дикорастущие плодовые и ягодные растения являются ценным генофондом и сохранение их видового разнообразия с целью использования в современной и будущей селекции является неотложной задачей, особенно в условиях увеличивающего антропогенного влияния на природную флору. Диких сородичей культурных растений необходимо изучать во всех частях их ареала с тем, чтобы обеспечить охрану всего их формового разнообразия. Большая часть в этой работе принадлежит ботаническим садам России. Значительный вклад в области выявления, изучения и сохранения ресурсов плодовых и ягодных растений внесен ЦСБС СО РАН, Институтом биологии Якутского филиала СО РАН, ботаническим садом Томского государственного университета, Новосибирским СХИ, НИИСадоводства Сибири, МГУ и др.

Коллекция диких сородичей плодовых и ягодных растений в отделе культурных растений ГБС РАН включает более 200 видов и форм. Многолетнее (с начала 60-х годов) изучение биологических особенностей представленных в коллекции разных видов позволяет судить о степени их пластичности и адаптационных возможностях.

Основным лимитирующим фактором интродукции плодовых и ягодных растений в нашу зону является их низкая морозоустойчивость. Анализ перезимовки растений в годы с экстремальными температурными условиями позволяет выявить наиболее перспективные. Так, изучение состояния растений после суровых зим 1978/79 г. и 1986/87 г. показало, что наименее зимостойкими оказались представители родов Pyrus, Armeniaca, Cerasus, Cydonia и Vitis (L.). При этом наиболее сильно пострадали виды европейско-азиатского типа ареала. Полностью погибли растения Pyrus syriaca Boiss. и P. nivalis Jacq. отдельные экземпляры P. korshinsky Litv., P. tadshikistanica V. Zapr., серьезные повреждения (6 баллов) имели растения P. caucasica Fed., Cerasus microcarpa (C.A. Mey.) Boiss., C. verrucosa (Franch.) Nevskyi, Prunus divaricata Ledeb., Cydonia oblonga Mill. Оценкой 5 баллов характеризовались повреждения Pyrus elaeagnifolia Pall., P. salicifolia Pall., P. cajaon V. Zapr. Среди видов восточноазиатского ареала отмечена гибель Pyrus pashia Ham. и Padus serrulata, подмерзание (6 баллов) растений Pyrus bretschneideri Rehd., P. betulifolia Bunge, Cerasus japonica (Thund.) Loisel, Chaenomeles maulei (Mast.) C.K. Schneid., Vitis coignetiae Pulliat ex Planch., значительные повреждения зарегистрированы у Malus sargentii Rehd., Armeniaca ansu, A. vulgaris Lam., Elaeagnus multiflora Thunb., Cerasus tomentosa (Thunb.) Wall., Prinsepia sinensis, Actinidia kolomicta (Maxim.) Maxim.

Растения североамериканского происхождения – Malus coronaria (L.) Mill. и P. munsoniana Wight et Hedr. – имели степень повреждений 7 баллов, серьезные повреждения древесины были обнаружены у Malus × purpurea (Bardier) Rehd., M. coronaria subsp. ioensis (A. Wood) Likh., P. angustifolia Marsh., Padus virginiana (L.) Mill.,

Таблица 1

Наиболее зимостойкие плодовые растения (по итогам интродукционного эксперимента в ГБС РАН)

Вид	Зимостойкость, балл	Сила цветения, балл	Сила плодоношения, балл	Вид	Зимостойкость, балл	Сила цветения, балл	Сила плодоношения, балл
Malus baccata (L.) Borkh.	I–II	1–5	1–5	P. nigra Ait.	I–VI	3–5	0–4
M. mandshurica (Maxim.) Kom.	I	2–3	2–3	P. pumila L.	II	1–5	1–2
M. prunifolia (Willd.) Borkh.	I	3	3	P. spinosa L.	II–IV	1–3	
M. sylvestris Mill.	I	1–5	0–5	P. ussuriensis Koval. et Kostina	I–IV	1	
Pyrus communis L.	I	1–3	4	Padus maackii (Rupr.) Kom.	I	1–2	
P. ussuriensis Maxim.	II	1	1	P. pensilvanica (L. fil.) Sok.	I	4	3
Prunus besseyi Bailey	I–II	3–5	2–4	P. virginiana (L.) Mill.	I	5	3–5

Таблица 2

Зимостойкость и восстановительная способность некоторых плодовых растений после суровых зим

Вид	Зимостойкость, балл	Прирост побегов, см	Вид	Зимостойкость, балл	Прирост побегов, см
Malus hupehensis (Pamp.) Rehd	IV	90,8	C. incana (Pall.) Spach.	IV	57,8
M. sargentii Rehd.	V	61,4	C. tomentosa (Thunb.) Wall.	IV	64,4
Pyrus cajon V. Zapr.	IV	40,8	Elaeagnus multiflora Thunb.	V	94,6
P. elaeagnifolia Pall.	V	70,0	Chaenomeles maulei (Mast.) Schneid.	VI	54,2
P. korshinskyi Litv.	VI	35,2	Mespilus germanica L.	V	74,0
P. salicifolia Pall.	V	40,0	Cydonia oblonga Mill.	VI	77,1
Cerasus japonica (Thunb.) Loisel	III	58,0	Prunus divaricata Ledeb.	VI	89,6

Grossularia acicularis (Smith.) Spach., Vitis rupestris Sceele и V. aestivalis Michx. Весьма устойчивыми к морозам оказались некоторые восточноазиатские и североамериканские виды родов Malus, Pyrus, Padus и Prunus (табл. 1), а также некоторые виды родов Ribes и Glossularia. В ходе наблюдений было установлено, что некоторые виды обладают способностью быстро восстанавливать крону после существенных повреждений сильными морозами (табл. 2).

Значительные потери в урожае плодовые культуры несут вследствие повреждения цветочных почек весенними заморозками. Выявление видов с устойчивым к низким температурам цветочными почками и поздними сроками цветения имеет не только большое практическое значение, но и теоретическое. По многолетним данным, высокой урожайностью даже после значительных весенних заморозков (–3 ÷ 5°) характеризовались виды: Malus baccata, M. mandshurica, M. hupehensis, M. sieboldi (Regel.) Rehd., M. sargentii Rehd., Pyrus ussuriensis Maxim., отдельные экземпляры P. communis, Prunus spinosa, Aronia melanocarpa (Michx.) Elliott, виды Amelanchier, Crataegus и Berberis. Интересно отметить, что в таких условиях обильное плодоношение было

Таблица 3

Обобщенные результаты интродукционного эксперимента испытанных родов плодовых и ягодных растений (число видов)

Род	Группа перспективности с оценкой в баллах				
	Наиболее перспективные (91–100)	Перспективные (76–90)	Малоперспективные (41–75)	Неперспективные (21–41)	Всего испытано
Actinidia Lindl.	–	2	1	–	3
Amelanchier Medic.	4	–	–	–	4
Amygdalus L.	1	–	–	–	1
Armeniaca Scop.	1	1	–	–	2
Aronia Med.	1	–	–	–	1
Berberis L.	5	–	–	–	5
Cerasus Mill.	2	2	1	–	5
Chaenomeles Lindl.	–	–	2	–	2
Crataegus L.	5	–	–	–	5
Cydonia Mill.	–	1	–	–	1
Elaeagnus L.	–	–	1	–	1
Grossularia Mill.	12	–	–	–	12
Juglans L.	–	–	1	–	1
Lonicera L.	1	–	–	–	1
Malus Mill.	21	5	3	–	29
Mespilus L.	–	1	–	–	1
Padus Mill.	4	1	1	–	6
Prinsepia Oliv.	1	–	–	–	1
Prunus Mill.	8	2	2	–	12
Pyrus L.	2	1	6	4	13
Ribes L.	10	3	4	–	17
Rosa L.	4	–	–	–	4
Rubus L.	6	2	3	1	12
Sambucus L.	–	2	–	–	2
Schizandra Michx.	–	1	–	–	1
Sorbus L.	4	–	1	–	5
Vitis L.	–	2	5	–	7
	92	26	31	5	154

отмечено у Chenomeles maulei, Ch. cathayensis (Hemsl) Schneid., Prinsepia sinensis и Elaeagnus multiflora. Поздние сроки цветения (конец мая – середина июня) отмечены у Sambucus canadensis L., S. coerulea Raf., Padus serotina, видов родов Vitis, Rubus, Actinidia и Sorbus. Анализ фенологических данных свидетельствует о том, что большинство изученных видов (80,7%) в условиях Москвы проходят полный цикл развития; цветут, но не плодоносят – 9%; не цветут – 7% видов. Среди североамериканских и восточноазиатских плодоносящих видов больше, чем среди среднеазиатских, у которых треть видов не завязывает плодов. Ежегодным обильным плодоношением характеризуются виды родов Padus, Crataegus, Malus, Ribes, Grossularia. Обильно цветут, но нерегулярно плодоносят Prunus americana Marsh. и Ribes pauciflorum Turcz. ex Pojark. Отсутствие плодов у обильноцветущих видов может быть связано с неблагоприятными условиями для перекрестного опыления.

Обобщенные результаты интродукционного изучения диких сородичей плодовых и ягодных культур приведены в табл. 3. Оценка перспективности интродукции 154 видов по комплексу наиболее важных признаков – зимостойкости, восстановительной способности, особенностям прохождения генеративной фазы [5] показывает, что 77% исследованных видов в той или иной степени перспективны для выращивания в нашей зоне и лишь 7% не проходят полного цикла развития, среди которых Pyrus korshinskyi, P. cajon, P. salicifolia и др.

Таблица 4

Содержание аскорбиновой кислоты в плодах дикорастущих плодовых и ягодных растений

Род	Аскорбиновая кислота, мг%	Род	Аскорбиновая кислота, мг%	Род	Аскорбиновая кислота, мг%
Actinidia Lindl.	557–1600	Grossularia Mill.	32,2–69,8	Pyrus L.	2,6–12,5
Armeniaca Scop.	9,8–21,4	Hippophae L.	62,4–98,6	Rosa L.	778,8
Cerasus Mill.	25–33,9	Malus Mill.	13,0–28,6	Ribes L.	43,4–187,5
Chenomeles Lindl.	47,6–77,0	Padus Mill.	124,0–136,0	Rubus L.	34,8–40,9
Crataegus L.	44,8	Prinsepia Oliv.	50,4–64,4	Sambucus L.	26,4–91,1
Cydonia Mill.	34,4	Prunus Mill.	5,6–36,5	Sorbus L.	20,2–228,8
Elaeagnus L.	7,3–33,0				

Сравнительное изучение поражаемости паршой интродуцированных в ГБС РАН яблони и груши показало, что в условиях Москвы устойчивыми к этому заболеванию оказались M. hupehensis и M. sargentii, у которых даже в годы максимального распространения болезни поражалось 14–33% листьев (с оценкой 0,1–0,4 балла); при погодных условиях, близких к средним многолетним, признаки болезни у этих видов практически отсутствовали. Сравнительно устойчива к парше также M. prunifolia. Восприимчива к болезни M. baccata, в год максимального поражения паршой ее степень оценивалась 2,3 баллами (99%). Среди изученных европейско-азиатских видов яблони устойчивых к парше не оказалось. Менее других поражению подвергалась M. kirghisorum, а в максимальной степени – M. niedzwetzkyana Diek. Восприимчивы к поражению также M. turkmenorum и M. sieversii (Ledeb.) M. Roem. По признаку устойчивости к парше выделяются североамериканские виды M. ioensis и M. coronaria. У первого вида за все годы наблюдений единственный раз наблюдались слабо выраженные признаки поражения паршой. Устойчиво к заболеванию также большинство европейско-азиатских видов груши. Практически отсутствовали признаки поражения у Pyrus tadshikistanica, P. caucasica, P. elaeagnifolia, P. nivalis. Незначительная степень повреждения отмечена у P. korshinskyi и P. salicifolia. Сильно поражается паршой P. cajon, в среднем за годы учета степень поражения составляет 1,5 балла (82% пораженных листьев), в отдельные годы она превышала 2 балла при 93% пораженных листьев. Высокой устойчивостью к парше характеризуются изученные нами восточноазиатские виды груши, степень их поражения обычно не превышала 0,03 балла (2–4% пораженных листьев).

В течение ряда лет в аналитической лаборатории ГБС РАН проводилось определение содержания аскорбиновой кислоты в плодах диких видов плодовых и ягодных растений, представленных в нашей коллекции. Результаты анализа показывают, что максимальное содержание витамина С выявляется у видов родов Actinidia, Rosa, Sorbus, Ribes, Padus и Hippophae (табл. 4). При этом размах изменчивости содержания аскорбиновой кислоты как в пределах родов, так и отдельных видов бывает весьма значительным. Так, разные сорта и формы Actinidia kolomicta содержали в плодах от 500 до 1600 мг% этого вещества, в пределах рода Sorbus содержание его колебалось от 20 до 228 мг%, а рода Ribes – от 43,4 до 187 мг%. В плодах Pyrus, Armeniaca и Malus содержание аскорбиновой кислоты составляет 3–28 мг%.

Нами проведены также многолетние экспериментальные исследования способности к размножению зелеными черенками 25 видов плодовых и ягодных растений с использованием регуляторов роста ИМК, ИУК и специально подобранных субстратов. Укоренение черенков проводили в туманообразующей установке. Зеленые черенки Aronia melanocarpa, Hyppophaë rhamnoides, Actinidia kolomicta, Cerasus tomentosa и Chenomeles

Таблица 5

Способность дикорастущих видов плодовых и ягодных растений к укоренению зелеными черенками

Вид	Количество укоренившихся зеленых черенков, %	Вид	Количество укоренившихся зеленых черенков, %
Actinidia kolomicta (Maxim.) Maxim.	61,0–100,0	Malus niedzwetzkyana Diek.	0,0
Amygdalus nana L.	20,0–70,0	M. sargentii Rehd.	53,8–88,9
Armeniaca mandshurica (Mazim.) Scvorts.	0,0–21,4	Mespilus germanica L.	4,3–42,8
A. vulgaris Lam.	0,0	Prinsepia sinensis (Oliv.) Bean.	8,3–62,0
Aronia melanocarpa (Michx.) Elliott	97,0–100,0	Prunus americana Marsh.	41,7
Cerasus glandulosa (Thunb.) Loisel.	100,0	P. besseyi Bailey	41,2–100,0
C. tomentosa (Thunb.) Wall.	73,0–100,0	Pyrus salicifolia Pall.	8,3–17,6
Chaenomeles maulei (Mast.) Schneid.	87,5–98,0	Ribes aureum Pursh	42,3–92,3
Elaeagnus multiflora Thunb.	46,3–92,7	R. americanum Mill.	75,0–92,6
Hippophaë rhamnoides L.	68,0–100,0	R. dikuscha Fisch. ex Turcz.	100,0
Lonicera edulis Turcz. ex Freyn	70,0–100,0	× Sorbopyrus auricularis Schneid.	33,3
		Schizandra chinensis (Turcz.) Baill.	34,3–77,3

maulei хорошо укоренялись во всех вариантах опытов (табл. 5). Для большинства других видов приходится подбирать специальные условия для получения удовлетворительных результатов. Имеются также трудноукореняемые виды, к ним относятся прежде всего представители родов Malus и Armeniaca, размножить которые зелеными черенками практически не удается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Петрова В.П.* Дикорастущие плоды и ягоды. М.: Лесн. пром-сть, 1987. 247 с.
2. *Стивенсон Ф., Джонс Г.* Некоторые источники устойчивости культурных растений к болезням // Болезни растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. С. 193–218.
3. *Браун А.Дж.* Яблоня // Селекция плодовых растений. М.: Колос, 1981. С. 13–62.
4. *Полякова О.Д., Джигадло Е.Н., Колесникова А.Ф.* Устойчивость к коккомикозу гибридного потомства вишни в полевых условиях и при искусственном заражении // Пути интенсификации садоводства и селекция пищевых и ягодных культур. Тула: Приокское кн. изд-во, 1989. С. 61–68.
5. *Косаев М.Н.* Оценка перспективности интродукции древесных растений // Методики интродукционных исследований в Казахстане. Алма-Ата: Наука, 1987. С. 37–45.

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

SUMMARY

Udachina E.G., Gorbunov Y.N. **Introduction of wild fruit trees and berries in the Main botanical garden of the Russian academy of sciencies**

This review sums up the results of the studies in the MBG collection of the wild species of fruit trees and berries comprising over 200 forms. Results obtained in these studies provided further information on the biological properties of the species, their resistance to negative environmental factors and susceptability to various pests and diseases which allowed for the adaptive potential of the studied species to be assessed.

УДК 632.9:635.9

© Ю.В. Синадский, Э.Ф. Козаржевская и др. 1995

ПАТОГЕНЫ И ВРЕДИТЕЛИ РАСТЕНИЙ-ИНТРОДУЦЕНТОВ ГБС РАН

Ю.В. Синадский, Э.Ф. Козаржевская, М.А. Матвеева, Л.Н. Мухина, Ю.М. Плотникова, О.Б. Ткаченко, О.А. Каштанова, И.М. Овчинников, Н.Л. Постникова, В.И. Шатило

Основной научной проблемой, разрабатываемой в ГБС РАН, является интродукция и акклиматизация растений.

Большое внимание заслуживает изучение взаимоотношений между интродуцированными растениями и местной флорой, между местными и завезенными вредными и патогенными организмами. Характер формирующейся патогенной микофлоры и энтомофауны при интродукции растений зависит не только от вида завезенных вредных организмов, динамики заболеваний или размножения вредителей, но и от физиологического состояния интродуцируемого растения. Болезни могут проявиться на начальных этапах его интродукции, причем в новых районах обитания патогены и вредители нередко оказываются более агрессивными, чем у себя на родине. Примером тому может служить гидрониоз голубики высокорослой, вызывающей отмирание ветвей и целых растений [1]. Урбанизированная среда, особенно в таких крупных городах, как Москва, неблагоприятно воздействует на развитие растений.

Анализ проведенных нами инвентаризационных работ вредной энтомофауны и патогенной микофлоры за последнее десятилетие (1982–1992 гг.) свидетельствует о расширение видового состава вредителей и патогенов на экспозиционных и коллекционных растениях Главного ботанического сада. Так, если в 1966–1976 гг. было зарегистрировано 394 вида вредителей и возбудителей болезней, то в настоящее время их число увеличилось до 510. За период с 1982 г. по 1992 г. было отмечено дополнительно 87 видов. За это же десятилетие выявлено поражение еще 150 видов древесных растений патогенными грибами, 37 видов – вредителями [2].

За последние годы на коллекциях цветочно-декоративных растений ГБС были обнаружены марсонина роз (Marssonina rosea Died.), мучнистая роса (Sphaerotheca pannosa L. var. rosae Woron), пероноспороз роз (Peronospora sparsa Berk.). Практически все группы роз поражались инфекционным ожогом (Coniothyrium wernsdorffiae L., C. fuckeli Sacc.), ржавчиной роз (Phragmidium distiflorum James., Ph. tuberculatum J. Muller.). На тагетесе впервые выявлена фиалофора, обычно поражающая гвоздику в закрытом грунте.

К основным патогенам луковичных (тюльпаны, нарциссы и др.) следует отнести склероциальные грибы (Sclerotinia bulborum Sacc., Rhizoctonia tuliparum Wetz. et Arth. и др.). Эта инфекция накапливается при монокультуре [3]. Болезнь обычно носит очаговый характер и мало зависит от сортовых особенностей растений, хотя ранние сорта тюльпанов при эпифитотиях более восприимчивы к этим грибам. Разовый перенос коллекции тюльпанов в 1985 г. на другой участок, где они ранее не возделывались, привел к вспышке малораспространенного склеротиниоза (возбудитель Sclerotinia bulborum). Помимо указанной культуры, от склероциальных грибов в последнем десятилетии большие выпады отмечены у камассии, колхикумов, мускари, лилий и др. В период вегетации гладиолусы серьезно поражались фузариозом, сухой гнилью, а также паршой, твердой гнилью, коричневой сердцевинной гнилью. Наиболее устойчивыми к сухой гнили оказались ранние сорта гладиолусов. Выявлено поражение орхидеи Phajus thankervillae ржавчиной (возбудитель – гриб Uredo aurantiaca Mont.).

На древесных растениях в рассматриваемый период было выявлено более 50 видов грибов, которые ранее в ГБС не обнаруживались. Среди них Thyrostroma compactum

(Sacc.) Hohn., вызывающая усыхание отдельных ветвей или большей части кроны у вяза мелколистного и лип. Наиболее повреждаемы среди интродуцентов Tilia sibirica, T. platyphyllos 'Laciniata', T. americana. К устойчивым относятся липа кавказская и липа Максимовича [4]. В 1988 г. наблюдались вспышки парши на ивах, рамуляриоза на жимолости. Так, Lonicera tolmatchevii в сильной степени поражалась корневыми и стволовыми гнилями. В результате чего из 8 экземпляров на экспозиции этой культуры пришлось вырубить 7, а L. hispida – полностью. Тополя были поражены стволовыми гнилями, цитоспорозом, бактериальным раком, комплексом энтомовредителей (преимущественно скрытностволовых). Экспозиция тополей (тополя московский, сибирский, подмосковный, берлинский, гибрид пирамидального с черным) к 1991 г. утратила свою декоративность. В первую очередь от болезней и вредителей страдают древесные растения, ослабленные выращиванием в условиях, не соответствующих их экологическим требованиям, в результате неправильного выбора мест посадки (экспозиций) для отдельных пород, несоблюдения санитарно-профилактических, агротехнических (сбалансированность удобрений, проведение выборочных рубок, перекопка приствольных кругов) и др. мероприятий.

За последнее десятилетие в ГБС выявлены склеродерриевый рак на соснах (Pinus nigra, P. silvestris var. mongolica, P. pumila, P. panderosa, P. mugo), годрониоз голубики, фитофтороз корней и побегов рододендронов, дырчатая пятнистость косточковых. На коллекции североамериканских сортов культурной голубики обнаружено 15 видов патогенных грибов: Godronia cassandrae Peck., Diaporthe vaccinii Shear., Gloeosporium minus Shear., Botryosphaeria dothidea (Moung. ex Fr.) Ces. and de Not., Rhabdospora oxycocci Shear., Botrytis cinerea Pers., Valsa delicatula C. et F., Cladosporium oxycocci Shear., Camarosporium antarcticum Speg., Phyllosticta rhododendicola Brun., Phyllosticta leptidae Fr., Cephalosporium charticola Lindau, Helmintosporium inaequale Shear., Trichoderma sp., Pestalozzia guepinivaccinii Shear., пять из которых впервые отмечены в ГБС, а Godronia cassandrae – впервые в нашей стране [4]. В отдельные годы на древесных растениях широкое распространение получали грибы родов Septoria, Phomopsis, Cladosporium, Phyllosticta, Cytospora и др. В парковой зоне Сада на древесных растениях были наиболее распространены гнили, вызываемые дереворазрушающими грибами. Из них наиболее часто встречались ложный дубовый трутовик (повреждено до 50% дубов), ложный и осиновый трутовики, чага. По степени распространения гнилей можно заключить, что все насаждения II класса устойчивости с преобладанием в составе дуба, березы, осины, ольхи серой и ивы являются очагами гнилевых болезней. Следствием широкого распространения гнилевых инфекций является сильная захламленность насаждений, особенно в зоне заповедной дубравы. Из некрозно-раковых заболеваний наибольшее значение имеют рак-серянка сосны, черный рак осины, поперечный рак дуба, цитоспороз розоцветных, кленов, тополей и ив. В Отделе культурных растений на яблонях ежегодно в разной степени отмечались парша (Venturia inaegualis Wint.), пятнистость листьев, вызываемая Phyllosticta pirina Sacc., монилиальный ожог (Monilia cinerea Bon.), черный рак (Sphaeropsis malorum Perck), на груше – Nectria galligena Bress., на малине – антракноз (Sphaceloma necator Jenk. et Shear.), землянике – белая и бурая пятнистость (Ramularia tulasnei Sacc. и Marssonina potentillae (Desm.) Magn. f. fragaria (Lib.) Ohl.), на черной смородине – антракноз (Gloeosporium ribis (Lib.) Mont. et Desm.), столбчатая ржавчина (Cronartium ribicola Dietr.) и мучнистая роса (Sphaerotheca mors-uvae Berk. et Curt). Получила распространение пятнистость листьев и молодых побегов калины, вызванная грибом Ascochyta viburni (Roum) Sacc.

Мягкие, с постоянными оттепелями зимы последних лет очень плохо сказались на облепихе. Наблюдается массовое усыхание ветвей и кустов. Одна из причин этого явления – сильное развитие гриба Plowrightia hippophaeos (Pass.) Sacc. [Syn. Dothidea hippophaeos (Pass.) Fuck.) Sacc.]. На растениях земляники широкое распространение имели заболевания, вызывающие пятнистость листьев, такие как белая пятнистость, бурая пятнистость, зитиоз, дендрофомоз, серая гниль, альтернариоз. Отдельные сорта

сильно поражены мучнистой росой. Особенностью участка экспозиций овощных культур является полное отсутствие севооборота, сильное закисление почв из-за низменного расположения делянок и несбалансированность элементов питания, ввиду того, что все овощные культуры выносят из почвы очень много элементов, особенно азота. Все это привело к созданию на данной экспозиции стойкого инфекционного фона, что в последние годы постоянно сказывается на развитии растений. Корневые гнили и трахеомикозные увядания, вызванные грибами из рода Fusarium sp., встречаются практически на всех растениях. Постоянно отмечается кила капусты (возбудитель Plasmodiophora brassicae), а эпифитотия данного заболевания в 1993 г. совместно с корневой гнилью (возбудитель Fusarium sp.) привели к сильному поражению капусты в отделе культурных растений. Были характерны для капусты пероноспороз, черная плесень и фомоз. Луки были сильно поражены пероноспорозом, ржавчиной, черной плесенью. На томатах, баклажанах, перцах к осени проявлялся фитофтороз, бурая пятнистость, белая пятнистость и серая гниль. Тыквенные культуры сильно поражены пероноспорозом. На участке пряноароматических растений выпадали растения (особенно шалфей и лаванда) в результате фузариозного увядания. Неблагоприятные погодные условия последних лет привели к сильному выпреванию мяты.

Вирусными болезнями в ГБС наиболее сильно повреждались флоксы, пионы, георгины, тюльпаны, нарциссы, гвоздики, розы. На флоксах деформацию и нитевидность листьев вызывает вирус огуречной мозаики (cucumber mosaic virus) в комплексе с вирусом мозаики люцерны (alfalfa mosaic virus), а вирус некроза табака (tobacco necrosis virus) – некротическую пятнистость неправильной формы, потемнение жилок, отмирание листьев. Редкие штаммы вируса вызывали деформацию листовой пластинки, общую карликовость, недоразвитость цветков [5, 6].

Пионы поражались вирусом кольцевой пятнистости (paeony ringsport virus), георгины – вирусом мозаики георгины (dahlia mosaic virus), вызывающим окаймление жилок, карликовость, кустистость, деформацию листьев и цветков, вирусом огуречной мозаики (cucumber mosaic virus), X и Y вирусами картофеля (potato virus X и potato virus Y), вирусом желтой мозаики фасоли (bean yellow mosaic virus) и др. возбудителями.

На гвоздике появление крапчатости вызывалось вирусом крапчатости гвоздики (carnation mottle virus), кольцевой пятнистости – вирусом кольцевой пятнистости (carnation ringspot virus), некротической кольцевой штриховатости – вирусом кольцевой гравировки (carnation etched ring virus), посветление жилок, хлоротичные пятна – вирусом прижилковой крапчатости (carnation vein mottle virus).

Симптомы вирусных болезней на розах проявлялись в виде полного или частичного хлороза, морщинистости, линейного узора, сетчатости, крапчатости и мозаики. Установлено, что причиной их являлся комплекс вирусов, прежде всего вирус некротической кольцевой пятнистости сливы (prunus necrotic ringspot virus), вирус мозаики яблоки (apple mosaic virus), как в моноинфекции, так и в смешанной инфекции [6].

На жимолости были диагностированы вирусы X, Y картофеля, огуречной мозаики в моноинфекции и в комплексе друг с другом, вызывающие израстание и деформацию листьев, белую сетчатость, розовую штриховатость, посветление жилок, мозаику в конце цветения–начале плодоношения. Яркие кольцевые пятна и желто-зеленая крапчатость появлялись на листьях декоративных жимолостей в конце лета. На голубых жимолостях были хорошо заметны деформации, израстания листьев и белая сетчатость [7].

Большой ущерб растениям Сада наносят представители фитогельминтов – нематоды. В последнем десятилетии от стеблевой нематоды [Ditylenchus dipsaci (K)F] сильно страдали нарциссы и флокс метельчатый. Листовая нематода [Aphelenchoides fragariae (R.-Bos.) St. & Bu.] паразитировала на землянике, первоцветах, живучке ползучей, папоротниках открытого грунта. Южная галловая нематода [Meloidogyne incognita (K. Sw.) Ch.] оставалась всегда бичом тропических, субтропических растений – бегоний, бальзаминов, колеусов, фикусов, фиалки узамбарской и ряда суккуний

лентов. Северная галловая нематода [M. napla Ch.] паразитировала на корнях клематисов, кактусовая [Cactodera cacti (Fil. et Sch. St.] была обнаружена на корнях кактусов. Этот паразит не передается при черенковании, но поддается искоренению с большим трудом [8].

Из представителей вредной энтомофауны массовое распространение в Саду получили: зеленая дубовая листовертка, тополевая минирующая моль, смородиновый клещ, калиновый листоед, пестрянка кленовая, чехликовая галловая тля, чехликовая лиственничная моль, желтый крыжовниковый пилильщик, пяденицы, в закрытом грунте – оранжерейная белокрылка. 23 вида вредителей, ранее имевших большое хозяйственное значение, в последнее десятилетие встречались единично либо отсутствовали. Среди этой группы вредителей можно отметить соснового шелкопряда (Thaumatopoea pityсampa Schiff.), розанного нисходящего пилильщика (Ardis brunniverntrus Hart.) , горохового трипса (Karothrips robustus Vzel.), цитрусового червеца (Pseudococcus gahani Green.).

Вредоносность таких широко распространенных вредителей, как малинный жук (Byrurus tomentosus F.) и земляничо-малинный долгоносик (Anthonomus rubi Hrbst.), снижалась полностью весенними обработками. Наиболее опасным из вредителей на экспозиции земляники являлся паутинный клещ, земляничный долгоносик, земляничная белокрылка. Ревень и щавель являются местами зимовки блошек и хренового (капустого) листоеда (Phaedon cochleariae F). Томаты, баклажаны, перцы постоянно, на протяжении всей вегетации, были заселены оранжерейной белокрылкой.

Тополевая минирующая моль (Lithocolletis populifoliella Z.) поражала растения в ГБС, а также повсеместно в г. Москве и Московской области. В течение ряда лет вредитель сохранял высокую численность, наносил ощутимые повреждения тополям, приводя деревья к ослаблению и преждевременному опадению листвы. Наиболее сильно от тополевой моли страдали бальзамический тополь и несколько меньше лавролистный тополя; белый, черный и пирамидальный повреждались значительно слабее. Вредитель вызывал иногда 100%-ное повреждение и опадение листвы.

Для дубравы ГБС особенно большую опасность представляла зеленая дубовая листовертка (Tortrix viridana L.) [9]. Вспышка вредителя в московских дубравах наблюдалась с 1899 г. 10 раз. В ГБС развитие листовертки изучается с 1965 г. Пики массового размножения этого вредителя были в 1967, 1974, 1976, 1984, 1985 гг. Дубовая зеленая листовертка – один из опаснейших вредителей дуба. После вспышки 1974–1976 гг. начался спад численности вредителя, который длился до 1982 г. Суммарное число яиц на единицу учета (ветвь длиной 0,5 м, диаметром 2 см и ветвь длиной 2 м, диаметром 0,5 см) с пересчетом на 70–100-летний возраст дубравы составило 25 – в 1977 г., 20 – в 1978 г., близкое к нулю в 1979–1981 гг. При использовании феромонных ловушек (феромон ТВ-12) число этих вредителей оказывалось в два-три раза выше. При массовом размножении листовертки было обнаружено в среднем по 220 куколок на 1000 листьев или 120 куколок на 100 точек роста (при отсутствии листьев).

В 1982–1991 гг. на хвое, ветвях и стволах можжевельника виргинского выявлялись многочисленные повреждения червецом (Planococcus vovae Nass.). Можжевельниковый червец при массовом размножении вызывал побурение и осыпание хвои. Можжевельник китайский и можжевельник колючий слабее поражались червецом. Повреждений этим вредителем можжевельника казацкого, растущего рядом, не было обнаружено [10].

Тропическим и субтропическим растениям Фондовой оранжереи основной ущерб наносили комплекс сосущих вредителей, оранжерейная белокрылка, кокциды и паутинные клещи. Наиболее сильно повреждались растения из сем. Марантовых, некоторые виды Dracaena, Cordylina, Jasminum, Rosa. Цитрусовые повреждалась в сильной степени красным цитрусовым клещом (Pononychus citri McGr.). В годы массовых вспышек оранжерейной белокрылкой (Trialeurodes vaporariorum) повреждались растения из следующих семейств: миртовые, акантовые, молочайные, ароидные, а также гербера. Для азалий потенциальную опасность представляет оранжерейный трипс (Heliothrips haemorrhoidslis Bouche), вспышка которого отмечалась в 1991 г.

Яблоням в отделе культурных растений огромный вред наносят яблонный цветоед (Authonomus pomorum L.) и яблонная медяница (Psylla mali Schm.), отмечены листогрызущие вредители: листовертки, пяденицы, совки, моли [11].

В последние годы отмечены сильные погрызы плодовых деревьев зайцами и мышевидными грызунами. В отделе культурных растений, на 7-м участке отдела цветочно-декоративных культур, в японском и прибрежных садах отлавливались серая полевка (Microtus arvalis Pall.), которая в связи с зеленоядным питанием при сильном размножении наносила серьезный вред растениям, и водяная крыса (Arvicola terrestris L.), которая в осенне-зимний период выбросами земли из зимовочных нор портила внешний вид газонов. В лесопарковой зоне и дендрарии отлавливались рыжая полевка (Clethrionomys glareolus Schr.), полевая мышь (Apodemuz agrariux Pall.), лесная мышь (A. sylvaticus L.). Все они в связи с особенностями питания (зерноядные) и локализацией вдали от основных экспозиций не наносили существенного вреда коллекциям Сада даже при сильном размножении.

Мониторинг патогенов и вредителей растений-интродуцентов ГБС в течение 1982–1992 гг. позволил дать прогноз массового размножения вредных и патогенных организмов, а именно развития эпифитотий мучнистой росы роз и флоксов, инфекционного ожога и марсонины роз, склероциальной и серой гнилей луковичных и клубнелуковичных, склеродерриевого рака хвойных, американской мучнистой росы крыжовника, монилиоза плодовых культур, годрониоза голубики, снежного шютте, клястероспориоза косточковых культур, а также вирусных болезней георгин, пионов и флоксов.

Существует опасность массового размножения зеленой дубовой листовертки, тополевой моли-пестрянки, бересклетовой моли, калинового листоеда, малой еловой ложнощитовки, можжевелового червеца, паутинного клеща, стеблевой и южной галловой нематод.

Полученный прогноз открывает возможности разработки системы защитных мероприятий для предотвращения развития эпифитотий патогенов и массового размножения вредителей.

В работе, помимо указанных авторов, принимали участие также В.В. Барцевич, В.В. Грознова, И.Б. Доброчинская, Л.А. Миско, В.А. Семевская, И.И. Прокошина.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Мухина Л.Н.* Микромицеты – патогены голубики высокорослой // Бюл. Гл. ботан. сада. 1987. Вып. 143. С. 63–67.
2. *Синадский Ю.В.* О динамике численности вредных и патогенных организмов, новых вредителях и болезнях, появившихся в ГБС АН СССР (1975–1985 гг.) // Миграция патогенных организмов при интродукции растений. Апатиты: КФ АН СССР, 1987. С. 5–8.
3. *Ткаченко О.Б.* Грибные болезни тюльпанов и меры борьбы с ними. М., 1990. 10 с. (Экспресс-информ. Ин-та экономики ЖКХ. Сер. Озеленение населенных мест; Вып. 8(13)).
4. *Мухина Л.Н.* Фитопатологический мониторинг в Главном ботаническом саду АН СССР // Вопросы теории и практики защиты интродуцированных растений от вредителей, болезней и сорняков. Киев: АН УССР, 1991. С. 33.
5. Болезни и вредители растений-интродуцентов. М.: Наука, 1990. 272 с.
6. *Червякова О.Н.* Распространение возбудителей заболеваний вирусной этиологии в пределах рода Rosa при интродукции // Адаптационная изменчивость растений при интродукции. Рига: Зинатне, 1990. С. 53–57.
7. *Прокошина И.И., Шатило В.И., Келдыш М.А.* Контроль распространения вирусов жимолостей и георгины // Бюл. Гл. ботан. сада. 1990. Вып. 157. С. 69–72.

8. *Матвеева М.А.* Защита растений от нематод. М.: Наука. 1989. 153 с.
9. *Синадский Ю.В., Семевская В.А., Козаржевская Э.Ф., Доброчинская И.Б.* Особенности развития дубовой зеленой листовертки // Защита растений. 1986. № 9. С. 32–33.
10. *Козаржевская Э.Ф.* Вредители декоративных растений. М.: Наука, 1992. 360 с.
11. Вредители и болезни цветочно-декоративных растений. М.: Наука, 1985. 592 с.

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

SUMMARY

Sinadsky Y.V., Kozarzhevskaya E.F., Matveeva M.A., Mukhina L.N., Plotnikova J.M., Tkachenko O.B., Kashtanova O.A., Ovchinnikov I.M., Postnikova N.L., Shatilo V.I.

Pathogens and pests of plants introduced in the Main botanical garden RAS

The paper reviews the results of the ten-year monitoring of plant diseases and pests at the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow. Prognosis of pest and pathogen development is discussed.

© В.И. Семенов, 1995

УДК 631.522/524

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

В.И. Семенов

Население Земного шара уже перешло через пятимиллиардный рубеж. До конца века, несомненно, оно достигнет (или даже превысит) шестимиллиардный уровень. Таким образом, появляется беспрецедентное число потребителей пищевых и энергетических ресурсов планеты. В связи с этим все явственней проявляются симптомы "перенаселенности", выражающиеся в ухудшении экологии. Антропогенный прессинг на среду обитания непрерывно нарастает и есть основания опасаться дальнейшего обострения экологических проблем. В таких обстоятельствах наиболее оправданной стратегией генетико-селекционной работы является создание, с одной стороны, экологически чистых (не загрязняющих среду, например, применением пестицидов и ретардантов) организмов, а с другой – способных сохранять высокую продуктивность и устойчивость в широкой экологической амплитуде.

Имеются основания считать, что без применения отдаленной гибридизации решить эти проблемы невозможно. Значение ее в деле дальнейшего совершенствования культурных растений и животных, обогащения их генофондов должно увеличиваться. Этот вывод совпадает с теми оптимистическими надеждами в отношении перспектив использования отдаленной гибридизации в селекции, которые были высказаны ведущими учеными мира в конце 20-х – начале 30-х годов и послужили мощным стимулом развития этих работ на многие годы. Однако примерно с конца 70-х годов и до конца 80-х в мировой отдаленной гибридизации наблюдался некоторый спад активности (судя по числу ежегодных публикаций). С одной стороны, он был связан с тем, что очень большое внимание в биологической науке, в том числе и селекции, было уделено идеям и исследованиям в области биотехнологии и генной инженерии, которые в той или иной степени (разумеется, не намеренно) противопоставлялись отдаленной гибридизации как более универсальные, способные решить проблемы кардинального улучшения сельскохозяйственных растений и животных. Соответственно это вызвало некоторое "отвлечение" внимания и исследовательского потенциала от проблем отдаленной гибридизации. С другой стороны, и в самой отдаленной гибридизации имел место некоторый спад из-за отсутствия новых идей. Примерно со второй половины 80-х годов эти кризисные явления стали преодолеваться и отдаленная гибридизация вновь начала приобретать прежнее значение, которое теперь стало даже повышаться. Сейчас очевидно, что генная инженерия и биотехнология в связи с возникшими методическими трудностями и слабой генетической изученностью большинства диких видов растений, от которых планировалось осуществлять переносы селекционно-ценного наследственного материала, не могут пока предложить современной селекции зерновых злаковых культур методов эффективного и быстрого их улучшения. Не противопоставляя отдаленную гибридизацию биотехнологии и генной инженерии, можно, однако, сделать прогноз, что указанные трудности будут преодолены не скоро. Следовательно, в ближайшей перспективе отдаленная гибридизация сохранит важное значение как инструмент совершенствования культурных растений и животных, в решении пищевых и иных проблем человечества.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ В МИРОВОЙ НАУКЕ

Дать полный обзор исследований по отдаленной гибридизации в небольшой статье не представляется возможным. Главный упор делается на основные работы по отдаленной гибридизации зерновых злаков, в частности, по пшенице. Примеры по отдаленной гибридизации других объектов будут привлекаться лишь иногда для иллюстрации наиболее общих закономерностей.

Раньше работы по отдаленной гибридизации велись по двум основным направлениям: амфидиплоидии и интрогрессивной гибридизации. По первому направлению более или менее эффективные результаты получены при отдаленной гибридизации плодовых, ягодных, кормовых, декоративных растений.

Для зерновых культур это направление оказалось значительно менее эффективным. Несмотря на то что природа создала удивительные "творения" в этом роде, такие как твердая и, особенно, мягкая пшеница, гексаплоидный овес, в эксперименте подобное пока реализовать не удается. Лишь пшенично-ржаные амфидиплоиды – тритикале – более или менее успешно конкурируют с традиционными культурами в коммерческих посевах некоторых стран (в том числе, и России). Сорта тритикале длинностебельный "Снегиревский зернокормовой" и короткостебельный "Снегиревский 699", созданные в отделе отдаленной гибридизации ГБС РАН [1], способны давать урожаи зерна до 80–100 ц/га и более в Нечерноземье, что само по себе является крупным научным достижением, т.к. ранее здесь никто таких урожаев не получал. Однако и они еще по целому ряду параметров уступают, например, пшенице. У них значительно ниже качество муки, что препятствует использованию их как продовольственной культуры и соответственно быстрому и широкому внедрению. Они существенно более позднеспелы по сравнению с сортами озимой пшеницы. Вероятно, потому они и превосходят сорта пшеницы по урожайности зерна, что существует давно установленная положительная корреляция между продолжительностью вегетационного периода и урожайностью. В стране принят стандарт длины вегетационного периода – сорт озимой пшеницы Мироновская 808. Сорта пшеницы, имеющие большую продолжительность вегетационного периода, при сортоиспытании выбраковываются.

В связи с тем, что качество зерна тритикале низкое, зерновые их сорта, вероятнее всего, можно использовать пока как зернофуражную культуру. Видимо, необходимо вести селекцию на повышение качества зерна тритикале.

Повторим, однако, что тем не менее тритикале способны конкурировать с традиционными зерновыми культурами и это единственное исключение среди остальных, известных в настоящее время многочисленных амфидиплоидов. Не получено пока хозяйственно ценных зерновых сортов на основе амфидиплоидов между видами пшениц, неполных пшенично-пырейных и пшенично-элимусных амфидиплоидов. Нет сведений и о том, что превратились в коммерческие сорта пшенично-ячменные амфи-

диплоиды, даже широко рекламированный в свое время Tritordeum – амфидиплоид твердой пшеницы с Hordeum chilense. Таким образом, оптимистические надежды на возможную роль экспериментальной амфидиплоидии в создании сортов зерновых культур пока не оправдались. Новых же кардинальных идей в плане совершенствования амфидиплоидов пока нет. Это, по-видимому, одна из причин вышеупомянутого спада активности в исследованиях по отдаленной гибридизации.

Однако определенные перспективы использования амфидиплоидии открываются при создании кормовых культур злаковых. Так, например, на основе неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов в отделе отдаленной гибридизации ГБС РАН созданы эффективные кормовые сорта пшеницы Зернокормовая 169 и Останкинская, находящиеся в Госсортоиспытании. Хорошие сорта созданы также в институте "Нива Ставрополья" на основе трехродовых гибридов (пшеница–пырей–рожь).

Отдаленная гибридизация и без амфидиплоидии путем возвратных скрещиваний на селекционируемый сорт позволяет вводить в него отдельные ценные для селекции признаки вида-донора (интрогрессивная гибридизация).

С помощью интрогрессивной гибридизации созданы ценные сорта, приобретшие практическое значение. Список их довольно значителен, общеизвестен и нет нужды его здесь приводить. Среди них некоторые сорта, полученные на основе пшенично-пырейных гибридов, – Грекум 114, Ботаническая 2, Заря и др. Таким образом, в период, когда генная инженерия и биотехнология пока не предложили реальных и эффективных методов улучшения зерновых злаковых культур, интрогрессивная отдаленная гибридизация и поныне остается наиболее доступным и простым средством переноса отдельных генов и создания сортов не только у нас в стране, но и в мире [2]. Кстати, амфидиплоиды зерновых злаков, не показавшие себя перспективными для непосредственного использования в практике, оказались весьма интересными в плане скрещивания с исходным культурным видом (например, пшеницей) и интрогрессии в него селекционно-ценных генов.

Ученые-биологи мира давно и с озабоченностью обсуждают проблему резкого сужения объема генетической информации в генофондах культурных злаков. Имеется опасность возникновения "генетической эрозии" культурных видов и, в частности, основного хлебного злака Земли – мягкой пшеницы, что может сделать их уязвимыми со стороны быстро эволюционирующих патогенов. Подобное относится и к животным, в частности, – крупному рогатому скоту, где интенсивная селекция на максимальную продуктивность также привела к потере устойчивости к опасным заболеваниям: бруцеллезу, туберкулезу и др. Буквально бичом современных заводских пород стал лейкоз.

Другая опасность (о чем упомянуто выше) кроется во все более сильном влиянии на экологическую обстановку антропогенного фактора, приводящего к тому, что условия произрастания растений и жизни животных меняются в худшую сторону прямо "на глазах". Взаимодействие этих двух факторов может негативно сказаться как на растениях, так и на животных.

Учитывая изложенное, отдаленная гибридизация становится единственным методом надежного переноса селекционно- и адаптивно-ценных генов, эффективность которого многократно подтверждена работами по отдаленной гибридизации пшеницы и других объектов, а также в работах отдела отдаленной гибридизации по скрещиванию заводских пород крупного рогатого скота с зебу. Имеется ряд литературных обзоров, свидетельствующих о том, что в мировой науке не только в прошлом, но и теперь интрогрессивной отдаленной гибридизации придается большое значение [1, 3, 4].

Одним из основных препятствий на пути широкого использования отдаленной гибридизации является нескрещиваемость или трудная скрещиваемость растений, относящихся к разным таксонам. Открытие kr-генов способствовало решению проблемы скрещиваемости пшеницы не только с рожью, но и другими видами [5].

Сейчас в мире известно более 40 сортов пшеницы, обладающих повышенной скрещиваемостью и несущих kr-гены [6]. В отделе отдаленной гибридизации ГБС используются различные сорта и формы, в которые введены kr-гены. Эффективным остается также применение других методов преодоления нескрещиваемости (полиплоидия, облучение партнеров ионизирующими излучениями, культура недоразвитых зародышей in vitro и др.).

Межвидовые и межродовые гибриды, как правило, имеют пониженную плодовитость или даже совершенно бесплодны. Однако известны и обратные примеры. Так, гибриды между видами Geum rivale и G. urbanum, а также Melandrium album и M. rubrum обладают высокой фертильностью. Эти виды произрастают в очень различающихся местообитаниях и разделены пространственно. Geum rivale, к примеру, растет на сырых лугах, а G. urbanum – на более сухих и затененных лесных участках. Для этих видов не возникало "проблемы" биологической изоляции, поэтому, вероятно, не было потребности формировать такую преграду как бесплодие. Спонтанные гибриды между этими видами в дальнейшем при расщеплении дают разнообразные генотипы, но жизнеспособными оказываются только те, которые способны развиваться в условиях обитания родительских видов [7]. Скрещивания подобного типа Карпеченко [8] назвал "конгруэнтными" в отличие от "инконгруэнтных", где характерной чертой является трудная скрещиваемость и стерильность гибридов F1.

Виды пшеницы и многие виды эгилопса относятся именно к такому рангу – хорошо скрещивающихся и дающих относительно высокоплодовитое гибридное потомство. В связи с этим многие проблемы селекции пшеницы по-прежнему решаются с помощью скрещиваний с родственными видами пшеницы и эгилопса, например такие, как морозостойкость сортов пшеницы, солевыносливость, устойчивость к кислотности почв, к тле и гессенской мухе, к грибным, бактериальным и вирусным патогенам и т.д.

Нет возможности делать полный обзор всех работ, где были достигнуты успехи, но отдельные результаты для иллюстрации все-таки следует назвать. Так, от Triticum monococcum в мягкую пшеницу ("Юбилейная", "Златка") переданы гены устойчивости к бурой, стеблевой ржавчине и, что особенно важно, к мучнистой росе, так как источников устойчивости к этому заболеванию у мягкой пшеницы нет [9]. От эммеров (28-хромосомные виды пшениц) хорошо передается устойчивость к ряду болезней [10], в том числе – к септориозу [11], болезни, устойчивость к которой становится актуальной для России. Получены линии пшеницы, которым переданы гены устойчивости к патогенам от T. timopheevi [12]. Теперь от этих линий устойчивость вводится в коммерческие сорта. Интересно также то, что некоторые эммеры имеют до 25% белка в зерне и это свойство можно передавать пшенице [13, 14]. Имеются примеры передачи пшенице тех или иных признаков от гексаплоидных видов в частности от шарозерной (T. sphaerococcum) и др.

Как отмечалось, относительно высокоплодовитые отдаленные гибриды являются скорее исключением, чем правилом, следовательно, проблемой пока остается стерильность гибридов первого поколения. Однако и здесь найдены сорта пшеницы, несущие специфические гены "фертилизации" за счет нередукции яйцеклеток [15, 16]. Выделен такой ген и сотрудниками отдела отдаленной гибридизации ГБС.

Очень часто, особенно в попытках интрогрессивного переноса генов от представителей филогенетически удаленных таксонов, таких как пырей, рожь, ячмень, элимус (колосняк) и др., в пшеницу происходит практически полный возврат к ней при бэккроссах отдаленных гибридов на пшеницу, т.е. кардинального решения проблемы передачи ценных генов от этих таксонов в пшеницу, равно как и от других подобных видов в культурные, путем интрогрессивной гибридизации осуществить не удается. Теперь уже очевидно, что интрогрессивная отдаленная гибридизация также в

значительной степени себя исчерпала, так как частота передачи ценных генов от филогенетически удаленных видов без одновременной передачи ряда нежелательных для селекции свойств очень мала.

Итак, многие авторы в предшествующие годы высказывали большие надежды, связанные с отдаленной гибридизацией в плане улучшения культурных растений, особенно с конца 30-х годов, когда возникла возможность массового получения искусственных амфидиплоидов и интрогрессантов. Теперь можно с уверенностью констатировать, что эти надежды не совсем оправдались. Но, как отмечалось, других методов межтаксонного переноса генов пока нет (по крайней мере для злаковых), а складывающаяся экологическая обстановка делает настоятельно необходимым осуществление таких переносов, поэтому необходимо совершенствовать методы, сопряженные с отдаленной гибридизацией и основной упор делать на контролируемый перенос ценных генов от видов-доноров в виды-реципиенты.

На основе глубокого познания цитогенетической системы пшеницы с конца 60-х годов возникло новое научное направление – целенаправленный перенос в ее геном конкретных генов либо хромосомных сегментов при цитогенетическом контроле за этим процессом.

Вначале наиболее широкое распространение получили работы по переносу генов устойчивости к патогенам грибной, бактериальной и вирусной природы. Были созданы линии пшеницы, в которые перенесены ценные гены от таких родов, как Aegilops, Agropyron, Secale и др. В дальнейшем перенесены также гены, влияющие на повышение белковости и урожайности [5].

Целенаправленный перенос чужеродного селекционно-ценного материала в пшеницу (или другие культурные растения) обычно начинается с получения так называемых дополнений линий, где к полному геному пшеницы (либо другого вида) добавлена одна пара чужеродных хромосом. Сейчас получены линии пшеницы, дополненные хромосомами Secale, Agropyron, Haynaldia, Hordeum, Elymus и др. [17].

Получены также замещенные линии мягкой пшеницы с представителями 18 видов. В отдельных линиях две и даже три хромосомы пшеницы замещены на чужеродные хромосомы [18–20].

Идеи методы хромосомной инженерии, разработанные на пшенице и ее гибридах, привлекли внимание авторов, работающих и с другими объектами, на которых сейчас осуществляются попытки получения дополненных, замещенных и транслокантных линий.

В современной отдаленной гибридизации, кроме прикладного аспекта и теоретического селекционного, рассмотренных выше, продолжает присутствовать и теоретический эволюционный. Остается важным изучение закономерностей и механизмов формообразования в потомстве отдаленных гибридов и выяснение их роли в эволюции. Многие исследователи пытаются получать все новые и новые отдаленные гибриды, причем с таксонами, еще более удаленными в филогенетическом плане, чем названные выше. Наиболее характерным примером является попытка получения пшенично-кукурузных отдаленных гибридов [21, 22]. Оплодотворение осуществляется успешно, но в итоге пока получаются лишь чисто пшеничные гаплоиды. Хромосомы кукурузы элиминируются наподобие того, как это происходит при скрещивании с Hordeum bulbosum. Возможно, в дальнейшем при сочетании определенных генотипов гибриды будут все-таки получены, так же, как они получаются с небольшой частотой в комбинации с H. bulbosum. Это, несомненно, будет значительным научным событием. Ведутся интенсивные исследования в области геномного анализа пшеницы, несмотря на кажущуюся завершенность решения этого вопроса. Подобного типа работы пока не имеют практического значения, но они расширяют диапазон наших знаний в эволюционном плане и, вполне вероятно, окажутся селекционно-значимыми в будущем.

Отдаленные гибриды зачастую представляют собой организмы, которые можно отнести к принципиально новым формам, так как они приобретают черты и свойства фундаментального порядка, не характерные для родительских пар. Например, в ряде случаев наблюдается изменение фотосинтетической системы, причем иногда фотосинтез у отдаленных гибридов существенно более интенсивен [23], приобретение свойства многолетности у пшеницы [24].

ИССЛЕДОВАНИЯ В ОТДЕЛЕ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ ГБС РАН

В отделе накоплен обширный, генетически разнообразный материал, полученный в результате отдаленной гибридизации пшеницы, ржи и пырея с последующей многолетней селекцией гибридов. В коллекциях содержится много уникальных форм растений. Отдельные сорта, формы и линии ППГ ($2n = 42$ и $2n = 56$), представляют несомненный интерес для теории эволюции, а также для создания на их основе новых зерновых, кормовых сортов, использования в качестве доноров ценных свойств в селекции пшеницы. Впервые в мировой практике созданы новые стабильные промежуточные гексаплоидные пшенично-пырейные гибриды ($2n = 42$), представляющие новую видовую форму [25]. Эта форма может быть использована для изучения некоторых эволюционных вопросов, а также в качестве исходного материала для гибридизации с другими видами и формами с целью индуцирования селекционно перспективного формообразования.

Отдел располагает обширным коллекционным материалом пшенично-колосняковых гибридов, многие из которых имеют заведомо ценные для улучшения пшеницы и тритикале признаки. Пшенично-пырейные и пшенично-колосняковые гибриды ГБС не имеют аналогов в стране и мире.

Многочисленна коллекция сортов, форм и линий тритикале. Некоторые их сорта, созданные в отделе, способны давать, как отмечалось выше, урожаи зерна 80–100 ц/га и выше в Нечерноземье. В селекционном питомнике имеются отдаленные гибриды старших поколений с содержанием белка 19% и больше, превосходя по этому показателю стандартные сорта пшеницы.

Таким образом, в гибридном генофонде отдела, созданном на основе инкогруэнтной отдаленной гибридизации, имеются уникальные по продуктивности, биохимическим показателям, устойчивости к наиболее вредоносным патогенам и стрессирующим экофакторам образцы, способные существенно повысить (при использовании их в селекции) урожайность, пищевые и кормовые достоинства выводимых сортов, а также стабильность их продуктивности при выращивании в различных экологических условиях.

Имеется также не менее обширный коллекционный генофонд исходных культурных и диких видов, представленный сортами, формами, клонами и инцухт-линиями.

Последовательное изучение этого материала с помощью цитогенетических, биохимико-технологических, генетических и иммунологических методов способно дать материал для нетривиальных выводов по теории эволюции и селекции.

Изучение формообразования. В качестве нового оригинального направления исследований по закономерностям и механизмам формообразования у ППГ начато изучение формообразующей роли 8x × 6x комбинации скрещиваний ПППГ. Такая возможность открылась в связи с созданием в отделе 42-хромосомного ПППГ [25].

Интересные перспективы у исследования формообразовательного потенциала в потомстве, полученном от межамфидиплоидных скрещиваний, начатого в 1990 г., которое, несомненно, является оригинальным и весьма перспективным для индукции широкого формообразовательного процесса. Продолжается исследование формообразующей роли 8x × 6x комбинации скрещивания тритикале. Это направление привело к созданию ряда выдающихся сортов и далеко еще себя не исчерпало. В последнее

время основное внимание сосредоточено на изучении формообразования в потомстве указанных гибридов с доминантным геном короткостебельности ржи Lh, найденного В.Д. Кобылянским [26–28], оказавшегося весьма эффективным для тритикале. Начато исследование полиморфизма сортов тритикале и ржи по толерантности к снежной плесени. Это заболевание наносит значительный ущерб посевам озимых зерновых культур в Нечерноземье. Найдены перспективные источники, генетический материал от которых может быть перенесен путем традиционной селекции и хромосомной инженерии не только в сорта тритикале, но и пшеницы. О существовании подобных источников в мировой науке и практике сообщений пока нет. Продолжается также цитологическое, биохимическое и технологическое исследование гибридов и форм с целью познания закономерностей и механизмов формообразования.

Разработка методов хромосомной инженерии. Подавляющее большинство авторов, работающих с дополненными и замещенными линиями, отмечают, что первые чрезвычайно цитогенетически нестабильны и требуют очень больших затрат труда и времени на цитоанализ с целью их поддержания, а вторые, за редкими исключениями, обладают различной степенью стерильности, вплоть до полной [18–20]. Аналогичные данные получены и в отделе отдаленной гибридизации.

В связи с этим мы пришли к выводу, что при хромосомной инженерии более целесообразно использовать не дополненные, к примеру, пшенично-пырейные линии, а 56-хромосомные неполные пшенично-пырейные амфидиплоиды, которые по сути тоже представляют собой дополненную форму, где к 42 хромосомам мягкой пшеницы добавлена не одна пара чужеродных хромосом, а целый пырейный геном. Они цитогенетически стабильны и не требуют больших объемов цитоанализов для поддержания в стабильном состоянии. Далее, при обработке экспериментальными мутагенами, повышающими частоту рекомбинаций, амфидиплоиды в силу полиплоидной природы и дуплицированности генов более устойчивы (физиологически) к их действию и, как показали результаты наших исследований, допускают многократные последовательные (по годам) обработки без заметного снижения жизнеспособности, что сильно увеличивает вероятность возникновения переносов. Наконец, в генотип амфидиплоидов можно ввести мейотический мутантный ген ph1 для повышения уровня рекомбинации. Такой подход к решению этого вопроса является полностью оригинальным.

Методы повышения частоты переносов. Чужеродные (инконгруэнтные) по отношению к пшенице виды настолько эволюционно разошлись с ней в цитогенетическом отношении (при сохранении достаточно большого генетического родства хромосом), что их хромосомы конъюгируют с хромосомами пшеницы чрезвычайно редко либо не конъюгируют вообще и потому практически не могут в обычных условиях передавать им свои сегменты. Поэтому само по себе использование дополненных или замещенных линий либо амфидиплоидов еще не решает проблемы переносов в силу вышеуказанных причин. Необходимо на их основе применять специальные процедуры, стимулирующие хромосомную рекомбинацию с тем, чтобы фрагменты чужеродных хромосом переносились в хромосомы пшеницы. В числе таких индукторов чаще всего используются мутагены (физические и химические), а также факторы, снимающие запрет на гомеологичную конъюгацию и обмен генами между хромосомами культурного вида и дополненными чужеродными хромосомами. Наиболее привлекательным инструментом подобного рода в последнее время стали так называемые мейотические ph-мутации по 5В хромосоме. Эти рецессивные мутации снимают ограничение на гомеологичную конъюгацию, в том числе пшеничных хромосом с чужеродными, дополненными к пшеничному набору. Наиболее широко используемым является ph-1 мутант, полученный Е. Сирсом [29, 30].

Применение облучения. С 1988 г. в отделе начата работа по облучению ионизирующими излучениями (гамма-лучи) 5б-хромосомных неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов с целью получения пшенично-пырейных транслокаций и переноса

таким путем ценных генов дикого вида в пшеницу. В настоящее время имеется материал от 5-кратного облучения (по генерациям) семян трех сортов. С помощью телоцентрического анализа выделены транслокации конкретных пшеничных хромосом с пырейными. Их можно использовать в теоретических исследованиях и селекции пшеницы. Кроме того, этот материал очень важен для теоретических обобщений по отдаленной гибридизации.

Использование ph-1 мутанта. В отделе отдаленной гибридизации сейчас введен рассмотренный выше ген ph-1 в геном неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов.

Методы идентификации переносов. После того как на цитогенетическую модель осуществлено воздействие факторов, повышающих рекомбиногенез, задача состоит в том, чтобы найти способ обнаруживать возникшие переносы. Мы применяем для этой цели телоцентрический анализ и дифференциальную окраску хромосом (разработанные в отделе высокоэффективные модификации этих методов не имеют аналогов).

Итак, мы рассмотрели новую стратегию хромосомной инженерии, основанную на использовании для реализации переносов не дополненных и замещенных линий, а амфидиплоидов. Предыдущие наши исследования показали, что предлагаемая стратегия является вполне реальной и отдельные ее этапы уже нами методически проработаны.

Клейковинная рожь. На основе ржано-пырейных гибридов ведется работа по переносу от пырея в сорта тетраплоидной ржи признака клейковинности муки, которого нет в обычных сортах ржи и от которого зависят хлебопекарные качества продукции.

С помощью дифференциальной окраски хромосом выделены цитогенетически стабильные формы клейковинной ржи (ржано-пырейный перенос). Размножены транслокантные клейковинные линии, качество муки которых выше, чем у обычной тетраплоидной и диплоидной ржи. Осуществлено скрещивание и бэккросс их на короткостебельную тетраплоидную рожь. Продолжается изучение закономерностей формообразования для создания сортов клейковинной ржи. Пырейный сегмент привнес в рожь не только клейковинность зерна, но и устойчивость к ржавчине. Теперь это свойство можно передавать в сорта ржи и тритикале. Стабильные линии клейковинной ржи весьма перспективны для улучшения технологических свойств не только ржи, но и тритикале, что может сделать их конкурентоспособными с пшеницей.

Исследования по получению клейковинной ржи с помощью хромосомной инженерии полностью оригинальны.

Отдаленная гибридизация и экология. В последние годы все чаще высказываются идеи использования отдаленной гибридизации для решения экологических проблем: создания форм, способных успешно произрастать и давать продукцию в экологически неблагоприятных районах, а именно, устойчивых к кислотности и засоленности почв, к содержанию солей тяжелых металлов, к засухе и др. [31]. Мы развиваем эту идею для "продвижения" озимых зерновых культур на восток страны.

Идея повышения урожая зерна в стране за счет создания и выращивания сортов озимых культур в Зауралье, Сибири, на Алтае и в Средней Азии не нова [32]. Сорта озимой пшеницы, даже средние, дают урожай зерна выше, чем самые лучшие сорта яровой пшеницы. Вся проблема в том, что они не зимуют в названном регионе. Между тем, озимая рожь там сеется, а пырей вообще вольготно себя чувствует вплоть до Чукотки. Следовательно, теоретически существует возможность с помощью отдаленной гибридизации создать новый гибрид, сочетающий (пусть не в полной мере) продуктивность и качество пшеницы и адаптивность пырея либо северных культиваров ржи и колосняка. Проблема сложна, но ее решение может оказать гигантский эффект, учитывая огромные посевные площади этого региона. Нами ведется исследование генотипов, полученных с помощью отдаленной гибридизации на Алтае, в Поволжье и т.д.

Отдаленная гибридизация и создание сортов. Оригинальность работы по созданию сортов определяется исходным материалом. Наш материал, как отмечалось, обширен

и уникален, что позволяет создавать высокопродуктивные сорта, обладающие рядом коммерчески важных достоинств. Сорта тритикале Снегиревский зернокормовой и Снегиревский 699 способны давать урожаи зерна до 100 ц/га и более в Нечерноземье, причем, последний, в силу выдающихся свойств, признан стандартом для Московской области.

В исследованиях по созданию гексаплоидных сортов пшеницы ($2n = 42$) на основе ППГ (интрогрессантов) главное внимание в последние годы уделяется проблеме стабильности урожая при разных экологических условиях. Активно исследуется полиморфизм по устойчивости создаваемых сортов и форм к вирусным болезням, которая, видимо, в силу указанных негативных экологических тенденций, стала актуальной для России.

Для повышения эффективности исследований широко применяется генетико-статистический подход (диаллельный анализ). Сорт ППГ Ботаническая 2 районирован на Алтае и самопроизвольно внедряется также в Тюменской и Омской областях.

Селекция сортов ПППГ на октоплоидном уровне ($2n = 56$), пригодных для практики сельского хозяйства, успешно ведется только в Отделе отдаленной гибридизации ГБС РАН. Отечественных и зарубежных аналогов эта работа не имеет. Созданы высокоурожайные кормовые сорта, два из которых проходят Госсортоиспытание.

Перспективным направлением исследований является получение и изучение сливоалычевых гибридов. Созданы интересные гибриды, имеющие уже практическое значение из-за оригинальных вкусовых и технологических качеств, а также уникальной их зимостойкости. Начато испытание их на Алтае.

Отдаленная гибридизация крупного рогатого скота. Особой, оригинальной ветвью работ по отдаленной гибридизации является получение и изучение отдаленных гибридов крупного рогатого скота. Впервые в мировой практике за пределами ареала зебу получены и исследуются гибриды заводских пород с этим видом. Разработана модель нового гибридного типа молочного зебувидного скота. В связи с выдающимися свойствами новых животных (высокой продуктивностью, жирно- и белковомолочностью, почти полной устойчивостью к наиболее вредоносным и массово распространенным болезням) скот получил признание в практике. В НЭХ "Снегири" создана племенная ферма молочных зебувидных гибридов. В настоящее время около 70% гибридного стада представлено животными нового типа. Продолжается реконструкция стада за счет ежегодного ввода в него животных нового типа.

Это стадо имеет не только большое хозяйственное значение, но и является уникальным генофондом для улучшения других пород, придания им резистентности к болезням, так как интенсивная селекция на максимальную продуктивность привела заводские породы к потере устойчивости к опасным заболеваниям: бруцеллезу, туберкулезу и др. Буквально бичом их сегодня стал лейкоз. Зебувидные животные не поражаются этими болезнями [33].

Основными задачами дальнейших исследований по отдаленной гибридизации в ГБС являются следующие.

1. Улучшение имеющихся пшенично-пырейных, пшенично-ржаных и пшенично-элимусных амфидиплоидов путем получения новых вторичных форм с привлечением новых генетических источников и сортов.

2. Получение новых отдаленных гибридов пшеницы с новыми видами, линиями, генотипами пырея, ржи, колосняка, продолжение межамфидиплоидных скрещиваний с целью расширения гибридного генофонда.

3. Дальнейшее изучение закономерностей и механизмов формообразования в потомстве отдаленных гибридов растений и животных.

4. Разработка методов хромосомной инженерии и создание коллекций транслокантных линий, несущих ценные признаки от видов-доноров, а также совершенствование методов биотехнологии.

5. Разработка методов генетико-статистического анализа изменчивости в популяциях, созданных на основе отдаленной гибридизации с целью повышения эффективности отбора на совершенствование этих популяциях (компьютерный анализ).

Разработка методов увеличения уровня рекомбиногенеза у отдаленных гибридов с целью повышения вероятности переносов селекционно-ценной наследственной информации от видов-доноров в виды-реципиенты.

Разработка общей теории селекции с использованием отдаленной гибридизации, создание новых сортов растений и жирномолочной породы крупного рогатого скота (на основе гибридизации с зебу).

Разработка некоторых проблем эволюции растений и животных с использованием информации, полученной от изучения отдаленных гибридов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Махалин М.А.* Межродовая гибридизация зерновых колосовых культур. М., Наука, 1992. 237 с.
2. *Feldman M., Galili G., Levi A.A.* Genetic and evolutionary aspects of allopolyploidy in wheat // Original and domestical cultivated plants: Symp., Rome, 25–27 Nov., 1986. Amsterdam, 1986. P. 83–100.
3. *Любимова В.Ф.* Итоги и перспективы отдаленной гибридизации // Материалы V съезда ВОГиС. М. 1987. Т. 6. С. 114.
4. *Любимова В.Ф.* Проблемы отдаленной гибридизации растений // Общ. биология. 1988. Т. 29, № 6. С. 792–800.
5. *McIntosh R.A.* Cataloque of gene symbols for wheat // Proc. VII Intern. Wheat Genet. Symp. 1988. Vol. 2. P. 1225–1297.
6. *Zeven A.C.* Crossability of the Cyprian scalavatis wheat with rye // Ceral. Res. Commun. 1986. Vol. 14, N 2. P. 215–218.
7. *Мюнтцинг А.* Генетика общая и прикладная. М.: Мир, 1967. 610 с.
8. *Карпеченко Г.Д.* Теория отдаленной гибридизации // Теоретические основы селекции растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. Т. 1. С. 292–354.
9. *Ualkoun J.* et al. Disease resistance in the genus Aegilops L. – stem rust, leaf and powdery mildew // Kulturpflance, 1985. Bd. 33. S. 133–153.
10. *Ямалеев А.М., Долотовский И.М.* Перспективы интрогрессивной селекции для придания пшенице факторов устойчивости к грибным заболеваниям // Генетика. 1989. Т. 25, № 3. С. 389–395.
11. *Yechilevich-Auster M., Leve E., Eyal L.* Assessment of interaction between cultivated and wild wheats and Septoria tritici // Phytopathology. 1983. Vol. 73. P. 1077–1083.
12. *Knott D.R.* The wheat rusts – breeding for resistance. N.Y. etc.: Springer, 1988. P. 162–198.
13. *Newo E.* Genetic resources of wild emmer wheat: Structure, evolution and application in breeding // Proc. VI Intern. Wheat Genet. Symp. Kyoto. 1983. P. 421–431.
14. *Newo E., Beiles A.* Genetic diversity of wild emmer wheat in Israel and Turkey: Structure, evolution and application in breeding // Appl. Genet. 1989. Vol. 77. P. 421–455.
15. *Гордей И.А.* Наследование генетической системы воспроизведения в процессе создания гексаплоидных тритикале // Генетика. 1984. Т. 20, № 2. С. 285–290.
16. *Гордей И.А., Гордей Г.М.* Цитогенетические особенности формирования фертильности пшенично-ржаных амфигаплоидов // Цитогенетика зерновых культур. Таллинн. 1990. С. 37–41.
17. *Shepherd K.W., Islam A.K.M.R.* Forth compendium of wheat-alien chromosome lines // Proc. VII Intern. Wheat Genet. Symp. Kembridge. 1988. P. 1373–1381.
18. *Lukaszewsky A.J.* A comparison of several approaches in the development of disomic alien addition lines of wheat // Ibid. Vol. 1. P. 363–368.
19. *Lukaszewsky A.J., Apolinarska B.* Recognition of modyfied rye chromosomes and a chromosome substitution in winter triticale // Cereal Res. Commun. 1983. Vol. 11, N 34. P. 285–286.
20. *Merker A., Rogalska S.* The breeding behaviour in a double disomic wheat-rye substitution line // Ibid. 1984. Vol. 12, N 12. P. 13–17.
21. *Laurie D.A., Bennett M.D.* Wheat × maize hybridization // Canad. J. Genet. and Cytol. 1986. Vol. 28, N 2. P. 313–316.
22. *Laurie D.A., Bennett M.D.* The effect of the crossability locy Kr1 and Kr2 on fertilization frequency in hexaploid wheat × maize crosses // Theor. and Appl. Genet., 1987. Vol. 73, N 3. P. 403–409.
23. *Fedak G.* Alien species as sources of physiological trait for wheat improvement // Euphytica. 1985. Vol. 34. P. 673–780.
24. *Цицин Н.В.* Многолетняя пшеница. М.: Наука, 1978. 288 с.
25. *Любимова В.Ф.* Механизм включения отдельных геномов пырея в геномный комплекс твердой пшеницы // Генетика. 1991. Т. 27, № 6. С. 1020–1033.
26. *Кобылянский В.Д.* Новый источник короткостебельности для селекции неполегающей ржи // Вестн. с.-х. науки. 1971. № 9. С. 58–62.
27. *Кобылянский В.Д.* К генетике доминантного фактора короткостебельности у ржи // Генетика. 1972. Т. 8, № 2. С. 12–17.

28. *Кобылянский В.Д.* Генетические особенности короткостебельности ржи // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1973. Т. 49, вып. 3. С. 97–108.
29. *Sears E.R.* An induced mutant with homoeologous pairing in common wheat // Canad. J. Genet. and Cytol. 1977. Vol. 19, N 4. P. 585–593.
30. *Sears E.R.* Manipulation in wheat that raises level of meiotic chromosome pairing // XVI Stadler Genet. Symp. N.Y.; L., 1984. P. 295–300.
31. *Charpentier A., Feldman M., Cauderon Y.* Chromosomal pairing at meiosis of F1 hybrid and baccross derivatives of Triticum aestivum × hexaploid Agropyron junceum // Canad. J. Genet. and Cytol. 1986. Vol. 28, N 1. P. 1–6.
32. *Писарев В.Е.* Продвинуть озимую пшеницу на восток // Науч. тр. НИИСХЦРНЗ. 1968. Вып. 22. С. 3–9.
33. *Рубенков А.А.* Создание высокопродуктивных зебувидных молочных гибридов. М.: Наука, 1991. 97 с.

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

SUMMARY

Semenov V.I. **Basic branches of research in remote hybridization**

This paper outlines the most promisin lines of research on remote hybridization and discusses its role for biological and agricultural studies. It is stresses that remote hybridization can considerably contribute to solving food problem on the Earth and serve as a means to preserve the adaptive potential of cultivated species and to provide steady productivity under variable environment conditions by transferring genes of high adaptive and breeding value from one species to another.

УДК 631.522/524

© Л.В. Полева, В.Ф. Любимова, 1995

ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ ПШЕНИЦЫ С ПЫРЕЕМ УДЛИНЕННЫМ

Л.В. Полева, В.Ф. Любимова

Скрещиванием пшеницы с пыреем занимались многие исследователи мира. Но приоритет в получении практически ценных гибридов и в разработке теории межродовой гибридизации принадлежит Н.В. Цицину. Методом отдаленной гибридизации были созданы ценные сорта озимой и яровой пшеницы и синтезирован новый вид пшеницы – многолетняя и зернокормовая (Triticum × agropyrotriticum ssp. perenne Cicin и ssp. submittans Cicin).

В гибридизацию с пшеницей привлекались преимущественно образцы пырея сизого – Agropyron glaucum (Desf.) Roem. et Schult. Elytrigia intermedia (Host.) Nevski ($2n$ = = 6x = 42). Первые сорта многолетней и зернокормовой, а также сорта озимой пшеницы ППГ-599, ППГ-186, ППГ-1 и др. получены с его участием [1–3].

Пырей удлиненный – Elytrigia elongata (Host.) Nevski $2n = 10x = 70$ использовался, главным образом, в сложных межгибридных скрещиваниях с гибридами пырея сизого. Гибриды с пыреем удлиненным представлялись менее интересными из-за доминирования пырейных признаков во многих поколениях. Это представляло в некоторой степени трудность получения с его участием сортов типа однолетних и зернокормовых пшениц.

Однако E. elongata в качестве исходного материала имеет ряд преимуществ по сравнению с другими видами этого злака: неломкий, высокопродуктивный колос, комплексная устойчивость против поражения патогенами, наличие образцов, обладающих зерном с высоким содержанием белка и клейковины хорошего качества.

С 1979 г. в Отделе отдаленной гибридизации ГБС РАН широко развернуты работы по вовлечению пырея удлиненного в скрещивания с тремя видами пшеницы.

В результате многолетней работы по отдаленной гибридизации твердой, мягкой и многолетней пшеницы с пыреем удлиненным накоплен широкий спектр генотипов от младших поколений до стабильных линий октоплоидного и гексаплоидного уровня,

перспективных для сельскохозяйственного использования. Полученный материал представляет также большой теоретический интерес, как уникальный, ранее не существовавший (новые разновидности и новый вид). Разработаны методические приемы, позволяющие эффективнее проводить селекционную работу при отдаленной гибридизации.

Трудность работы с E. elongata определяется прежде всего его позднеспелостью и высоким уровнем плоидности.

Разрыв в цветении озимой пшеницы и пырея удлиненного составляет 35–45 дней (в зависимости от погодных условий). Это затрудняет проведение межродовой гибридизации, особенно со скороспелыми сортами озимой пшеницы, а также проведение беккросных скрещиваний, когда необходимо большое количество пыльцы для опыления F_1.

Высокий уровень плоидности и наличие четырех гомеологичных геномов у пырея удлиненного определяет значительное преобладание пырейных признаков у гибридов F_1 и сохранение их во многих последующих поколениях. Поэтому формирование растений пшенично-промежуточного и пшеничного типа у пшенично-пырейных гибридов (ППГ) с участием E. elongata происходит в сравнительно более старших поколениях, чем при скрещивании с E. intermedia.

Создание разнообразия ППГ для селекционных целей затруднено также из-за высокой стерильности гибридов F_1 и сложности получения последующих поколений.

Все эти моменты и определили необходимость разработки методических приемов в работе с пыреем удлиненным.

1. Разработан прием совмещения сроков цветения компонентов скрещивания. Он заключается в определении сроков посева озимой пшеницы в ящики для проведения яровизации в холодном отделении оранжереи при температуре 2–6° с последующей высадкой растений в открытый грунт в последней декаде апреля – первых числах мая. Сокращение сроков яровизации приводит к удлинению периода вегетации. Для совмещения сроков цветения пшеницы с пыреем и гибридами F_1 посев позднеспелых сортов необходимо проводить 1–4 и 11–15 марта, среднеспелых – 15 и 25 марта и скороспелых – 25 марта и 4 апреля. Последний срок необходим для ультраскороспелых сортов типа Русалка, Би-ма-I, а также скороспелых сортов озимой твердой пшеницы. Для гарантированного обеспечения гибридизации каждый из сортов необходимо высевать в 2 срока. При совмещении сроков цветения удалось установить зависимость результатов скрещивания от вида и сорта пшеницы, а также образца пырея [4].

2. Разработан метод ускоренного накопления гибридного материала на ранних этапах селекционного процесса при получении ППГ.

3. Разработаны схемы скрещиваний по определению наиболее перспективных направлений при получении ППГ разнопланового использования и изучено формообразование у F_{1-3} [4].

Впервые было проведено детальное сравнительное изучение формообразования в комбинациях:

[пшеница твердая (озимая) × пырей удлиненный]	× самоопыление;
То же	× свободное опыление;
"	× беккросс материнской формой;
"	× сорта многолетней и зернокормовой пшеницы.
[пшеница мягкая (озимая) × пырей удлиненный]	× те же варианты
с усложнением схем при последующих скрещиваниях.	

Результаты изучения содержат новый материал по цитогенетике, фертильности, отрастанию и формообразованию в потомстве от контролируемых опылений гибридов F_1 материнской формой и сортами зернокормовой пшеницы ($2n = 8x = 56$).

Работа по созданию стабильных октоплоидных линий ведется в несколько этапов:

1) межродовая гибридизация; 2) контролируемые опыления гибридов F_{1-2} для полу-

чения направленного формообразования; 3) создание широкого спектра генотипов, стабилизация уровня плоидности; 4) оценка селекционного материала по комплексу хозяйственно-ценных признаков и выделение линий разнопланового использования для дальнейшей оценки в контрольном питомнике или использования в качестве исходного материала.

Межродовая гибридизация пшеницы с пыреем удлиненным проводилась с целью создания сортов многолетней и зернокормовой пшеницы. Однако богатый материал с широким спектром селекционно-ценных признаков представляет интерес для использования его по нескольким направлениям.

1. Создание сортов новой зернокормовой культуры, в том числе и с нетрадиционной (маркерной) окраской зерна – зеленой, фиолетовой, коричневой.

2. Создание сортов озимой продовольственной пшеницы октоплоидного уровня для суровых районов Сибири, приспособленных к выращиванию по энергосберегающей технологии в подпокровных посевах.

3. Выделение октоплоидных и гексаплоидных промежуточных пшенично-пырейных линий (ОПППЛ, ГПППЛ), обладающих комплексом хозяйственно-ценных свойств, в качестве исходного материала для селекции озимой пшеницы и тритикале.

Материал, полученный с участием пырея удлиненного, имеет также большое теоретическое значение. Новые генотипы значительно расширяют биологическое разнообразие октоплоидных пшенично-пырейных форм. На новой генетической основе получены редкие разновидности с фиолетовой и зеленой окраской зерна. Кроме того, выделены новые разновидности ОПППЛ с коричневой окраской зерна, антоциановым колосом и разновидности с опушенным колосом [5]:

1) Triticum agropyrotriticum var. brunnegranum Pol. имеет антоциановый безостый неопушенный колос с коричневым зерном;

2) T.a. var. anthocyanospicatum Pol. имеет антоциановый остистый неопушенный колос с коричневым зерном;

3) T.a. var, pubescens Pol. имеет белый безостый опушенный колос с красным зерном;

4) T.a. var. ptilospicatum Pol. имеет белый остистый опушенный колос с красным зерном.

В дополнение к упомянутой публикации [5] указываем, что типы всех новых разновидностей собрала А.В. Полева 17 августа 1992 г. в культуре на полях научного отдела экспериментального хозяйства "Снегири" ГБС РАН (Московская область, Истринский район). Они хранятся в гербарии Главного ботанического сада Российской академии наук (МНА). – Typi omnium varietatum novarum in aeconomia experimentalis "Snigiri" Horti botanici principalis Academiae Scientiarum Rossia (provincia Mosquensis, districtus Istra), culta, 17.VIII. 1992, a L.V. Poleva lectin et in Herbario Horti botanici principalis Academiae Scientiarum Rossia (МНА) consawantur.

Возможности широкого формообразования при отдаленной гибридизации можно наглядно продемонстрировать на комбинации 6018 (мягкая озимая пшеница Ньюгейнес × пырей удлиненный) × мягкая яровая пшеница Ботаническая 2. Потомство одного растения при свободном и самоопылении дало спектр форм, различающихся как по фенотипу, так и по качественным показателям. Показатель седиментации у форм колеблется от 29 до 62. Тип растений – от пырейного до пшеничного. Зерно – от темно-коричневого до красного, от голого до пленчатого в различном сочетании. Цвет муки у коричневозерных образцов – белый, желтый, серовато-кремовый.

Наглядной в плане формообразования является и комбинация 4724 (озимая мягкая пшеница Мироновская 808 × пырей удлиненный) × многократное свободное и самоопыление. Путем многократного отбора из этой комбинации удалось выделить стабильные линии зернокормового типа различных разновидностей с красной, фиолетовой и зеленой окраской зерна и с различными качественными показателями (табл. 1, п. 15–20).

Широкий формообразовательный процесс отмечен в сложных комбинациях, полученных на основе твердой пшеницы:

а) (пшеница твердая × пырей удлиненный) × свободное опыление × пшеница твердая × пшеница мягкая;

б) то же × пшеница многолетняя;

в) (пшеница твердая × пырей удлиненный) × пшеница многолетняя × пшеница мягкая.

В этих комбинациях выделены стабильные октоплоидные промежуточные пшенично-пырейные линии с комплексом хозяйственно-ценных признаков, а также новые гексаплоидные формы отрастающего типа.

Весомым успехом в работе по отдаленной гибридизации пшеницы с пыреем удлиненным является получение селекционных линий пшенично-пырейных октоплоидов, обладающих высокой продуктивностью, хорошими качественными показателями зерна (содержание белка, седиментация, стекловидность) и комплексной устойчивостью против поражения патогенами (см. табл. 1). Следует обратить внимание на получение линий с высокой для октоплоидов массой семян (33–37 г) и высокой стекловидностью, достигающей 91–99%. Важным является также получение линий, сочетающих высокую продуктивность и высокое содержание белка в зерне.

Эти линии представляют интерес как исходный материал для селекции озимой пшеницы, тритикале, а также для испытания в качестве озимой продовольственной пшеницы в районах Сибири в подпокровных посевах с ячменем (табл. 1, N 1–5, 10–15, 21, 22).

Линии 1741, 1845, 2024, 2029, 2080, 2081, 1853, 1899, 1901, 1972, 2508, 1712, 1928 (табл. 1, N 5–10, 14–20) изучаются в контрольном питомнике (КП) в качестве зернокормовой пшеницы, а линия 1845 (4273/89–90) выясена в конкурсное сортоиспытание (КСИ) под урожай 1994 г. Одна линия с участием E. elongata высеяна в предварительное сортоиспытание. Хорошо показали себя в КП 1992–1993 гг. также линии 6635 (с зеленой окраской зерна) и 621 – высокопродуктивная с хорошим качеством. Они будут рекомендованы для конкурсного сортоиспытания.

Следует отметить, что отдельные линии, имея незначительное отрастание после уборки на зерно, при уборке на зеленый корм отрастают хорошо, т.е. обладают свойствами многоукосной кормовой культуры.

Анализ линий по качественным показателям зерна (содержание белка, седиментация, стекловидность) выполнен группами биохимических анализов и технологической оценки зерна Отдела отдаленной гибридизации ГБС РАН. В табл. 1 приведены показатели по урожаю 1992 г. Они подтверждают данные, полученные по некоторым линиям в 1991–1990 гг. Отдельные октоплоидные линии включены в селекционный процесс по созданию сортов озимой мягкой пшеницы, тритикале и пшенично-элимусных гибридов как источники устойчивости против поражения патогенами, высокой продуктивности и хорошего качества. Высокостекловидные линии предполагается оценить на возможность использования их в качестве твердой пшеницы.

Как указывалось выше, в гибридных популяциях, полученных на основе гибридизации твердой пшеницы с пыреем удлиненным (с усложнением схем при последующей гибридизации), идет широкий формообразовательный процесс с образованием как октоплоидных, так и новых гексаплоидных форм.

В 1988 г. в гибридной популяции F_3 [(озимая твердая пшеница Харьковская 909 × пырей удлиненный) × свободное опыление × Харьковская 909 × зернокормовая пшеница, $2n = 56$ × свободное и самоопыление] были выделены гексаплоидные растения пшенично-промежуточного типа – материнские растения новой синтетической видовой формы.

Путем отбора лучших элитных растений в ряду поколений были получены стабильные гексаплоидные промежуточные пшенично-пырейные линии и семьи отрастающего типа. Они описаны далее, как новый синтетический вид Triticum ×

Таблица 1

Характеристика селекционных образцов пшенично-пырейных октоплоидов по основным показателям

Номер	Номер линий, 1992	Окраска зерна	Длина колоса, см	Число семян на один		Масса семян, г		Содержание белка в зерне, %	Число седиментации	Стекловидность, %	Высота растения, см	Отрастание, балл
				колос	колосок	1000 шт	1 колоса					
На основе твердой пшеницы												
1	1950	Красная	15,6	96,2	5,1	35,5	3,42	16,53	52	81	105	4
2	1951	"	15,6	104,8	5,2	33,4	3,52	16,75	49	77	105	3
3	1953	"	15,0	90,6	4,2	35,3	3,20	16,58	52	94	105	4
4	1918	Темно-красная	17,3	70,2	3,5	33,1	2,32	17,61	60	97	110	5
5	1928	Красная	14,9	53,8	2,5	34,6	1,86	16,30	56	81	125	5
6	1899	Светло-красная	11,7	63,0	3,3	34,3	2,16	14,13	37	84	110	5
7	1900	"	10,4	70,0	4,0	36,3	2,54	14,70	36	91	110	5
8	1901	"	11,6	66,8	3,6	35,9	2,40	14,70	35	83	110	5
9	1972	Красная	12,6	69,8	3,7	29,5	2,06	16,41	48	72	105	5
10	2508	Красная	13,8	65,4	3,4	33,6	2,20	17,95	48	10	115	5
11	2390	"	13,5	59,2	3,1	33,8	2,00	17,49	63	89	115	4
12	1778	"	11,2	63,4	3,4	33,7	2,02	15,90	51	86	115	5
13	1853	"	13,7	71,4	3,7	28,8	2,06	16,99	42	93	120	5
На основе мягкой пшеницы												
14	1712	"	11,7	75,6	3,7	28,8	2,18	17,44	47	81	110	5
15	2029	"	13,4	64,4	3,5	37,3	2,40	15,90	61	77	115	5
16	2024	Фиолетовая	11,3	70,4	3,9	31,3	2,20	16,24	42	85	120	4
17	1845	Светло-фиолетовая	10,5	68,6	3,5	28,8	1,98	19,89	51	91	125	5
18	1741	Темно-зеленая	16,6	77,8	3,7	37,8	2,94	19,10	37	75	130	4
19	2080	Зеленая	14,1	81,6	3,8	36,0	2,94	17,15	40	40	135	3
20	2081	"	14,6	75,2	3,6	37,2	2,80	16,58	36	30	125	3
21	2033	Коричневая	15,3	66,2	3,7	26,0	1,72	17,67	47	99	105	5
22	1848	Темно-красная	11,2	83,2	4,1	30,5	2,54	16,59	37	79	100	5
st	(М 169)	Красная	11,9	61,7	3,1	32,3	1,99	17,33	50	29	110	5

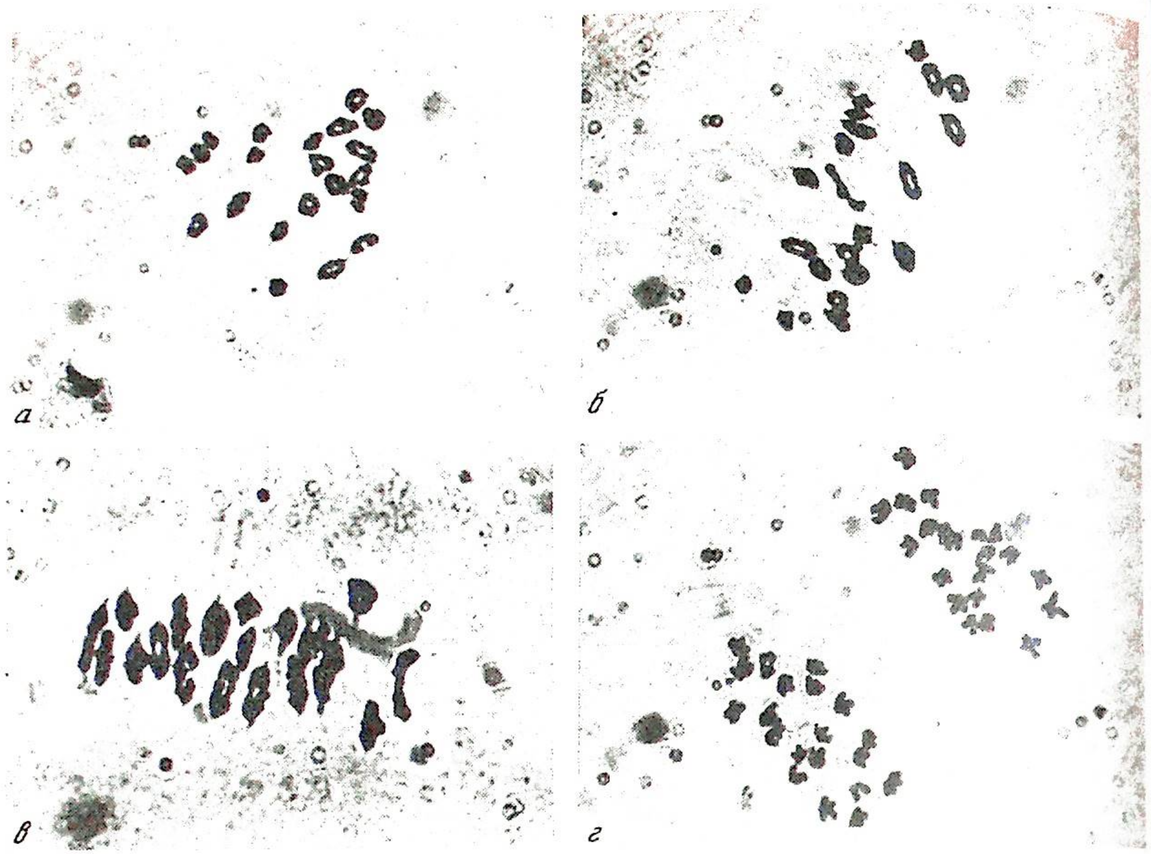


Рис. 1. Мейоз Triticum × duelongatum Pol. ($2n = 42$)
а, б, в – метафаза I (21_{II}); *г* – анафаза I ($21_I + 21_I$)

× duelongatum ($2n = 6x = 42$). Это самоопылители с закрытым типом цветения, стабильно сохраняющие характерные черты фенотипа и с нормальным течением мейоза в ряду поколений от свободного и самоопыления.

По морфотипу и биологии развития растения промежуточны между твердой пшеницей и пыреем удлиненным. Колос II промежуточного типа (по классификации, принятой для пшенично-пырейных гибридов).

У типичных представителей нового вида мейоз протекает почти без отклонений, как правило, с образованием 21 кольцевого бивалента (рис. 1, *а*) и нормальным формированием жизнеспособных микроспор (90–100%).

Мейоз изучали у отдельных представителей линий. У каждого растения просматривали от 130 до 350 клеток. Нормальное течение мейоза отмечено у всех линий.

Таблица 2

Характеристика линий Т. × duelongatum по элементам продуктивности колоса, 1991 г.

Линия	Анализировано растений	Число семян				Масса 1000 семян, г
		на колос		на колосок		
		$\bar{x}$	lim	$\bar{x}$	lim	
1088	13	68,9	60,0–96,3	3,78	3,6–4,6	20,97
1090	18	83,6	56,0–104,7	4,10	3,2–5,4	22,21
1093	14	75,7	46,7–107,0	3,96	2,7–5,2	20,13

При этом число клеток без нарушений составляет от 91 до 97%. Среди нарушений встречаются по 1–2 отброшенных бивалента или хромосомы в M_1, 1–2 отстающие хромосомы в A_1, по микроядру в диадах.

В M_1 наиболее выравненных линий около 53% клеток имели только закрытые биваленты, 19% клеток – по 1–2 полукольцевых и 28% клеток – по одному открытому биваленту (рис. 1, *б, в*). У других линий число клеток с 1–3 открытыми бивалентами больше, что дает основание предположить наличие структурных перестроек по 1–3 парам хромосом, в том числе значительных – по одной паре. Однако это не влияет на нормальное расхождение хромосом в анафазе (рис. 1, *г*) и дальнейшее течение мейоза.

Нормальный мейоз обеспечивает довольно высокую плодовитость. Число семян на колос при хороших условиях развития (1991 г.) по наиболее отработанным линиям составляло от 69 до 84, а по отдельным элитным растениям – до 100–107 семян (табл. 2). Семена сравнительно мелкие, масса 1000 семян 20–22 (до 25 г). Зерно высокостекловидное.

Т. × duelongatum Pol. имеет характерные особенности, присущие синтетическим видам Triticum × agropyrotriticum Cicin, AABBДДЕЕ и T. duromedium Lub., AABBEE [1, 6, 7], полученным на основе пшенично-пырейных гибридов, которые отличают их от всех других видов пшеницы. Они обладают способностью образовывать побеги возобновления на протяжении летне-осенней вегетации и после скашивания растений на зеленый корм или зерно. Процесс созревания у них проходит сверху–вниз, т.е. сначала

Рис. 2. Метафаза I мейоза
а – F_1 (Т. × duelongatum × T. durum), $2n = 35$, $14_{II} + 7_I$; *б* – F_1 (Т. × duelongatum × T. durum), $2n = 35$, $13_{II} + 9_I$; *в* – F_1 (Т. × duelongatum × T. aestivum), $2n = 42$, $14_{II} + 14_I$; *г* – F_1 (Т. × duelongatum × T. aestivum) $2n = 42$, $12_{II} + 2_{III} + 12_I$

созревает колос, а затем – соломина. Это позволило предположить наличие у нового вида геномов пырея, отвечающих за проявление этих признаков.

В целях изучения геномного состава отрастающих гексаплоидов были проведены анализирующие скрещивания с T. durum (AABB), T. aestivum (AABBДД), T. duromedium (AABBEE), E. elongata ($B_2B_2E_1E_1E_2E_2F_1F_1F_2F_2$), E. intermedia ($B_2B_2E_1E_1E_2E_2$) и исследование микроспорогенеза у гибридов F_1 от этих скрещиваний.

У гибридов F_1 (T × duelongatum × T. durum) в соматических клетках $2n = 35$. В M_1 мейоза наблюдается в основном (61–72%) образование $13_{II} + 9_I$. В 16–23% клеток отмечено $14_{II} + 7_I$, в том числе $1 - 2_{II}$ открытого типа (рис. 2, *а, в*). Таким образом, наличие 13 бивалентов указывает на гомологию 13 пар хромосом гексаплоида и геномов АВ твердой пшеницы. Образование 14 бивалентов позволяет предположить частичную гомологию и четырнадцатой пары. Слабое удерживание бивалента этой пары говорит о существенном изменении в структуре хромосомы. А 7 унивалентов являются хромосомами генома пырея.

У гибридов F_1 (T. × duelongatum × T. aestivum) в соматических клетках $2n = 42$ (рис. 2, в, г). В M_1 мейоза число клеток с 14 бивалентами возрастает, колеблясь в разных комбинациях ГППГ и сорта мягкой пшеницы от 20 до 60%. Число унивалентов преимущественно 14, 16. Наряду с этим наблюдается образование три- и тетравалентных ассоциаций (рис. 2, *г*). Эти изменения связаны с присутствием у гибридов F_1 генома D от мягкой пшеницы. Наличие 14 бивалентов подтверждает, что они образуются в результате конъюгации хромосом, гомологичных геномам А и В, а 14 унивалентов являются хромосомами, не имеющими гомологов (геном D мягкой пшеницы и геном F – от пырея удлиненного). 14-я пара бивалентов также слабо удерживается в парной конъюгации.

Наличие три- и тетравалентов, а также открытых бивалентов позволяет предположить структурные перестройки по 1–2 парам хромосом геномов АВ новой формы с включением фрагментов генома D.

Гибриды F_1 (T. × duelongatum × E. elongata) пырейного типа с замедленным развитием, высокой степенью стерильности и слабо развитыми пыльниками. Удалось получить несколько метафазных пластинок. Однако метафазы настолько плотные, что подсчитать число хромосом не представилось возможным. Однако в пяти клетках четко было видно по 7 кольцевых бивалентов, что позволяет судить о гомологии 7 хромосом нового вида и пырея удлиненного в гаплоидном состоянии.

У гибридов F_1 с пыреем сизым отмечено 6–9 би- и тривалентов, однако кольцевые биваленты отсутствовали или встречались только по 1–2.

Таким образом установлено, что хромосомный комплекс T.× duelongatum содержит два генома (28 хромосом), гомологичных геномам А и В, и один геном (14 хромосом), гомологичный геному пырея удлиненного. При этом 1–2 пары хромосом твердой пшеницы, возможно, претерпели некоторые структурные перестройки, связанные с включением фрагментов генома D. У одной пары фрагментные перестройки значительные.

Идентификацию пырейных геномов у гексаплоидных форм T. duromedium и T.× duelongatum, полученных с участием разных видов пырея (E. intermedia и E. elongata), провели путем скрещивания этих форм и изучения их гибридов.

Гибриды F_1 имели низкую фертильность. Так, в среднем по комбинациям, включающим разные исходные линии, на 1 колосок завязалось от 0,35 до 1,18 семян при наличии 3–5 нормально развитых цветков. Исследованием мейоза F_1 установлено наличие нарушений редукционного деления с образованием в M_1 разных комбинаций в среднем от 15,2 до 13,4 бивалентов, из которых закрытого типа от 12,2 до 10,5 и 11,4–15,1 унивалентов. Число закрытых бивалентов составляет, в основном, 11–13. Таким образом, у двух гексаплоидных форм отрастающего типа, полученных с участием

разных видов пырея из 21 пары хромосом, идентичными являются максимально 13 пар хромосом. Остальные имеют или частичную гомологию или не гомологичны по меньшей мере по 11 хромосомам. Внешние различия между T. duromedium и T. × duelongatum определяются, прежде всего, различиями в геномах пырея, участвующих в происхождении этих видов – E. intermedia, $2n = 42$ и E. elongata, $2n = 70$.

Согласно теории В.Ф. Любимовой, различия в геномных структурах пырея сизого и удлиненного определяются наличием дополнительных геномов F_1 и F_2 у последнего. Проявление у T. × duelongatum признаков, характерных для пырея удлиненного [8, 9], также позволяет предположить наличие у нового синтетического вида генома[1] F. К признакам, характерным для E. elongata, относятся: а) более длинные колосья, чем у T. duromedium, с неравномерной плотностью по длине колоса – более удлиненными нижними члениками, б) многоцветковые колоски, в) более грубые листовые пластинки, г) замедленное развитие в период всходы–цветение. Кроме этого, различия видов T. × × duelongatum и T. duromedium определяются наличием густого опушения листовой пластинки и стеблевого узла у первого и отсутствием его у второго, мелкозубчатым краем листа у T. × duelongatum и гладким краем у T. duromedium, морфологией зерновки, строением эпидермиса и др.

Различия между T. × agropyrotriticum и T. × duelongatum определяются, прежде всего, наличием у первого вида дополнительного генома D от мякой пшеницы. Поэтому T. × agropyrotriticum несет многие черты мягкой пшеницы, а T. × duelongatum – твердой. Экспрессия генов генома D проявляется, главным образом, в строении колоса и форме зерновки, а также показателях седиментации и степени зимостойкости.

Проведенные исследования позволили сделать вывод о различии геномов двух гексаплоидных промежуточных пшенично-пырейных форм отрастающего типа, а следовательно, о создании нового синтетического вида Triticum × duelongatum Pol., $2n = 6x = 42$, AABBFF.

Вид T. × agropyrotriticum Cicin описан Н.В. Циципым [1, 6] и другими исследователями, вид T. duromedium Lub. описан В.Ф. Любимовой [7]. Ниже впервые приводится описание T. × duelongatum Pol.

Вид T. ×agropyrotriticum Cicin был выделен Н.Н. Цвелевым в самостоятельный род × Tititrigia Tzvel. [8]. Однако в более поздней работе [10], посвященной системе злаков, синтетические роды в системе злаков отсутствуют. Поэтому новый вид отнесен к роду Triticum L.

Triticum duelongatum Pol. (рис. 3, 4) – растения однолетние, озимые, сильно кустящиеся, дающие многочисленные побеги возобновления (6–20), цветущие и плодоносящие все лето и осень. Корни мочковатые. Стебли высотой 110–120 см, в отдельные годы до 140 см, тонкие с узким просветом. В зеленом состоянии прочные на разрыв и в стеблевом узле – на излом; при созревании – ломкие. Стеблевые узлы имеют густое волосистое опушение.

Всходы с интенсивным антоцианом. Листья линейные, жесткие, узкие (0,7–1,3 см), длинные (флаг – лист 16–30 см), с верхней и нижней сторон имеющие коротковолосое серповидное опушение. С верхней стороны листа волоски расположены частыми рядами по жилкам листа. По вершине жилок дополнительно в один ряд редко расположены длинные волоски, которые хорошо видны на гербарном материале. Ушки листа короткие с ресничками. Край листа расставленно мелкозубчатый с редкими волосками. Язычок каемчатый, сплошной или раздельный.

Соцветия – прямые, более менее поникающие колосья (10) 12–15 (17) см длины, рыхлые (13–16) веретеновидные или слабобулавовидные, в верхней части более плотные. Нижние членики колоса имеют длину 12–15 мм, а верхние – 2–5 мм. Верхние 1–3 колоска часто могут быть недоразвитыми. Расположение колосков

[1] Геном F может быть комплексным – $F_1 + F_2$.

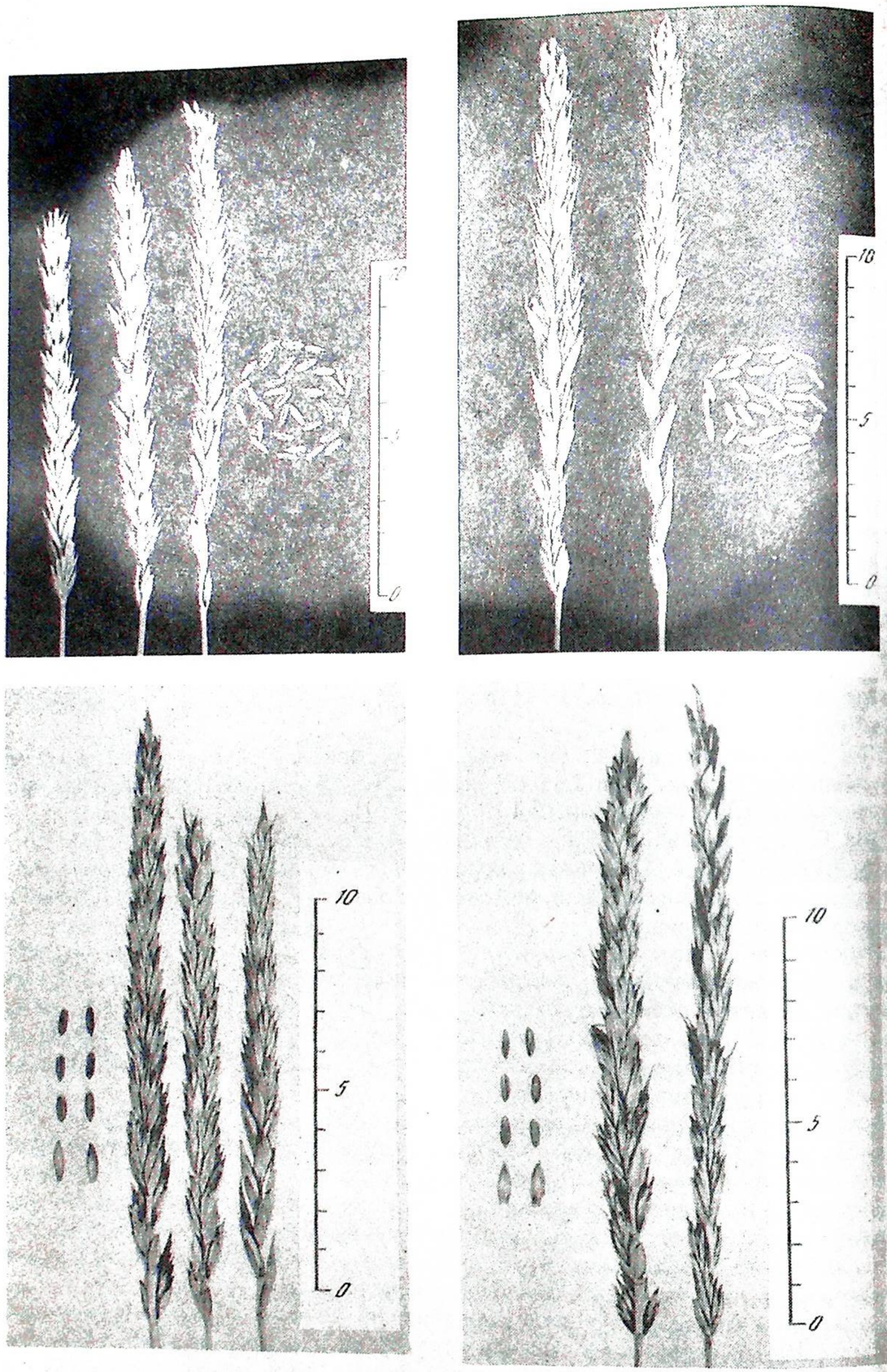


Рис. 3. Линии T. × duelongatum (2*n* = 42)

Рис. 4. Общий вид растения T. × duelongatum

на колосе слабоспиральное. Может наблюдаться резкое изменение ориентации плоскости колосков в нескольких местах колоса. Членики колосового стержня густо опушены по ребрам и у основания колоска.

Колоски многоцветковые – 6–10 (12), плодоносящих 3–6, иногда до 7–8 цветков. Во влажные годы характерно как бы израстание колосков – число цветков достигает 11–14.

Колосковые чешуи почти одинаковые, жесткокожистые, яйцевидно-ланцетные с резко выраженной нервацией, шиповатые по килю и главной боковой жилке, длиной 10–12 мм, шириной 3–4 мм, резконеравнобокие: с одной стороны от киля 2, а с другой – 6–7 жилок. Киль узкий, но хорошо выражен по всей длине. Килевой зубец короткий, прямой. Плечо колосковой чешуи узкое, бугорчатое (приподнятое). По краю колосковой чешуи у основания имеются реснички.

Нижние цветковые чешуи – с уголкообразной (килеватой) спинкой длиной 12–15 мм, заканчивающиеся остевидными отростками; у основания по краю чешуи – реснички.

Зерновка пшеничного облика овально-удлиненная или овальная, высокостекловидная. Хохолок широкий густо- и длинноволосистый. У отдельных линий над хохолком виден двухвершинный выступ.

Наличие волосков и шипиков по всем частям растения создает явно выраженное ощущение шероховатости.

Число хромосом 2*n* = 6x = 42.

Вид получен искусственно путем гибридизации озимой твердой пшеницы с пыреем удлиненным с возвратным опылением материнской формой и последующим опылением стабильной октоплоидной пшенично-пырейной промежуточной формой.

Тип: Московская область, Истринский район, экспериметальное хозяйство "Снегири" Главного ботанического сада РАН, в культуре. Собран 17.VIII 1992 г. Л.В. Полевой, хранится в гербарии Главного ботанического сада (МНА).

Triticum × duelongatum Poleva species nova (рис. 3, 4). Planta annua hibernaus, innovationes numerosa (6–30) toto aestate et automno florentes et fruotificantes producens.

Culmi 110–120 (140) cm alti, rigidi, nodis pubescentibus. Folia rigida ca 16–30 cm longa et 0,7–1,3 cm lata, utraque superficie breviter scabrida, superne ad nervos pilis longis obsita: Spicae longae rectae vol inclinatae (10–) 12–15 (–17) cm longae, laxae (parte superiore densiores), spiculis ± spiraliter dispositis. Spiculae floribus 6–10 (–12), Enferioribus 3–6 (–8) fructificantibus. Glumae rigide coriaceae, basiciliolatae ad nervibus scabridae, lg. 10–12 mm, lat. 3–5 mm, expresse inaelquilaterae. Carina angusta conspicua, brachium glumae angustum. Lemmae basi ciliolatae. Caryopsis habitu triticeo, oblongo–ovata, expresse vitrea, apice dense pilosa. Chromosomata 2*n* = 6x = 42.

Species artificialis via hybridisatione Triticum durum L. ($2n = 28$) × Elytrigia elongata (Host.) Nevski ($2n = 70$) orta.

Typus: provincia Mosquensis, districtus Istra, aeconomia experimentalis "Snigiri" Horti botanici principalis Academiae Scientiarum Rossia, culta. 17.VIII. 1992. ltg. L.V. Poleva (MHA).

Гексаплоидные формы отрастающего типа были выделены также в гибридной популяции с участием карликового сорта озимой твердой пшеницы Карлик 1 и пырея удлиненного. Однако из-за ограниченных возможностей цитологических исследований дальнейшее изучение на было проведено.

Растения T. × duelongatum имеют хорошее послеуборочное отрастание озимого типа. Однако на второй год наблюдается весенняя гибель от возвратных холодов. Линии обладают высокой комплексной устойчивостью против поражения патогенами. По предварительной оценке, проведенной в лаборатории технологической оценки сельскохозяйственных культур ВИРа, макаронные качества характеризуются как средние.

Новый вид можно рекомендовать для селекции озимой твердой пшеницы как источник обогащения ее генофонда, а также для создания принципиально новых генотипов при гибридизации T. × duelongatum с мягкой пшеницей, о чем можно судить по предварительным наблюдениям формообразования в этих комбинациях.

Таким образом, работа, проводимая Н.В. Циципым по созданию новых видов культурных растений с несуществовавшими в природе совмещениями свойств, имеет успешное продолжение.

Выражаем глубокую благодарность доктору биологических наук профессору А.К. Скворцову за консультацию при описании нового вида и перевод на латинский язык диагноза T. duelongatum Pol.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Цицин Н.В.* О представителях нового вида пшеницы Triticum agropyrotriticum perenne (Cicin) // Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 5–18.
2. *Цицин Н.В.* Многолетняя пшеница. М.: Наука, 1978. 288 с.
3. *Махалин М.А.* Многолетние и зернокормовые пшеницы // Межродовая гибридизация зерновых колосовых культур. М.: Наука, 1992. С. 13–29.
4. *Любимова В.Ф., Полева Л.В.* Исследование формообразования у пшенично-пырейных гибридов с участием Elytrigia elongata (Host) Nevski ($2n = 10x = 70$) // Исследования по отдаленной гибридизации растений. М., 1985. С. 2–32. Деп. в ВНИИТИ 3.09.85, № 6505-85.
5. *Любимова В.Ф., Полева Л.В.* Новые разновидности Triticum agropyrotriticum Cicin // Бюл. Гл. ботан. сада. 1992. Вып. 163. С. 69–70.
6. *Цицин Н.В.* Новый вид и новые разновидности пшеницы // Там же. 1960. Вып. 38. С. 38–41.
7. *Любимова В.Ф., Дорофеева Л.В.* Создание нового вида пшеницы Triticum duromedium Lub. // Там же. 1993. Вып. 168. С. 151–160.
8. *Цвелев Н.Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
9. Злаки Украины. Киев: Наук. думка, 1977. 518 с.
10. *Цвелев Н.Н.* Система злаков (Poaceae) и их эволюция. Л.: Наука, 1987. 75 с. (Комаровские чтения; Т. 37).

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

SUMMARY

Poleva L.V., Lyubimova V.F. **Remote hybridization of wheat and Elytrigia elongata (Host.) Nevski**

This paper reports new intergeneric Triticum × Elytrigia hybrids obtained by remote hybridization in the Main Botanical Garden (Moscow). The hybrids have been studied with respect to crop productivity, grain quality, pest and disease resistance. Their potential as commercial crops and material for further breeding is discussed.

УДК 623.938:581.19

© Л.Н. Андреев, М.Н. Талиева, 1995

ФИЗИОЛОГИЯ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РАСТЕНИЯ-ХОЗЯИНА И ПАТОГЕНА: РОЛЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ

Л.Н. Андреев, М.Н. Талиева

Статья является попыткой подведения итогов исследований физиологически активных веществ и их роли в устойчивости растений. В исследованиях по физиологии иммунитета растений, проводимых в Главном ботаническом саду РАН с конца 40-х годов, изучение физиологически активных, или биотических, веществ занимает особое и значительное место. Начало этим работам было положено проф. К.Т. Сухоруковым и проводились они под его непосредственным руководством до 1966 г., а затем были продолжены его учениками и коллегами вплоть до настоящего времени.

К.Т. Сухорукову и его школе принадлежит приоритет установления роли пищевых связей во взаимоотношениях растения-хозяина и патогена. В основе выдвинутой им концепции лежит предположение, что взаимоотношения между ними зависят от наличия в растении комплекса физиологически активных веществ – "факторов роста", необходимых паразиту, и их специфических тормозителей. Ингибирование и гибель патогена часто обусловлены несоответствием между его трофическими потребностями и возможностью их удовлетворения при паразитизме. Этот тезис нашел экспериментальное подтверждение в многочисленных публикациях К.Т. Сухорукова и его сотрудников, которые подытожены в монографиях "Физиология иммунитета растений" [1], "Биотин в растительном и животном организмах", "Функции и синтез биотина в живом организме" [2, 3]. Значительно позже Э. Гарбер [4], по-видимому, независимо от К.Т. Сухорукова (о чем свидетельствует отсутствие ссылок на его работы) постулирует свои представления о значении полноценности "питательной среды" в явлениях паразитизма в виде так называемой питательно-ингибиционной гипотезы патогенности.

Эта гипотеза получила дальнейшее развитие и подтверждение в исследованиях В.П. Эфроимсона [5, 6]. Автор приходит к выводу, что одним из механизмов, контролирующих в клетке растения условия "неполной среды", служат изменения, происходящие под влиянием мутационного процесса в молекулах необходимых паразиту веществ. Результатом этих микроизменений является образование особых "антиметаболитов", ингибирующих развитие патогена. Это полностью созвучно представлениям В.В. Филиппова и К.Т. Сухорукова о роли "антиметаболитов", структурных аналогах витаминов, в устойчивости растений [3, 7].

За истекший 50-летний период был достигнут, несомненно, существенный прогресс в изучении физиологически активных веществ (ФАВ) и их роли во взаимоотношениях растения-хозяина и патогена. Этому сопутствовала трансформация многих понятий и терминов. В частности, понятие "биос" сохранило только историческое значение, поскольку не являлось каким-то индивидуальным химическим соединением, а было представлено совокупностью веществ, необходимых клетке при гетеротрофном питании [1]. Стали менее употребляемы термины "факторы роста", "вещества дополнительного питания", однако полностью не утратившие свое смысловое содержание. Были значительно расширены представления о ФАВ, или биотических веществах, выявлена их принадлежность к различным химическим и физиологическим группам соединений. Подтверждено значение среди ФАВ веществ не только витаминной, но и гормональной природы.

ФАВ, или биотические вещества, весьма разнообразные по химическому строению и физическим свойствам, играют важную роль в метаболизме растений, выполняя гормонально-коферментную функцию. Возбудители заболеваний растений получают

эти вещества от пораженных растений. Повышенное содержание ФАВ в растениях и их доступность паразиту благоприятствует развитию инфекции. Патогены с высоким уровнем жизнедеятельности накапливают эти вещества в высоких концентрациях [8]. Биотические вещества могут иметь значение факторов, регулирующих прорастание спор многих патогенов, и, наконец, играют существенную роль в явлениях паразитической специализации, формообразовательном процессе патогенов [9, 10, 11]. Наиболее полно значение ФАВ, биотических веществ, было исследовано на примере грибов-патогенов видов рода Botrytis, Verticillium и ржавчинных грибов, возбудителей бурой и стеблевой ржавчины пшеницы.

Изучение видов рода Botrytis, различающихся степенью своей паразитической специализации, позволило установить, что изученные патогены по-разному реагируют на присутствие в питательной среде биотических веществ – витаминов и комплекса веществ, содержащихся в автолизатах тканей растений-хозяев.

Штаммы B. cinerea, широко специализированного вида, активно реагировали на внесение в питательную среду отдельных синтетических витаминов – биотина, тиамина, инозита, никотиновой и фолиевой кислот и в значительно меньшей степени на комплекс неидентифицированных веществ из автолизатов тканей растений-хозяев. Напротив, специализированные виды Bitrytis – B. allii, B. tulipae, B. anthophila резко повышали ростовую реакцию и значение коэффициента синтетической продуктивности в присутствии автолизатов тканей растений-хозяев. На отдельные факторы роста реакция у этих узкоспециализированных видов была весьма понижена [12]. Таким образом, потребность в биотических веществах у специализированных видов отнюдь не исчерпывается отдельными витаминами. Они нуждаются в специфическом комплексе биотических веществ, получаемых из тканей растений-хозяев, только при этих условиях они способны повысить эффективность использования веществ и энергии. Поскольку эволюцию обмена веществ можно рассматривать как увеличение использования вещества и энергии, а потребность в специфическом комплексе биотических веществ имеет сугубо приспособительное значение, следует думать о взаимном приспособлении, все увеличивающейся зависимости между растением и паразитом по мере специализации последнего. Этот процесс, по представлениям К.Т. Сухорукова, может быть одним из механизмов сужения круга хозяев и увеличения специализации фитопатогенных грибов [1, 9].

Витаминные потребности грибов рода Verticillium были исследованы особенно подробно, их результаты приведены в двух монографиях В.В. Филиппова, посвященных функции и синтезу биотина в организме растений [2, 3]. Остановимся на некоторых из них. Изучение роли витаминов в процессе роста и питания [10] различных штаммов возбудителя вилта хлопчатника V. dahliae Kleb. показало стимуляцию роста всех штаммов гриба (и мицелиальных, и склероциальных) в присутствии биотина, который стимулировал усвоение грибом источников углеродного питания [13]. Биотин и патотеновая кислота повышали интенсивность прорастания конидий 8 изолятов V. dahliae в 2,5 и 1,5–2 раза соответственно. При этом длина ростковых трубок увеличивалась в 3 раза при минимальной концентрации биотина – 0,01 мкг/мл. Стимулирующее действие растворов биотина и пантотеновой кислоты на прорастание конидий сопровождалось образованием оидий, что способствовало увеличению инокулюма при инфицировании растений [14].

Серия исследований, посвященная изучению экзогенного воздействия витаминов – биотина, тиамина, пантотеновой кислоты, а также их антисоединений на болезнеустойчивость хлопчатника, льна и томатов при поражении вертициллезом, выявила общность и различия в развитии симптомов гипо- и гипервитаминоза у здоровых и инфицированных растений [15, 16]. Были установлены гипервитаминные концентрации биотина, тиамина, пантотеновой кислоты в качестве эффективного защитного средства от вертициллеза на ранних стадиях заболевания. По-видимому, высокие концентрации витаминов увеличивают продолжительность инкубационного периода, задер-

живая спорообразование патогена, что снижает вредоносность заболевания. Использование трех антивитаминов – гомодестибиотина, 5-хлорсалициловой кислоты и окситиамина – создает гиповитаминоз в растениях и тем повышает их защитную функцию, повышает их толерантность. Эти исследования теоретически обосновывают возможность использования витаминов и антивитаминов в качестве эффективных средств борьбы с болезнями увядания – вертициллезным вилтом. При поражении хлопчатника вертициллезным вилтом в его стеблях и корнях наблюдается изменение содержания биотина, тиамина и пантотеновой кислоты. У устойчивых растений концентрация этих веществ снижается, у восприимчивых – повышается. Эти изменения концентрации физиологически активных веществ – результат активной реакции растения на инфекцию. По мнению К.Т. Сухорукова, устранение физиологически активных веществ, необходимых патогенному организму, из очагов инфекции – новый тип активной защитной реакции. Благодаря такой реакции, свойственной устойчивым растениям, паразит внутри растений не находит благоприятной среды для своего роста, заболевание развивается вяло, часто локализуется на ограниченном участке [17].

Высокие концентрации физиологически активных веществ различной природы в виде витаминов, гормонов и пр. содержат споры многих фитопатогенных грибов, в том числе облигатных биотрофов.

В уредоспорах желтой, бурой и стеблевой ржавчин пшеницы было установлено высокое содержание витаминов – тиамина, биотина и пантотеновой кислоты, в десятки раз превышающее их концентрацию в клетках листьев растений пшеницы [8, 18, 19]. Из уредоспор ряда возбудителей ржавчины были выделены вещества, обладающие свойствами цитокининов [20, 21], а также индолил-3-уксусная кислота [22]. У головневых спор возбудителей пыльной и пузырчатой головни кукурузы обнаружены гиббереллиноподобные вещества [23], конидии Peronospora destructor содержит индолил-3-уксусную кислоту и вещества с цитокининовой активностью [24]. Большинство исследователей рассматривает высокое содержание в спорах патогенов ФАВ в связи с ролью этих веществ в патогенезе: индукцией, инициацией патологического процесса.

Большие запасы в уредоспорах витаминов – биотина, пантотеновой кислоты и тиамина, по мнению цитированных выше авторов, создают оптимальные условия развития гриба в фазе инфекционной капли, а достаточно высокий уровень этих витаминов в растении определяет успешное развитие инфекции. Таким образом, выделение во внешнюю среду биотина и пантотеновой кислоты обусловлено запасами этих веществ в споре и регулирует дальнейшее развитие патогена.

Характер динамики содержания витаминов в растениях пшениц, пораженных стеблевой ржавчиной, зависит от степени их устойчивости к возбудителю заболевания. В листьях больных растений восприимчивого сорта Little Club наблюдается постепенно увеличивающееся возрастание содержания витаминов. У устойчивого сорта Khapli повышение уровня витаминов наблюдается в первые дни и затем сохраняется в этих пределах в течение развития инфекции; содержание биотина и пантотеновой кислоты в листьях здоровых растений восприимчивого сорта находятся на уровне пораженных растений устойчивого сорта [18, 20]. По мнению К.Т. Сухорукова, физиологически активные вещества и среди них витамины стимулируют рост возбудителей в течение критических фаз развития заболевания от прорастания спор до заселения тканей растений [1].

Итак, физиологически активные вещества витаминной природы принимают непосредственное участие в трофической функции паразитов, повышают использование ими веществ и энергии, участвуют в процессах паразитической специализации и формообразования у патогенов. Роль этих веществ отчетливо прослеживается в течение 1–3 фаз патогенеза, что подтверждают приведенные результаты исследований.

Впервые К.Т. Сухоруков касается роли веществ гормональной природы во взаимоотношениях растение–патоген в совместном исследовании с Б.П. Строгановым, посвященном гетероауксину [25]. По заключению авторов, гетероауксин вызывает в тканях растения перераспределение многих веществ, в том числе гормонов "клеточного деления". Можно предполагать, что паразиты через выделение ауксинов изменяют распределение веществ в больном растении и создают себе благоприятные условия для питания и роста. В более поздней публикации К.Т. Сухоруков возвращается к изучению физиологической роли ауксинов в растениях, углубляя и конкретизируя ее. Высокие дозы ауксинов обусловливают изменение "химизма" клеток, перераспределение веществ в тканях имеет место вследствие усиления диффузии сахаров и других метаболитов. Устанавливается ток пластических веществ по тканям, ориентированный в направлении места воздействия гормона. Ауксины и гормоны "клеточного деления" (цитокинины?) физиологически взаимосвязаны [26]. Позднее К.Т. Сухоруков не возвращался к исследованиям фитогормонов, однако выводы этих двух работ 50-летней давности звучат настолько современно, что убеждают неизменно в его огромной эрудиции и научной интуиции.

Эти исследования К.Т. Сухорукова были использованы в качестве исходных для последующего изучения фитогормонов в физиологии патогенов и больного растения.

Одним из факторов взаимодействия патогена и растения служит система фитогормонов, характерная для высшего растения и многих паразитарных организмов. Было установлено, что такие типичные гормоны растений, как ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, являются также продуктами жизнедеятельности грибов.

Изучение ФАВ гормональной природы у видов рода Botrytis, включающих градацию форм от полифагов до узкоспециализированных видов, показало, что в мицелии и культуральной жидкости грибов обнаружено присутствие незначительных количеств гиббереллинов, ауксинов, биотина, абсцизовой кислоты и высокого уровня цитокининов, представленных зеатином, зеатин-рибозидом. Исследованные виды Botrytis существенно различались по динамике накопления цитокининов. Максимальная способность к синтезу цитокининов и абсцизовой кислоты была обнаружена у B. cinerea, B. allii и B. anthophila значительно уступали в этом штаммам этого вида. Накопление абсцизовой кислоты у B. cinerea наблюдалось в конце жизнедеятельности культуры, как и у B. allii, но в значительно меньшем количестве, у B. anthophila абсцизовая кислота отсутствовала.

В процессе изучения фитогормонов цитокининового ряда у видов рода Botrytis были исследованы пути их биосинтеза. Установлена сопряженность синтеза абсцизовой кислоты и зеатина из ^{14}C-мевалоната. Показано, что абсцизовая кислота дальнейшим превращениям не подвергается, являясь конечным продуктом метаболизма [27–29].

До недавнего времени в литературе отсутствовали достаточные сведения о влиянии патогенов рода Verticillium на уровень фитогормонов растения-хозяина, о способности видов этого рода к синтезу фитогормонов индольного ряда и гиббереллинов.

Изучение штаммов V. dahliae, различающихся по патогенности, показало способность к синтезу ауксиноподобных и гиббереллиноподобных веществ в сапрофитной культуре и пораженных растениях томата и хлопчатника. Содержание фитогормонов в мицелии гриба и культуральной жидкости зависело от состава питательной среды и возраста культуры. Максимальное накопление ФАВ было установлено на 12-е сутки культуры, добавки витаминов биотина и тиамина повышали синтез гормонов. Высокопатогенный штамм отличался повышенной способностью к синтезу обоих гормонов. Последние оказывали влияние на морфогенез гриба в культуре: ИУК стимулировала образование конидий в темноте и на свету, гиббереллин тормозил развитие микроклероциев. Это свидетельствует о том, что фитогормоны повышают вирулентность патогена и определяют патогенез инфекционного увядания [30].

В последние десятилетия в Лаборатории физиологии иммунитета растений ГБС РАН был достигнут значительный успех в изучении гормонального аспекта взаимоотношений растение–патоген при облигатном паразитизме на примере различных патосистем. Проведенные исследования позволили с достаточной уверенностью заключить, что эта сторона взаимоотношений высокоспециализированных паразитов с растением имеем значение ведущего фактора заболеваний. Как было установлено, нарушение гормонального статуса растений-хозяев прослеживается под влиянием поражения представителями отдаленных филогенетических групп грибов: паразитических миксомицетов класса плазмодиофоровых, пероноспоровых, ржавчинных и мучнисторосяных. В процессе паразитической специализации совершенствовалась трофическая функция гриба-паразита, возникла способность использования регуляторной системы организма-хозяина. Это давало патогену возможность в течение определенного времени осуществлять привлечение пластических веществ путем формирования своеобразных аттрагирующих центров в местах поражения растения.

Общность механизмов, обеспечивающих трофическую сторону взаимоотношений с растением у грибов, облигатных патогенов, по-видимому, может служить основой разработки единых теоретических принципов борьбы с вызываемыми ими заболеваниями.

Итак, в проведенных исследованиях были использованы наглядные, типичные модели систем растение–патоген, принималось во внимание значение гормональных веществ как факторов паразитической специализации патогенов. При анализе изменений гормонального статуса больного растения учитывали сопряженность отдельных гормональных систем – ауксинов, цитокининов и пр., расшифровывали специфичность патологического эффекта патогенов.

Изучение физиологии заболевания крестоцветных растений, называемого килой, показало, что образование опухолей на корнях связано с патологическим разрастанием их тканей, с синдромом гиперауксинии. В больном растении наблюдается гипертрофия и гиперплазия элементов паренхимы корня, нарушаются процессы лигнификации ее клеточных элементов. По мнению исследователей, опухоль возникает как результат воздействия на клетки корня хозяина продуктов жизнедеятельности возбудителя – Plasmodiophora brassicae. Патоген ингибирует пероксидазную систему хозяина, что приводит к резкому повышению общего уровня восстановленных соединений, усилению биосинтеза индольных соединений, форсированию ростовых процессов [31]. По-видимому, патоген способен как к выделению гормональных веществ, так и стимулированию клеток ткани хозяина к синтезу индольных соединений. Позднее было установлено резкое повышение цитокининовой активности в пораженной килой ткани капусты [32], сопутствующее ее гиперауксинии.

В патогенезе пероноспороза луков нарушается гормональный статус растения, повышается содержание индольных регуляторов роста, приводящее к гиперауксинии пораженной ткани. В растении возникают так называемые центры аттрагирования, отличающиеся активным притоком к инфицированной ткани пластических и регуляторных веществ. Повышение синтеза ИУК при пероноспорозе луков – по-видимому, следствие прямого участия в этом синдроме самого патогена. В конидиях гриба Peronospora destructor установлено присутствие ауксиноподобных веществ – триптофана и нитрила ИУК, обусловливающих способность патогена к "запуску" системы индольных регуляторов растения [24]. Основу пассивной конституционной устойчивости луков к пероноспорозу составляет высокий уровень фенольных веществ, активной пероксидазы и высокая степень лигнификации и дифференциации элементов ткани растения-хозяина.

Оказалось, что патогенез ржавчинных заболеваний пшеницы связан с изменением цитокининовой активности в пораженных тканях [33]. Был установлен резкий подъем активности эндогенных цитокининов в листьях пшеницы на ранних этапах заражения.

Обнаружение цитокининов в виде зеатина и его рибозида в прорастающих уредоспорах стеблевой ржавчины, выделяемых в среду прорастания, давали основание предполагать прямое участие гормонов гриба в нарушении гормонального баланса растения [20, 34]. Спектр цитокининов возбудителя стеблевой ржавчины показал тесное сходство со спектром цитокининов пораженной ткани. В растениях пшеницы устойчивого сорта цитокининовая активность под влиянием поражения не изменялась.

Повышенный уровень цитокининов и ИУК был обнаружен в листьях ремонтантной гвоздики при поражении ржавчиной Uromyces caryophyllinus, чему сопутствовали структурные изменения в виде гипертрофии и гиперплазии клеток больного растения [35]. Полученные данные свидетельствуют о том, что изменения цитокининовой активности являются одной из мобильных реакций растения на заражение и подтверждают физиологическую сопряженность двух систем физиологически активных соединений – ауксинов и цитокининов.

С цитокининами тесно связан патогенез заболеваний растений мучнистой росой (хлебные злаки и декоративные растения]. Патоген способен активно изменять гормональный баланс растения, это подтверждает высокий уровень цитокининов гриба, сходство спектра цитокининов гриба и пораженного растения на начальных этапах заражения. В конидиях гриба установлено высокое содержание цитокининов, среди которых идентифицированы зеатин, зеатин-рибозид и изопентаниладенин [36, 37]. Показано, что в тканях устойчивых растений цитокинины могут метаболизироваться, что приводит к ограничению развития патогена. Цитокинины при экзогенном воздействии регулируют развитие конидиального инокулюма возбудителя мучнистой росы флокса и ячменя [38].

Итак, обширный экспериментальный материал, приведенный выше, служит убедительным подтверждением концепции К.Т. Сухорукова о роли физиологически активных веществ витаминной и гормональной природы во взаимоотношениях растение–патоген, концепции, положившей начало одному из разделов учения о паразитизме.

Цитированные результаты исследований, проведенные в лаборатории физиологии иммунитета растений ГБС РАН, вскрывают значение биологических веществ в качестве ответственного фактора, регулирующего развитие различных патосистем на примере биотрофов в некротрофов. И, как нам представляется, одновременно свидетельствуют о плодотворности самой идеи К.Т. Сухорукова о роли ФАВ в иммунитете растений и паразитической специализации грибов-патогенов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Сухоруков К.Т.* Физиология иммунитета растений. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 147 с.
2. *Филиппов В.В.* Биотин в растительном и животном организмах. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 232 с.
3. *Филиппов В.В.* Функции и синтез биотина в живом организме. М.: Наука, 1985. 216 с.
4. *Garber E.D.* A nutrition-inhibition of hypothesis of pathogenecity // Amer. Natur. 1956. Vol. 90, N 852. P. 183–194.
5. *Эфроимсон В.П.* Общая теория иммунитета растений и некоторые принципы радиоселекции на устойчивость к инфекционным болезням // Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1961. Вып. 5. С. 199–215.
6. *Эфроимсон В.П.* Иммуногенетика. М.: Медицина, 1971. 336 с.
7. *Филиппов В.В.* Антивитаминное действие растительных экстрактов // Биохимия. 1958. Т. 23, вып. 3.
8. *Филиппов В.В., Андреев Л.Н.* Динамика содержания витаминов в листьях пшеницы, пораженных ржавчиной // ДАН СССР. 1957. Т. 116, № 5. С. 879–881.
9. *Сухоруков К.Т., Талиева М.Н.* Действие антибиотиков из высших растений на фитопатогенные грибы и рост растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1960. Вып. 39. С. 33–42.
10. *Андреев Л.Н., Талиева М.Н.* Вопросы иммунитета при интродукции растений // Защита растений от вредителей и болезней. М.: Наука, 1972. Т. 1. С. 113–121.
11. *Андреев Л.Н., Талиева М.Н.* Физиологические аспекты иммунитета растений // Облигатный паразитизм. М.: Наука, 1991. С. 5–12.
12. *Галиева М.Н.* К физиологии специализации фитопатогенных грибов // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 268–275.

13. *Филиппов В.В., Башмаков Р.А.* О роли витаминов в процессе роста и питания различных штаммов возбудителя вертициллезного увядания хлопчатника // Физиология иммунитета растений. М.: Наука, 1968. С. 135–142.
14. *Мишина Г.Н.* Влияние биотина и пантотеновой кислоты на прорастание спор гриба Verticillium dahliae Kleb. // Прикладная ботаника и интродукция растений. М.: Наука, 1973. С. 119–121.
15. *Труненков И.П.* Влияние витаминов группы В в условиях гипервитаминоза на устойчивость растений хлопчатника к V. dahliae // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 161. С. 74–79.
16. *Труненков И.П.* Влияние антивитаминов биотина, тиамина и пантотеновой кислоты на устойчивость растений хлопчатника к V. dahliae // Там же. 1992. Вып. 163. С. 48–53.
17. *Сухоруков К.Т., Филиппов В.В., Шадманова Н.А.* Физиологически активные вещества при вертициллезе хлопчатника // ДАН СССР. 1966. Т. 168, № 2. С. 470–472.
18. *Хисарова Л.Ц.* Роль биотина, пантотеновой кислоты и тиамина в паразитических взаимоотношениях возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы и растения-хозяина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1978. 19 с.
19. *Андреев Л.Н., Плотникова Ю.М.* Ржавчина пшеницы: Цитология и физиология. М.: Наука, 1989. 302 с.
20. *Музыкантов В.П.* Цитокинины в здоровых и зараженных стеблевой ржавчиной растениях пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1988. 23 с.
21. *Жигалкина Т.Е.* Выделение цитокининов прорастающими уредоспорами стеблевой ржавчины пшеницы // Физиология растений. 1986. Т. 336 вып. 3. С. 513–517.
22. *Умнов В.И., Артеменко Е.Н., Чканников Д.И.* Индолил-3-уксусная кислота в уредоспорах и мицелии гриба Puccinia graminis и ее влияние на развитие растения–хозяина // С.-х. биология. 1984. № 3. С. 26–32.
23. *Гуревич Л.С.* Гиббереллиноподобные вещества и биогенные стимуляторы в спорах грибов-возбудителей пыльной и пузырчатой головни кукурузы // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975. С. 477–482.
24. *Талиева М.Н., Фурсп Г.Г.* Пероноспороз луков, физиология взаимоотношений растения-хозяина и патогена. М.: Наука, 1989. 142 с.
25. *Сухоруков К.Т., Строганов Б.П.* О действии гетероауксина на клетки в связи с заболеваниями растения // ДАН СССР. 1945. Т. 48, № 3. С. 224–227.
26. *Сухоруков К.Т., Семовских О.* О действии ауксинов на клетки растения // Там же. 1946. Т. 54, № 1. С. 85–87.
27. *Филимонова М.В., Мазин В.В.* Физиологически активные вещества культуральной жидкости гриба Botrytis cinerea // Физиология растений. 1986. Т. 33, вып. 1. С. 111.
28. *Филимонова М.В., Талиева М.Н., Андреев Л.Н.* Некоторые функции фитогормонов в патогенезе трех представителей рода Botrytis // ДАН СССР. 1989. Т. 304, № 4. С. 1019–1024.
29. *Талиева М.Н., Филимонова М.В.* О паразитической специализации видов рода Botrytis в свете новых экспериментальных данных // Журн. общ. биологии. 1992. Т. 53, № 2. С. 225–231.
30. *Шилина И.А.* Динамика ростовых веществ в культуре патогенного гриба Verticillium dahliae и в пораженных им растениях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1985. 23 с.
31. *Мазин В.В., Проценко Е.П.* Возбудитель килы крестоцветных Plasmodiophora brassicae Woron. М.: Наука, 1976. 190 с.
32. *Мазин В.В., Музыкантов В.П., Шашкова Л.С.* О цитокининовой активности ткани корня капусты, пораженной килой // Фитогормоны – регуляторы роста растений. М.: Наука, 1980. С. 29–38.
33. *Мазин В.В., Андреев Л.Н., Шашкова Л.С., Музыкантов В.П.* Изменение цитокининовой активности листьев пшеницы сорта Грекум 114 под влиянием заражения возбудителем стеблевой ржавчины пшеницы // Там же. С. 38–44.
34. *Музыкантов В.П., Ларина С.Ю., Гусева Н.Н.* Цитокинины в патогенезе стеблевой и бурой ржавчины пшеницы // Облигатный паразитизм: Цитофизиологические аспекты. М.: Наука, 1991. С. 41–47.
35. *Фурсова М.С., Музыкантов В.П., Артеменко Е.Н., Плотникова Ю.М.* Влияние Uromyces caryophyllinus (Schrank) Wint. на ультраструктуру и гормональный баланс клеток гвоздики ремонтантной // Микология и фитопатология. 1991. Т. 25, вып. 1. С. 28–33.
36. *Талиева М.Н., Филимонова М.В.* Влияние экзогенных цитокининов и заражения конидиями Erysiphe cichoracearum DC.f. phlogis Jacz. на уровень эндогенных гормонов в листьях флокса метельчатого // Облигатный паразитизм: Цитофизиологические аспекты. М.: Наука, 1991. С. 35–41.
37. *Талиева М.Н., Филимонова М.В., Андреев Л.Н.* Вещества с цитокининовой активностью возбудителя мучнистой росы флокса Erysiphe cichoracearum DC.f. phlogis Jacz. // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1991. № 2. С. 194–200.
38. *Мишина Г.Н., Андреев Л.Н., Визарова Г.* и др. Изучение влияния экзогенных цитокининов на взаимоотношения растения и патогена при мучнистой росе // Patologicka fyziologia rastlin: (Zb. ref.) UEBE. Bratislava: SAV, 1988. S. 177–190.

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

SUMMARY

Andreev L.N., Taliyeva M.N. **The physiology of host-pathogen relationship: the role of physiologically active agents**

The paper reviews the research on physiologically active agents and their role in plant resistance. The basis for the scientific concept employed in the sdudies is the K.T. Sukhorukov's suggestion that the parasite–host interactions are controlled by the physiologically active agents of the plant which are requisite for the parasite and by their retardants.

УДК 631.529:582.912

© М.С. Александрова, 1995

ИНТРОДУКЦИЯ ВЕРЕСКОВЫХ ИЗ РАЗНЫХ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ОБЛАСТЕЙ В РОССИИ

М.С. Александрова

Исходя из основного закона флористической географии, мы рассмотрели некоторые результаты интродукционного испытания в России вересковых из разных флористических областей (по А.Л. Тахтаджяну [1]).

Нами подведены итоги интродукции вересковых в 33 пунктах России: Абакан, Архангельск, Барнаул, Брянск, Владивосток, Воронеж, Горно-Алтайск, Екатеринбург, Иваново, Иркутск, Йошкар-Ола, Казань, Калининград, Кировск, Красноярск, Лениногорск, Москва, Нижний Новгород, Новосибирск, Ногинск, Омск, Пенза, Петрозаводск, Санкт-Петербург, Саранск, Сочи, Сыктывкар, Томск, Улан-Удэ, Чухлома (Костромская область), Южно-Сахалинск, Якутск[1].

Всего было испытано более 200 видов, из которых к настоящему времени сохранилось 119. Наибольшим видовым разнообразием отличаются коллекции ботанических садов Москвы (в ГБС РАН 110 видов), Нижнего Новгорода (100 видов) и Воронежа (96 видов). Выявлены источники интродукции вересковых в Россию. Установлено, что максимальное число видов было испытано из Восточноазиатской области (85), Циркубореальной (78) и Атлантическо-Североамериканской областей (47). Из области Скалистых гор привлечено 10 видов, из Средиземноморской – 2, из Мадреанской – 1. Прижились и уцелели растения из Восточноазиатской – 45, из Циркумбореальной – 42, Атлантическо-Североамериканской – 32 вида. В дополнение к ранее опубликованному эколого-географическому анализу [2] нами был проведен анализ состава коллекции вересковых ГБС РАН. Здесь широко представлены следующие роды данного семейства: Rhododendron (53 вида), Vaccinium (16), Ledum (5) и 36 видов остальных вересковых. Среди них зимостойких – 32 вида, плодоносящих – 30 видов.

Установлено, что источником интродукции вересковых в Москву могут быть почти все флористические провинции Циркумбореальной области: Атлантическая, Атлантическо-Европейская, Центральноевропейская, Эвксинская, Кавказская, Восточноевропейская, Алтае-Саянская, Северовосточносибирская, Охотско-Камчатская, Забайкальская, Канадская. Следует шире испытать растения из Среднесибирской, Западносибирской и Североевропейской провинций.

Как показала многолетняя практика, труднее адаптируются виды, ареалы которых выходят за южные пределы области. Например, таким растениям, как Rhododendron ungernii[2], Epigaea gaultherioides и черника кавказская (Vaccinium arctostaphylos), из Эвксинской провинции в Москве не хватает тепла и недостаточна продолжительность вегетационного периода для полного завершения годичного цикла развития. Поэтому для успешной интродукции необходимо привлекать образцы северной расы вида.

Так, в Москве черника кавказская, привезенная из Красной Поляны (окрестности Адлера), растет лучше, чем образцы такого же вида из Аджарии (гора Мтирала, Кинтришский заповедник).

Растения (из рода Ledum и Cassiope), ареалы которых простираются до Арктической провинции, успешнее интродуцируются из центральной и южной частей ареала. Из Арктической провинции в Москве были испытаны эндемичные: рододендрон лапландский (Rh. lapponicum), выращенный из семян, собранных в Норвегии, а также Cassiope tetragona, C. hypnoides – кассиопея четырехгранная и к. моховидная, саженцы которых привезены из мест естественного произрастания (Кольский полуостров, окрестности Кировска и с Чукотки). Однако растения вскоре погибли. Более подробно результаты интродукции редких растений их семейства вересковых в Москве были изложены нами ранее [2, 5]. Кассиопея вересковидная (C. ericoides) сохранилась в коллекции ботанического сада Санкт-Петербурга, где она цветет.

Атлантическо-Европейская провинция имеет эндемичный род Daboecia. Daboecia cantabrica цветет в Москве, но не плодоносит, в суровые зимы вымерзает. Эрика четырехмерная (Erica tetralix) цветет и плодоносит, вполне зимостойка в Архангельске, Екатеринбурге, Нижнем Новгороде, Москве, Санкт-Петурбурге, Сыктывкаре. Другие растения из этой же провинции – эрика сизая, эрика блуждающая и эрика Макиана (E. cinerea, E. vagans, E. Makiana), как и родендрон понтийский (Rh. ponticum), не цветут, обмерзают до корневой шейки в Москве и Санкт-Петербурге.

Из Центральноевропейской провинции успешно интродуцированы в Москве эрика травянистая, или румяная, рододендрон жестковолосистый, рододендрон ржавый и рододендрон миртолистный, или Кочи (Erica carnea, Rh. hirsutum, Rh. ferrugineum, Rh. kotschyi). Они ежегодно цветут и плодоносят, зимостойки также в Санкт-Петербурге и Сочи. По неизвестным нам причинам периодически из коллекций выпадает рододендрон Кочи. Правда, его можно восстановить, размножив семенами местной репродукции. В европейской части России (Архангельск, Москва, Нижний Новгород, Чухлома) культивируется брукенталия остролистная (Bruckenthalia spiculifolia) родом из Юго-Восточной Европы и Малой Азии, где она цветет и плодоносит.

Канадская провинция охватывает всю Аляску и Канаду, за иключением ее арктической, западной и самой южной части. Ее климатические и почвенные условия сходны с условиями Москвы, Архангельска и некоторых других населенных пунктов Средней России, и уже поэтому может служить источником интродукции вересковых в нашу страну. Примером является вакциниум узколистный (Vaccinium angustifolium), который зимостоек, ежегодно обильно плодоносит, продуцирует всхожие семена в Москве. Он испытывался в Новосибирске, Нижнем Новгороде, Калининграде, однако окончательными результатами мы не располагаем.

Опыт интродукции показал, что в Москве и Воронеже возможно выращивание некоторых растений из Кавказской провинции, а именно: рододендрона кавказского (Rh. caucasicum) и черники кавказской (при отсутствии устойчивого снежного покрова их желательно укрывать лапником). Rhododendron luteum из Восточноевропейской провинции цветет, а временами и плодоносит в Брянске, Иванове, Нижнем Новгороде, Ногинске, Владивостоке, Пензе, Петрозаводске, Санкт-Петербурге, Екатеринбурге, Томске. Рододендроны даурский и Ледебура (Rh. dahuricum, Rh. ledebourii) из Алтае-Саянской провинции встречаются не только в природе, но и в культуре в Сибири: вблизи Абакана, Барнаула, Горно-Алтайска, Иркутска, Красноярска, Лениногорска, Екатеринбурга, Новосибирска, Омска, Томска, Улан-Удэ, Якутска; в европейской части России: Архангельске, Москве, Санкт-Петербурге; на Дальнем Востоке: во Владивостоке, Уссурийске, Хабаровске [6, 7]. В Братске Rhododendron dahuricum используется в озеленении города, цветет и плодоносит. Рододендрон мелколистный (Rh.

[1] Автор благодарит специалистов за информацию по вересковым.

[2] Латинские названия растений приведены по [3, 4].

parvifolium) из Северо-восточносибирской провинции в Москве и Санкт-Петербурге вполне зимостоек, плодоносит. В прошлом году саженцы рододендрона Адамса (Rh. adamsii) были привезены в ГБС РАН из Бурятии (Тункинские гольцы, окрестности Аршана). Растения прижились, но делать выводы о возможности его интродукции преждевременно. В других пунктах России он пока не испытывался.

Из Охотско-Камчатской провинции в ГБС РАН более 10 лет успешно росли и плодоносили бриантус Гмелина (Bryanthus gmelinii) и кассиопея плауновидная (Cassiope lycopodioides), которые были привезены с о-ва Итуруп и Приморья, а затем высажены на питомнике в Москве. После пересадки растения долго болели, а затем погибли. В настоящее время сохранилась арктерика низкая (Arcterica nana), она цветет и дает всхожие семена. Кассиопея Стеллера и кассиопея Редовского (C. stelleriana, C. redowskii) мало известны в культуре, их следует испытать в ботанических садах России.

В результате проведенного анализа установлено, что из 62 видов вересковых отечественной флоры было испытано 47, прижились растения 25 видов. Следовательно, имеется немалый резерв для интродукции.

Флора Восточноазиатской области наиболее древняя в Голарктическом царстве, содержит много эндемиков и третичных реликтов, отличается исключительным богатством древесных растений. Однако большинство из них – теплолюбивые субтропические виды, которые не способны произрастать в открытом грунте европейской части России и в Сибири. Из эндемичных или почти эндемичных родов семейства вересковых из флоры Восточноазиатской области следует назвать: Diplarche, Monotropastrum, Tsusiophyllum, Tripetaleia, культивируемых лишь за рубежом (Кью, Эдинбург).

Из немногочисленного рода Enkianthus, насчитывающего 10 видов, в России был испытан лишь один энкиантус колокольчатый (Enkianthus campanulatus), родом из Северной Японии, несомненно, заслуживающий внимание как декоративное растение.

Из Восточноазиатской флористической области в европейскую часть России успешно интродуцированы некоторые вересковые Маньчжурской (рододендроны сихотинский и Шлиппенбаха – Rh. sichotense, Rh. schlippenbachii), Сахалино-Хоккайдской (рододендроны камчатский и Фори – Rh. kamtschaticum, Rh. fauriei), а также Японо-Корейской (10 видов рододендрона и вакциниум японский – Vaccinium japonicum) провинций. Из последней провинции следует испытать следующие растения: Phyllodoce nipponica, Epigaea asiatica, Gaultheria japonica и многие другие.

Интродукция растений из Сикано-Юньнаньской провинции, включающей многочисленные виды из родов: Rhododendron, Enkianthus, Cassiope, Pieris, Leucothoe, Gaultheria, Vaccinium, из Северобирманской, Восточногималайской и Кхаси-Манипурской провинций не всегда была положительной как в Москве, так и во многих других ботанических садах европейской части России. В составе коллекций ГБС РАН содержатся рододендроны привлекательный – Rhododendron concinnum, плотный – Rh. impeditum, чудесный – Rh. insigne, облепиховый – Rh. hippophaeoides. Рододендрон привлекательный из Северобирманской провинции цветет в Москве неежегодно, в отдельные зимы или рано весной сильно повреждаются цветочные почки при низких температурах. Рододендрон большой (Rh. grande) из Восточногималайской провинции также оказался незимостойким в открытом грунте, но зато превосходно цветет в оранжерее ГБС РАН.

Хорошие результаты при интродукции вересковых из Восточноазиатской области получены в ботаническом саду Воронежа, где выращивается более 40 видов.

На наш взгляд, не следут испытывать вересковые из Волкано-Бонинской провинции, Провинции Рюкю, так как природные условия их родины не соответствуют климатическим условиям большинства регионов России. Более целесообразным может оказаться привлечение посадочного материала из следующих провинций: Тайваньской,

Северокитайской, Центральнокитайской, Северобирманской, Восточногималайской и Кхаси-Манипурской, характеризующихся большим эндемизмом и видовым разнообразием представителей семейства вересковых. Только рододендронов здесь сосредоточено более 700 видов (2/3 всего рода Рододендрон). Кроме того, здесь имеется много видов из родов Gaultheria и Vaccinium.

Предварительный анализ первичного интродукционного истытания вересковых и ботанических садах позволяет предположить, что некоторые из них окажутся перспективными как в южных районах европейской части России, так и в Сибири – гаультерия клиновидная (Gaultheria cuneata), лиония овальнолистная (Lyonia ovalifolia), рододендрон мягкий (Rhododendron molle) и др.

Атлантическо-Североамериканская область богата вересковыми. Среди них малоизвестные в культуре растения из родов Elliotia, Leiophyllum, Monotropsis, Oxydenrum, Zenobia, отличающиеся высоким эндемизмом.

В Москве, как и в других городах России, наиболее успешно были испытаны растениях из Аппалачской провинции и Провинции Атлантической низменности. Среди них Rhododendron maximum, Rh. catawbiense, Rh. roseum, Rh. arborescens, Vaccinium corymbosum, Kalmia angustifolia, Lyonia ligustrina. Продолжаются наблюдения за Menziesia pilosa, Pieris floribunda, Gaylussacia dumosa, G. baccata, G. frondosa, растения которых еще молоды, не цветут и о возможностях введения их в культуру можно судить лишь предположительно.

Флора области Скалистых гор близка к флоре Циркумбореальной области. Доминирующей растительностью являются хвойные леса. В ботанических садах России можно встретить Vaccinium membranaceum, V. scoparium, Ledum groenlandicum. В Москве и Новосибирске некоторые из них цветут и плодоносят, как и в Архангельске и Нижнем Новгороде.

Как доказал многолетний опыт, успех интродукции в основном зависит от правильного выбора экотипа исходного материала. Menziesia ferruginea, Gaultheria procumbens оказались замостойкими не только в Москве, но и в Санкт-Петербурге. Все вышеназванные растения принадлежат Ситкано-Орегонской провинции, которую можно рассматривать как источник интродукции вересковых в Россию.

Таким образом, в Москве было испытано из Атлантическо-Североамериканской области 40 видов, прижилось – 22, зимостойкими оказались – 20, плодоносят – 16, из области Скалистых гор испытано – 8, прижилось – 6. В Воронеже получен хороший результат, в коллекции Сада имеются редкие в культуре растения: Gaultheria ovalifolia, Arctostaphylos tomentosa, Cassiope mertensiana, Kalmia angustifolia, которые переносят зиму без укрытия.

Территория Древнего Средиземноморья существенно отличается по климатическим условиям как от европейской части России, так и от Сибири, поэтому в большинстве случаев опыт интродукции растений из этой провинции был отрицательным. Выращивание в Москве Arbutus andrachne, Arbutus unedo, Erica multiflora не удалось, растения вымерзли, несмотря на укрытие.

Интродуценты из Макаронезийской и Средиземноморской областей (Arbutus canariensis, Erica arborea, Vaccinium cylindraceum) сохраняются только в оранжереях ботанических садов Москвы и Санкт-Петербурга.

В Нижнем Новгороде, Воронеже и Москве пытались выращивать в открытом грунте растения Западногималайской и Тибетской провинций Ирано-Туранской области. Например, Rhododendron arboreum, Rh. campanulatum, Rh. radicans не выдержали суровых зим и погибли, не взирая на укрытие лапником и сухим листом.

Изучение состава коллекций ботанических садов России показало, что в дальнейшем следует сосредоточить внимание интродукторов на вересковых, относящихся к родам Arctostaphylos, Gaylusacia, Menziesia, Pieris из флористических областей Северной Америки и Восточной Азии Бореального подцарства.

Установлено, что зимостойкость и плодоношение вересковых, интродуцированных из одной флористической провинции, заметно отличались из-за различий в экологии. Например, по-разному себя вели в культуре высокогорные и лесные растения. Жизнеспособность интродуцентов оказывалась тем выше, чем больше сходства было между природными условиями родины и места интродукции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
2. *Александрова М.С.* Интродукция вересковых в Москве // Бюл. Гл. ботан. сада 1991. Вып. 161. С. 7–13.
3. Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 5. С. 239–367.
4. *Rehder A.* Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. N.Y.: Mc. Company, 1949. 996.
5. *Александрова М.С.* Роль интродукции в сохранении редких видов вересковых флоры нашей страны // Бюл. Гл. ботан. сада. 1992. Вып. 166. С. 53–58.
6. *Александрова М.С.* Рододендрон. М.: Лес. пром-сть, 1989. 72 с.
7. *Встовская Т.Н.* Древесные растения – интродуценты Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. 279 с.; 1986. 288 с.; 1987. 273 с.

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

SUMMARY

Alexandrova M.S. **Introduction of the Ericaceae species in botanic Gardens in Russia**

The paper reports the results of introduction of the Ericaceae species in 33 botanical gardens, arboreta and experimental stations. Over 200 species have been tested, 199 species are reported in cultivation at present.

The source areas of Ericaceae species for introduction are suggested. These include floristic provinces of the Circumboreal, East Asian and Atlantic North American Regions.

Viability of the introduced plants in discussed with respect to biotic factors and conditions of cultivation.

УДК 625.77 (47+57+25)

© Л.С. Плотникова, Э.И. Якушина, 1995

СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ АССОРТИМЕНТА ЗЕЛЕНЫХ НАСАЖДЕНИЙ МОСКВЫ И ИХ РОЛЬ В ОПТИМИЗАЦИИ СРЕДЫ

Л.С. Плотникова, Э.И. Якушина

За последние 40–50 лет предложения по совершенствованию ассортимента насаждений Москвы неоднократно разрабатывались различными организациями, непосредственно отвечающими за озеленение города – Министерством коммунального хозяйства, Академией коммунального хозяйства, Лесотехническим институтом, Главным ботаническим садом и др. Но в силу разных обстоятельств, а также из-за отсутствия научно обоснованной концепции создания устойчивых городских насаждений, эти предложения реализовывались лишь частично.

Ухудшающаяся экологическая обстановка города требует выработки определенной стратегии озеленения. Она заключается в последовательном осуществлении ряда этапов, направленных на создание устойчивых городских насаждений разных типов, способных не только оздоравливать среду обитания, но и по возможности более длительно сохранять декоративность.

На первом этапе намеченной в отделе дендрологии ГБС РАН программы по совершенствованию ассортимента Э.И. Якушиной в 70-х годах была проведена полная инвентаризация древесных насаждений Москвы [1]. Был выявлен ассортимент растений, использовавшихся в городе, проанализированы его географическое происхождение, состав жизненных форм, установлено число видов растений, использованных в разных типах насаждений: парках, улицах, скверах, бульварах.

На тот период всего было выявлено 366 видов растений, причем растения основного ассортимента составляли лишь 90 видов. В этой и последующих работах сотрудников [2–6] были отмечены существенные недостатки как в самом ассортименте (почти полное отсутствие декоративных садовых форм, малое участие хвойных, вечнозеленых лиственных растений, растений для вертикального озеленения), так и в способах его применения (использование неустойчивых растений близ промышленных предприятий или у проезжей части, высадка плохо сочетаемых растений, почти повсеместно плохой или недостаточный уход за насаждениями).

В 80-е годы были заключены хозяйственные договоры практически со всеми питомниками, снабжающими Москву посадочным материалом, и в течение 10–12 лет им были переданы саженцы более чем 300 видов декоративных пород.

Однако проведенная в начале 90-х годов инвентаризация городских насаждений с целью выявления динамики видового состава и оценки санитарного состояния обнаружила лишь незначительное увеличение общего числа видов, используемых в городе. Об этом же свидетельствует и проведенное повторное обследование питомников Мослесопарка, общий перечень видов растений, который, как и ранее (в 70–80-х годах), не превышает 100 наименований, хотя в нем в некоторых случаях удалось обнаружить растения нетрадиционного ассортимента: Hydrangea paniculata Sieb., H. arborescens L.; Cornus alba 'Argenteo-marginata', C.a. 'Spaethii': Weigela middendorffiana (Trautv. et C.A. Mey). C. Koch, W. praecox (Lemoine) Bailey, а также такие вьющиеся растения, как Actinidia kolomikta (Maxim. et Rupr.) Maxim., Lonicera caprifolium L. Более часто, чем ранее, в Москве можно встретить такие виды, как Cerasus tomentosa (Thunb.) Wall., Aralia manshurica Rupr. et Maxim., Hydrangea arborescens L., Forsythia europaea Deg. et Bald., Chaenomeles japonica (Thunb.) Lindl., Prunus spinosa L., Padus serotina (Ehrh.) Agardh., P. virginiana (L.) Mill.

Новыми формами озеленения с использованием новых видов отличаются вновь застраиваемые районы Москвы или объекты специального назначения, тоже относительно недавно созданные, как например, Велотрек, Гребной канал. Здесь используются живые изгороди из ранее не отмечавшихся в городе Crataegus microphylla C. Koch, C. rivularis Nutt., относительно редких Aronia melanocarpa (Michx.) Elliott, Ulmus pumila L., Cerasus tomentosa, группы из ранее редких Populus sowietica 'Pyramidalis', Salix pentandra L., Chaenomeles japonica, Populus laurifolia Ledeb., Caragana frutex (L.) C. Koch., Lonicera coerulea L., Ligustrum vulgare L.

Рассматривая динамику изменения ассортимента древесных насаждений разных типов, мы пришли к выводу, что, исключая насаждения такого объекта города, как бывшая ВДНХ (ныне ВВЦ), где насчитывается около 300 видов, самыми насыщенными по сравнению с другими типами (скверами, улицами, бульварами) являются лесопарки города. Так, в Сокольниках около 150 видов, в парке Горького – свыше 130, в Филевском и Измайловском около 100 видов. В этих парках отмечено по 20–25 видов, ранее в них отсутствовавших.

Если основу парков составляют местные виды, как, например, дуб и липа с примесью клена и вяза в Филевском парке, Останкино, Нескучном, липа – в Измайлово, Царицыно, Тимирязевском лесопарке, смешанные насаждения с примесью сосны – в Сокольниках, Кузьминках, Покровском-Стрешнево, то по численности видов всюду преобладают интродуценты (до 80%). Так, прочно вошли в состав насаждений, достигают больших размеров и даже дают самосев, например, такие виды, как Juglans manshurica Maxim., Tilia platyphyllos Scop., Padus maackii (Rupr.) Kom., P. virginiana, Acer tataricum L., A. ginnala Maxim., Quercus borealis Michx. f.

Другой тип насаждений – бульвары. Новые и давно сложившиеся "старые" бульвары отличаются видовым составом древесных растений. Так, если состав насаждений старых бульваров не превышает 70–75 видов, то на новых бульварах их число достигает 100. Изменение состава и увеличение ассортимента на новых бульварах произошло за счет использования большего числа декоративных форм (Cornus alba 'Argenteo-

marginata', Viburnum opulus 'Roseum', Berberis × ottawensis 'Purpurea', Philadelphus coronarius 'Aureus', нескольких новых для озеленения видов (Acer rubrum L., Viburnum lentago L., Elaeagnus argentea Pursh), более широкого использования на бульварах хвойных: Picea pungens Engelm., Thuja occidentalis L.

Внутриквартальное озеленение чаще всего осуществляется стихийно. Высаживаются в основном плодовые деревья и кустарники (яблоня, вишня, смородина), а также используют в качестве защиты от пыли и шума практически единственную широко ныне распространившуюся в городе лиану Parthenocissus vitaceae Hitchcock.

Самый малочисленный и наименее подвергнувшийся за эти годы изменениям ассортимент свойствен уличным насаждениям. В нем насчитывается порядка 100 видов, но лишь около 20 из них часто высаживается. Это Tilia cordata Mill., Acer negundo L., несколько видов тополя, Fraxinus pensylvanica Marsh., Betula pendula Roth, Acer platanoides L.

В связи с возросшим потоком транспорта именно эти городские насаждения страдают более всего и поэтому нуждаются в подборе нового устойчивого ассортимента, в разработке новых приемов озеленения, например, контейнерного (который начали применять в центральных районах города). Но подбор ассортимента для контейнеров и способы их создания и содержания требуют определенной квалификации озеленителей.

Разработку нового ассортимента для Москвы сотрудники отдела проводили на протяжении всего периода существования ГБС на основе коллекции древесных растений, в процессе создания которой прошли испытания и изучение более 3000 видов. Предложенный ассортимент включает растения 600 наименований [7]. Он в 6 раз превосходит ассортимент, выращиваемый сейчас московскими питомниками и в 2,5 раза больше перечня видов, рекомендованных ранее для использования в озеленении в центральных районах средней полосы [8]. Такой большой ассортимент для Москвы диктуется огромной площадью города и необходимостью создания специализированных насаждений разного назначения. Поэтому в предлагаемом ассортименте выделены следующие группы растений: для массового использования – 130 видов и форм – это ведущий или основной ассортимент; группа видов дополнительного ассортимента – 284 таксона, рекомендуемых для использования в небольших количествах при построении ландшафтных композиций на парадных местах, и группа очень декоративных, но не всегда достаточно зимостойких растений (186 видов) рекомендуются для использования в ограниченных количествах, где можно обеспечить наиболее квалифицированный уход за насаждениями. Выделение таких групп определяется назначением создаваемых объектов озеленения. При этом учитываются зимостойкость, экологические особенности, трудоемкость размножения, степень декоративности, повреждаемость вредителями и болезнями, возможность обеспечения требуемых агротехнических мероприятий.

Одним из основных критериев при включении вида в городской ассортимент служила его способность улучшать экологическую обстановку города, возможность максимально поглощать вредные вещества и при этом сохранять устойчивость и декоративность. Специальных экспериментальных исследований в этом направлении мы не проводили, однако в отделе дендрологии ГБС была проведена большая работа по комплексной оценке устойчивости насаждений одних и тех же видов в условиях разной степени загрязнения и учету литературных данных по влиянию разных загрязнителей на состояние растений.

Известно, что устойчивость к загрязнению атмосферы – сложное экологическое явление и зависит от многих причин: интенсивности и режима эмиссий, физико-географических и погодных условий, возраста растений и обеспеченности их элементами питания. В связи с этим данные разных авторов по одним и тем же видам оказываются часто противоречивыми. В то же время сведенные воедино данные разных авторов по устойчивости к различным загрязнениям 115 видов растений и наблюдение

за этими видами в Москве и других городах дали возможность выявить виды, устойчивые как к отдельным загрязнителям, так и к совокупности поллютантов [5]. Таких видов оказалось 90. Они были включены в ассортимент деревьев и кустарников, рекомендуемых для использования в озеленении Москвы. Среди них такие виды, как Juniperus sabina L., Cotinus coggygria, Pinus mugo Turra, Acer saccharinum L., Populus simonii 'Fastigiata', Forsythia europaea, Chaenomeles japonica, Elaeagnus argentea Pursh, Mahonia aquifolium (Pursh) Nutt. Всего же в рекомендованном ассортименте из 600 видов 288 использовались в городе и ранее, в том числе 75 входят в основной ассортимент, 213 встречаются редко (до 5 местонахождений), 312 рекомендуются впервые. Исключено из применявшихся до сих пор растений 90 видов, например, таких: как:

1. Виды, малоустойчивые в городской среде (Abies balsamea Mill., A. concolor (Gord.) Hoopes, Pinus murrayana Balf., P. banksiana Lamb., P. sylvestris L., P. strobus L.). Большинство видов этой группы было выявлено ранее лишь в насаждениях ВВЦ и не нашло широкого применения в городе.

2. Виды, по своим морфологическим признакам и декоративным качествам близкие к другим, присутствующим в рекомендуемом ассортименте. Например, исключены из ассортимента Aralia spinosa L., близкая к A. elata (Miq.) Sem., Cerasus pumila (L.) Sok., близкая к C. besseyi (Bailey) Sok., Dasiphora davurica (Nestl.) Kom. et Klob.Alis., близкая к D. manshurica (Maxim.) Juz., Diervilla sessilifolia Buckl., близкая к D. rivularis Gatt., Malus pallasiana Juz., близкая к M. manshurica (Maxim.) Kom.

3. Виды, сорные или не очень декоративные [Acer negundo L., Alnus incana (L.) Moench, A. glutinosa (L.) Gaerth.].

4. Виды, сильно повреждающиеся вредителями и болезнями (Populus balsamifera L., Pinus nigra Arn.).

5. Виды, малозимостойкие (Buxus sempervirens L., Catalpa × hybrida Hort, Robinia viscosa Vent., Vitis vinifera L.).

6. Виды, для размножения которых пока отсутствуют маточники (Acer mandschuricum Maxim).

В качестве новых рекомендованы наиболее устойчивые виды хвойных (можжевельник, лиственница, декоративные формы туи – вересковидная, гребенчатая, желтая, Вагнера и др.), а из лиственных новых виды барбариса, березы, бересклета, боярышника, жимолости, ивы, калины. Среди рекомендованного ассортимента присутствуют виды, способствующие продлению срока декоративности за счет раннего и позднего цветения, растения для специфических типов насаждений (вертикального озеленения, скальных горок), много форм с шаровидной, колоновидной, плакучей кроной, что позволяет улучшить архитектонику насаждений, а также форм, обогащающих цветовую палитру насаждений (пестролистные, с яркоокрашенными цветками, плодами, стволами).

Для 200 новых и пока редко встречающихся в городе видов растений разработана и опубликована технология их размножения и выращивания [9]. Эти рекомендации представлены в виде трех таблиц, где отражена детальная характеристика растений предлагаемого ассортимента (габитус, размеры, зимостойкость, окраска декоративных частей растений, рекомендуемые приемы использования и предпочтительные типы насаждений), подробно рассмотрены способы размножения, необходимость применения стимуляторов при их вегетативном размножении и их концентрации, изложены необходимые агротехнические приемы по уходу за сеянцами или укорененными черенками, а также приведены основные экологические требования растений (отношение к свету, влаге, плодородию почвы).

За последние годы из числа рекомендованных видов некоторые уже появились в насаждениях города. Например, на территории Кремля – Picea omorica (Pančič) Purkyně, на ВВЦ – Schizandra chinensis (Turcz.) Baill., Lonicera periclymenum 'Serotina', Rhododendron japonicum (Gray) Suringar, Rh. canadense (L.) Torr.; Berberis × ottawensis

'Purpurea' – на бульваре в Лианозове, Spiraea × bumalda Burv. – в Кускове, Lonicera involucrata (Richards.) Banks ex Spreng., Cornus alba 'Spaethii' – в сквере на Болотной площади.

В результате изучения современного состояния зеленых насаждений Москвы, проведенного сотрудниками отдела дендрологии, выявлены места произрастания редких видов, которые могут служить маточниками: береза аллеганская – в сквере на Болотной площади и Бирюлевском парке, бархат амурский – в сквере на Большой Якиманке, барвинок малый – в Покровском-Глебове, боярышник "Мордовский Тоба" – в Александровском саду, виноград амурский – у гостиничного комплекса в Измайлове, ива ломкая 'Пузырчатая' – в Филевском и Измайловском парке, клен красный – в парке "Дружба", лох узколистный – в парке у Владимирского пруда и др.

Проведенное сотрудниками отдела дендрологии обследование старинных усадебных парков и районных центров Московской обл. [10], а затем и сопредельных областей позволило определить местонахождения растений, могущих служить маточниками. Только в Московской области из 296 обнаруженных видов 199 видов (16 хвойных и 183 лиственных) включены в рекомендуемый для Москвы ассортимент. Из них 111 могут служить источником получения исходного материала для дальнейшего размножения в питомниках, 15 видов пока совсем не встречаются в Москве, 96 видов используются очень редко. Сосредоточием ценных растений отличается заброшенный дендрарий "Живая книга" в Ногинске. Здесь имеются барбарис амурский, дейция шероховатая, ежевика щетинистая, жимолость Маака и жимолость Рупрехта, ирга канадская, спирея белоцветковая, стефанандра Танаки, яблоня Саржента, отсутствующие в Москве. Здесь же отмечены многие виды, которые в Москве используются крайне редко. Это бересклет священный, боярышник Максимовича и боярышник перистонадрезанный, вейгела ранняя, граб обыкновенный, груша уссурийская, дерен шелковистый 'Желтоветвистый', диервилла, древогубец и многие др.

Из других пунктов с насыщенным видовым составом можно упомянуть парки Поречье, Морозовка, Вороново, Архангельское и др.

Интересные уникальные объекты встречены и в других областях, например, дающие семена тсуга канадская, клен красный, боярышник перистонадрезанный, сосна Банкса, бересклет карликовый, орех серый – в Шестаковском парке Орловской обл., ясень обыкновенный 'Плакучий', бархат амурский, жимолость Рупрехта – в усадьбе Тихменево Ярославской обл., сосна сибирская и сосна веймутова – в пос. Гремячки Рязанской обл., жимолость каприфоль – в усадьбе Поленово и орех маньчжурский – в г. Щекино Тульской обл., тополь лавролистный – в с. Барятино и орех маньчжурский – в пос. Грабцево Калужской обл. Эти и многие другие виды могут служить источником материала не только для городских насаждений, но и для восстановления старых усадебных комплексов и создания новых парков районного и областного значения. Рекомендации по охране и восстановлению старинных усадебных парков, а также по охране отдельных уникальных экземпляров деревьев были переданы в Главное архитектурно-планировочное управление института Генплана в виде полного кадастра видов, рекомендованных для охраны, и паспортов к объектам, намеченным для восстановления и сохранения.

С целью более эффективного внедрения результатов исследований и рекомендаций отдела в практику озеленения города в 1993 г. был заключен договор ГБС с правительством Москвы по теме: "Оптимизация урбанизированной и техногенной среды".

Пользователем является Мослесопарк, которому поэтапно переданы материалы по результатам инвентаризации насаждений Москвы, инвентаризации насаждений питомников, методике размножения и выращивания новых и редких видов для озеленения, предложен разработанный ассортимент для Москвы, подготовлены для передачи питомникам растения-маточники редких видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Якушина Э.И.* Древесные растения в озеленении Москвы. М.: Наука, 1992. 158 с.
2. *Якушина Э.И.* Проблема ассортимента древесных растений в рекреационном строительстве // Проблемы рекреационных насаждений. Чебоксары: Ботан. сад, 1984. С. 31–34.
3. Древесные растения, рекомендуемые для озеленения Москвы. М.: Наука, 1990. 158 с.
4. *Якушина Э.И., Рябова Н.В.* Тенденции изменения видового состава древесных растений в озеленении центральной части Москвы // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 160. С. 57–64.
5. *Якушина Э.И.* Древесные растения в озеленении промышленных зон // Там же. 1992. Вып. 165. С. 20–26.
6. *Плотникова Л.С.* Перспективы расширения ассортимента садовых форм в озеленении Москвы // Бюл. ботан. сада "Белые ночи". Сочи, 1993. № 1: Материалы Всероссийского совещания. С. 106–107.
7. *Плотникова Л.С., Якушина Э.И., Рябова Н.В.* и др. Ассортимент древесных растений, рекомендуемый Главным ботаническим садом АН СССР для озеленения Москвы // Древесные растения, рекомендуемые для озеленения Москвы. М.: Наука, 1993. С. 14–48.
8. *Галактионов И.И., Ву А.В.* Декоративная дендрология. М.: Высш. шк., 1967. 319 с.
9. *Плотникова Л.С., Рябова Н.В., Зуева Э.Н.* и др. Рекомендации по размножению и выращиванию новых и малораспространенных древесных растений для озеленения Москвы. М.: ГБС АН СССР, 1989. 43 с.
10. Древесные растения парков Подмосковья. М.: Наука, 1979. 237 с.

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

SUMMARY

Plotnikova L.S., Yakushina E.I. **Assortment of plants for urban landscaping in Moscow and its role in optimization of urban environment**

The paper reviews dynamics in the assortment of species and cultivars used in city plantings in Moscow over the last 20 years, new cultivated species are reported. Characteristics of plantings designed for different purposes are presented. New woody species for landscaping in Moscow are suggested. Locations are given of the plants which can provide source material for propagation of these species.

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 631.529:582.886

© А.К. Скворцов, 1995

ЭНОТЕРА ДЛИННОТРУБЧАТАЯ (OENOTHERA LONGISSIMA RYDB.) В ПРИРОДЕ И В ИНТРОДУКЦИИ

А.К. Скворцов

Во время советско-американской ботанической экспедиции1981 г. в национальных парках Большой Каньон (Grand Canyon, север штата Аризона) и Капитол-Риф (Capitol Reef, юг штата Юта) был встречен интересный вид рода Oenothera – Oe. longissima Rydb. Общий ареал вида занимает юг штата Юта, юго-запад штата Колорадо, север Аризоны и крайний юг Невады. Таким образом, вид можно считать эндемичным для плато Колорадо. Регион этот чрезвычайно засушливый, растения мезофильного склада могут существовать только в верхних поясах гор или в долинах близ воды.

Место первой находки Oe. longissima – северная сторона Большого Каньона р. Колорадо, высота 2400–2500 м над ур. моря; здесь сосняки (Pinus ponderosa Dougl.) чередуются с открытыми травянистыми пространствами. Небольшая заросль энотеры была приурочена к слабо олуговевшей обочине дороги. Второе место – в национальном парке Капитол-Риф – у реки Фремонт, высота 1700–1800 м над ур. моря; в окружающем ландшафте доминируют аридные редколесья из карликовой сосны (P. edulis Engelm.) и древовидного можжевельника [Juniperus osteosperma (Torr.) Little] на твердых красных песчаниках. Популяция энотеры, опять же очень небольшая и разреженная, размещалась на слабо задерненном приречном галичнике.

Oe. longissima принадлежит к типовой секции рода – sect. Oenothera. К этой же секции относится и хорошо известная, у нас широко натурализовавшаяся Oe. biennis L., а также и еще некоторые, заносные же, но пока не столь распространенные виды[1]. В рамках этой секции Oe. longissima, пожалуй, по внешности самая эффектная: у нее голубовато-серебристые (из-за короткого прижатого опушения) листья; красноватые стебли, цветочные бутоны и чашелистики; очень крупные цветки (лепестки до 5 см длины, раскрытый цветок в диаметре до 8 см). Раскрытие цветка происходит, как и у всех энотерм секции Oenothera, вечером, очень быстро; однако в отличие от большинства других видов (в частности, и Oe. biennis), цветок Oe. longissima протогиничен: быстро вытягивающийся столбик успевает вынести рыльце выше пыльников, а часто даже и выше края лепестков, еще до того, как цветок полностью раскроется, при этом доли рыльца сразу расходятся крестообразно.

Авторитетный знаток семейства Onagraceae P.A. Munz [1] различает два подвида: subsp. Longissima и subsp. clutei (A. Nels.) Munz, причем указывает для них ареалы, в значительной мере взаимно перекрывающиеся. Наши материалы, как собранные в природе, так и полученные при выращивании в питомнике, показывают промежуточные признаки, не позволяющие отнести растения с достаточной определенностью к тому или другому подвиду. Да и взаимное налегание ареалов говорит не в пользу признания подвидов. Скорее дело просто в значительном диапазоне изменчивости вида.

Из встречающихся в Европе видов наибольшее сходство с Oe. longissima имеет Oe glazioviana Micheli (Oe. etythrosepala Borb.) – вид с хорошо очерченными признаками, но неизвестного происхождения: встречается на всех континентах, но везде (включая и Америку) спорадично и выглядит везде случайным и заносным. Предполагается [2], что Oe. glazioviana возникла в результате каких-то скрещиваний или хромосомных перестроек в Европе около середины XIX века. У Oe. glazioviana также обычно красноватые чашелистики и цветки столь же крупные, как и Oe. longissima, и также с высоким выносом рыльца. (У большинства других энотер столбик короткий, рыльце не выдается или лишь немного выдается выше концов пыльников.) Для территории бывшего СССР Oe. glazioviana впервые указана лишь недавно [3], однако в гербариях имеются сборы с Кавказа, сделанные уже в конце прошлого века. В настоящее время встречается изредка в более теплых районах, преимущественно одичалой в садах и парках.

При значительном сходстве, Oe. longissima и Oe. glazioviana вместе с тем хорошо различаются. Характерный для Oe. longissima голубовато-серебристый оттенок листьев живого растения не свойствен Oe. glazioviana. У листьев розетки Oe. longissima пластинка узколанцетная или почти линейная, а у Oe. glazioviana – широколанцетная или даже почти лопатчатая; у средних стеблевых листьев (за таковые принимаем самые верхние листья под соцветием, т.е. еще не имеющие цветков в пазухах) длина превышает ширину в 5–8 раз у Oe. longissima и только в 2–4 раза у Oe. glazioviana. Наконец, трубка гипантия имеет длину 75–100 мм у Oe. longissima и 40–65 мм у Oe. glazioviana.

Из семян, собранных в Капитол-Рифе, Oe. longissima была выращена в Главном ботаническом саду РАН. Как и у других представителей секции Oenothera, в первом году (1982) развились только розетки. Растения благополучно перезимовали, на второй год цвели, дали зрелые семена и при наступлении зимы отмерли. Во все последующие годы Oe. longissima возобновлялась самосевом на питомнике – на место первоначального посева или поблизости. Цветение ее начинается во второй половине (иногда даже в середине) июня и продолжается до глубокой осени (в 1991 г. до 25 октября). Когда на главном стебле цветение близится к концу, вступают в цветение боковые ветви, а еще позже цветки могут появиться и на ветвях второго-третьего порядков. Продление цветения и декоративность облика растений можно поддержать, обрезая уже отцветшие верхушки стебля и ветвей. Цветущие растения переносили без вреда осенние заморозки до –3°.

Несмотря на обильное ежегодное семеношение, Oe. longissima у нас не проявила тенденции к самостоятельному расселению, нигде на территории сада в отдалении от питомника она замечена не была. И в литературе я не смог обнаружить указаний на ее появление где-либо в качестве спонтанно занесенного растения.

Не удалось найти и сведений о ее культивировании. В частности, нет упоминания об Oe. longissima и в недавней сводке по культивированию растений природной флоры в США [4]. Вместе с тем Oe. longissima как весьма привлекательное, устойчивое и неприхотливое растение вполне может быть рекомендована для разведения в декоративных целях. Наиболее пригодна она для открытых солнечных мест, хорошо пойдет и при самом скромном уходе, а при наличии свободных незадерненных и незатененных участков почвы будет возобновляться и самосевом.

[1] Хотя все новейшие авторы согласны в понимании общего очертания этой группы, в отношении таксономического ее ранга мнения расходятся: так, P.A. Munz [1] придает группе ранг подрода, тогда как несколько позже P.H. Raven, W. Dietrich, W. Stubbe [2] низводит ее до ранга подсекции. Средняя позиция (ранг секции) представляется наиболее рациональной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Munz P.A.* Onagraceae // North American Flora. N.Y., 1965. Ser. 2, pt 5. P. 1–231.
2. *Raven P.H., Dietrich W., Stubbe W.* An outline of the systematics of oenothera subsect: Oenothera // Syst. Bot. 1979. Vol. 4, N 3. P. 242–252.
3. *Rostanski K.* Rozmiszczenie gatunkow rodzaju Oenothera L. z podrodzaju Oenothera w ZSRR // Acta biol. Katowice. 1975. Vol. 1. P. 7–35.
4. *Sullivan G.A., Daley R.H.* 1981. Directory to resources on wildflower propagation. St. Louis: M. Bot. Garden, 1981. 331 p.

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

SUMMARY

Skvortsov A.K. **Oenothera longissima Rydb. in nature and introduction**

Findings are reported of Oenothera longissima, an interesting endemic North American species from Grand Canyon and Capital Reef National Parks made during the Soviet-American bonatical expedition in the USA in 1981. The plant's natural habitats are described and taxonomically important features are given. Also presented in this paper are the results of its cultivation in the Main Botanical Garden (Moscow) and recommendations to use the plant in horticulture for decorating open sunny places.

УДК 582.831.6(471.4)

© И.И. Русанович, 1995

ТАМАРИКСЫ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

И.И. Русанович

Род Tamarix считается одним из сложнейших среди Angiosperma, его систематика фактически не разработана, результатом чего является неопределенность видового состава, ареалов, экологии и синонимики. Все гербарные коллекции, просмотренные мною (LE, AA, ASH, BAK, KW, MNA, MW, TAK, TGM, TBI и др.) по большей части не определены или определены ошибочно. Даже в литературе, начиная со старых работ [1] и заканчивая современными источниками [2], тамариксы часто приводятся без видового названия.

Возможно, именно следствием таксономической сложности рода явилось и сравнительно небольшое число его обработок. В основе наших познаний о тамариксах лежит превосходная фундаментальная монография А. Бунге [3], описывающая все известные к середине прошлого века виды, но которая к настоящему времени, к сожалению, значительно устарела. Е. Буасье [4] дает весьма схематическую классификацию рода, однако следует отметить его критический подход, в результате которого 5 видов были исключены как малообоснованные. Следующие по времени обработки [5–7 и др.] носят конспективный или фрагментарный характер и не играют сколько-нибудь заметной роли в познании тамариксов. Определенный интерес и ценность представляет работа Р. Регеля и Ю. Млокосевича [8], в которой впервые указывается, что единственно правильный путь изучения тамариксов – это наблюдения в природе, причем не однократные, а продолжительные. Авторы подчеркнули важность изучения внутривидовой изменчивости "мутационного" характера и сезонно-видовой изменчивости. Из современных следует упомянуть обработки Ф.Н. Русанова [9] и С.Г. Горшковой [10], которым следуют практически без изменений отечественные региональные "Флоры" и определители. Из зарубежных наибольший интерес представляют монография Б. Баума [11], охватывающая тамариксы всего мира (однако согласно моим исследованиям, обработка тамариксов, распространенных на территории бывшего СССР, выполнена им крайне неудовлетворительно), и обработка тамариксов Пакистана [12]. Баум отметил также, что трудности, возникающие при

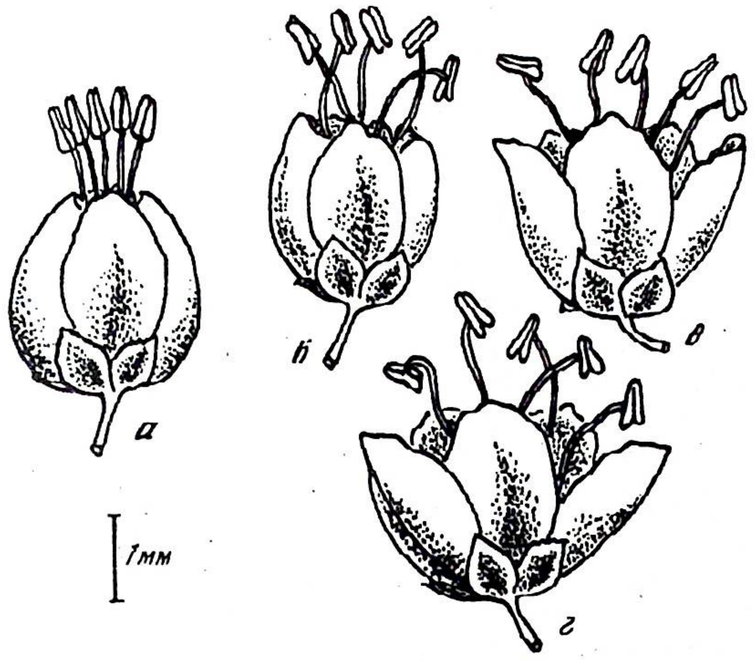


Рис. 1. Цветок Tamarix hohenackeri
а – in vivo, *б–г* – в засушенном виде (пояснение в тексте)

обработке рода, связаны прежде всего с мелкими размерами цветка, прицветников и других органов и слабо выраженными различиями их.

Мною исследованы тамариксы в природе в большинстве районов Кавказа, Средней Азии и Казахстана (некоторые популяции неоднократно), а также в нескольких районах Нижнего Поволжья – всего в 285 местообитаниях, из них – в 63 подробно, по методу таксономической трансекты [13] с собственными дополнениями.

В результате проведенных исследований я пришла к выводу, что in vivo морфологические (габитус, отдельные морфологические признаки), фенологические и экологические характеристики позволяют надежно (по крайней мере в подавляющем большинстве случаев) различать виды. Далее, при формировании рода, по-видимому, имело место сочетание разнообразных макро- и микроэволюционных процессов, в результате чего он приобрел целый "букет" сложных характеристик.

1. Огромный диапазон варьирования (даже в пределах одного индивида, тем более отдельной популяции и вида в целом) морфологических признаков, к тому же часто трудно описываемых словами.

2. Значительное, а зачастую почти полное, межвидовое перекрытие большинства традиционных диагностических признаков, что очень затрудняет (а чаще делает просто невозможным) разделение видов по этим признакам.

3. Сезонный полиморфизм носит гораздо более сложный характер, чем представлялось до сих пор, – он может быть прерывистым (например, T. florida Bunge – T. karakalensis Freyn. et Sint. = летняя форма T. florida), нечетко прерывистым в разной степени (T. hohenackeri Bunge – T. angustifolia Ledeb., T. gracilis – T. cupressiformis Ledeb.), непрерывным (T. ramosissima Ledeb.). В первую очередь он выражается в изменении строения соцветий, а также сопровождается значительными (а иногда и кардинальными) изменениями большинства других морфологических характеристик. Например, у T. gracilis цветок меняется от четырехмерного – на простых весенних кистях, до пятимерного – на более поздних соцветиях.

4. Морфологические признаки и их различия хорошо просматриваются in vivo, но практически нивелируются или даже сильно искажаются на сухом гербарном материале (рис. 1).

5. Очень мелкие размеры цветка и его частей, прицветников и др. (например, лепестки – 1–2,5 мм, прицветник – 0,5–5 мм, пыльник – 0,25–0,8 мм и т.д.), поэтому изучать их можно лишь при достаточном увеличении (под бинокуляром, оптимальное увеличение 16–32).

6. Межвидовая гибридизация носит ограниченный характер как по числу гибридных комбинаций (более или менее часто встречаются шесть комбинаций, еще три-четыре – единично), так и по числу гибридных индивидов в популяции (их всегда много меньше, чем родительских видов), и не оказывает сколько-нибудь существенного влияния на видообразование у тамариксов.

Тщательное изучение тамариксов в природе и гербарных материалов позволило выявить новые диагностические признаки и отбросить ранее используемые, оказавшиеся непригодными. Так, полностью пришлось отказаться от использования подпестичного диска, форма и размеры которого сильно варьируют (даже у одного индивида) и плохо просматриваются, цвета коры и др. Новые признаки, выявленные в результате исследования и предлагаемые для диагностики: размер пыльников (измеряется длина раскрытого пыльника в сухом виде); размер соцветия с учетом внутривидовой и сезонной изменчивости, и их расположение в кроне; форма венчика in vivo и ее изменение на засушенном материале; форма, размеры, окраска (и их изменение по ходу цветения) прицветников и листьев при основании простых кистей; абсолютная и относительная длина цветоножек.

На территории бывшего СССР произрастает 20 видов тамариксов (всего в мире, по моей оценке – 40–45, но не более 50 видов), распространенных, в основном, на Кавказе, в Средней Азии и Казахстане. В Нижнем Поволжье (Волгоградская и Астраханская области, Калмыкия) представлено 6 из них. Далее приводится ключ для определения тамариксов Нижнего Поволжья, составленный с учетом вышеизложенного, и их распространение в регионе.

TAMARIX L. – ГРЕБЕНЩИК

Цв. 4–5-членные, обоеполые, в простых и (или) сложных кистях или метелках; вн. 1–2,5 (редко до 4) мм дл., белые или розовые разной интенсивности (вплоть до малиновых); тч. – 4–5 по числу лп. (редко до 8–10), тч. нити несросшиеся, прикреплены к диску; пст. с 3–4 короткими стлб., коробочка 3–4-гранно пирамидальная, раскрывающаяся до основания 3–4 створками; с. эллиптические мелкие (около 0,5 мм дл.) с хохолком из длинных белых волосков на вершине с., закрученных в нижней своей части в ось. Кустарники или небольшие деревца с мелкими чешуевидными л.

1. Соцв. – простые и сложные (двойные) боковые кисти (или только простые или только сложные) на прошлогодних одревесневших ветвях, одиночные или пучками по 2–6. . . . . 2.
– Соцв. – верхушечные сложные кисти или метелки на молодых побегах текущего года и (или их нет) боковые, обычно более мелкие, сложные кисти или метелки, скученные в верхней части прошлогоднего побега. . . . . 5.
2. Цв. всегда 5-членные; вн. бубенчиковидный, вверху почти сомкнутый (но на гербарном материале часть вн. выглядит (широко) колокольчатыми, т.к. они деформируются), сохраняющийся при плодах; пльн. светлые, (0,4)0,45–0,6(0,7) мм дл.; зрелая коробочка менее 5 мм. . . . . 1. T. hohenackeri Bunge
– Цв. – 4-членные (только в сложных кистях наряду с 4-членными м.б. и 5-членные); вн. широкораскрытый, от шириококолокольчатого до блюдцевидного с отогнутыми назад лп., опадающий при плодах; зрелая коробочка равна или более 5 мм (очень редко менее). . . . . 3.
3. Соцв. – простые кисти, одиночные или (редко) по 2, крупные – (6)7–16(17) см. дл., одетые при основании плоскими, (продолговато)овальными л. 3–5 мм дл., зелеными с желтым пленчатым носиком. Цвтн. короткие 1–1,5 мм дл.; прцв. от продолговатых до лентовидных, (4)4,5–5,5 мм дл., превышают цвтн. и чшч., по отцветании отгибаются назад. Вн. белый или (редко) бледно-розовый; тч. 5–8, пльн. светлые, крупные (0,6)0,7–0,8(0,9) мм дл.; пст. 4 (редко 3), коробочка 4-гранная, раскрывается 4 створками. . . . . 2. T. octandra Bunge
– Соцв. – простые или (и) сложные кисти, одиночные или пучками по 2–3. Простые кисти (0,5)0,8–6(8) см. дл., одетые при основании продолговато-овальными, 1,5–2 мм дл. л., целиком или в верхней половине желтыми, пленчатыми, с размытым красным пятном или поперечным штрихом, (слегка)клювообразно изогнутыми. Цвтн. длинные, 1,5–4 мм дл., значительно (в 1,5–3 раза) превышают прцв. Вн. от светло- до темно-розового (редко белый); пльн. темно-бордовые (их цвет на гербарном материале обычно сохраняется), 0,45–0,75 мм дл.; пст. 3, коробочка раскрывается 3 створками . . . . . 4.
4. Соцв. – только простые, короткие кисти (0,5)0,8–2,5(3) см дл., обычно заканчивающиеся "веером" из 3–4 цв. Цвтн. длинные – уже при цветении (2)2,5–4 мм дл., в 2–3 раза длиннее прцв. Вн. широко раскрытый блюдцевидный, лп. обычно отогнуты назад; пльн. (0,4)0,45–0,55 мм дл.. . . . . 3. T. laxa Willd.
– Соцв. – простые или (и) сложные кисти. Простые кисти (1)1,5–6(8) см. дл., обычно заканчиваются одним цв. Цвтн. при цветении (1,2)1,5–2,5 мм дл., в 1,5–2 раза длиннее прцв. Вн. (широко)колокольчатый, лп. не отгибаются назад; пльн. 0,6–0,75(0,85) мм дл. Сложные кисти до 20 см дл., узкие; кроющие л. при основании простых кистей в них – плоские, (продолговато) овальные, зеленые с желтым пленчатым носиком 2,5–4 мм дл. Цв. 4–5-членные; прцв.(длинно)треугольные 1–2 мм дл., равны или короче цвтн.. . . . . 4. T. gracilis Willd.
5. Р. (молодые побеги, л., оси соцв., цвтн.) покрыты прямыми, плоскими, щетинистыми волосками разной дл., 0,05–0,2 мм . . . . . 5. T. hispida Willd.
– Р. голые. . . . . 6.
6. Цв. – 4–5-членные (чаще 5-членные). Вн. (широко) колокольчатый, при плодах опадающий; пльн. бордовые (но в гербарии довольно часто выцветающие) равны или более 0,5 мм. Коробочка 5–7 мм. . . . . .4. T. gracilis Willd.
– Цв. всегда 5-членные. Вн. in vivo рюмковидный или бубенчиковидный, при плодах сохраняющийся; пльн. светлые, менее 0,5 мм дл. Коробочка менее 5 мм дл. . . . . .7.
7. Вн. рюмковидный, узкий (на гербарном материале бóльшая часть вн. сохраняет форму, но некоторые, иногда и многие, деформируются до (узко)колокольчатых); пльн. (0,2)0,25–0,35(0,38) мм дл. Цвтн. очень короткие – при цветении менее 0,5 (обычно 0,3–0,4) мм дл., при плодах вытягиваются до 0,8 мм, у большинства цв. они изогнуты так, что цв. располагаются перпендикулярно оси кисти. Коробочка 2,7–3,5 мм дл.; число с. обычно менее 20 (11–18). . . . . .6. T. ramosissima Ledeb.
– Вн. бубенчиковидный (в гербарии часть вн. деформируются до (широко)колокольчатых); пльн. (0,35)0,38–0,45 мм дл. Цвтн. длиннее, чем у предыдущего вида, – при цветении (0,5)0,6–0,8(1,2) мм, при плодах вытягиваются до 1,6 мм. Коробочка 3,5–4 мм дл.; число с. обычно равно или более 20 (20–40). . . .1. T. hohenackeri Bunge

1. T. hohenackeri Bunge (T. angustifolia Ledeb., T. eversmanii Presl.) – Г. Гогенакера.

Крупный стройный кустарник до 5 м выс., с красноватой корой. Цветение растянуто: весной, в мае, начинает цвести простыми боковыми кистями, одиночными или (чаще) по 2–6 в пучке, на прошлогодних побегах; затем появляются сложные боковые кисти 2-го порядка (или на тех же побегах, только в нижней части или на других, тоже прошлогодних, побегах), реже они появляются одновременно с простыми кистями; затем, в июне–августе, на молодых побегах текущего года расцветают верхушечные кисти 2–3-го порядка (рис. 2).

По берегам рек и озер, солонцеватым степям и лугам. Редко. Волгоградская область (Сарепта, окрестности пос. Валуевка), Астраханская область (с. Досант, с. Три Протоки), Калмыкия (возвышенность Ергени).

2. T. octandra Bunge – Г. восьмитычинковый.

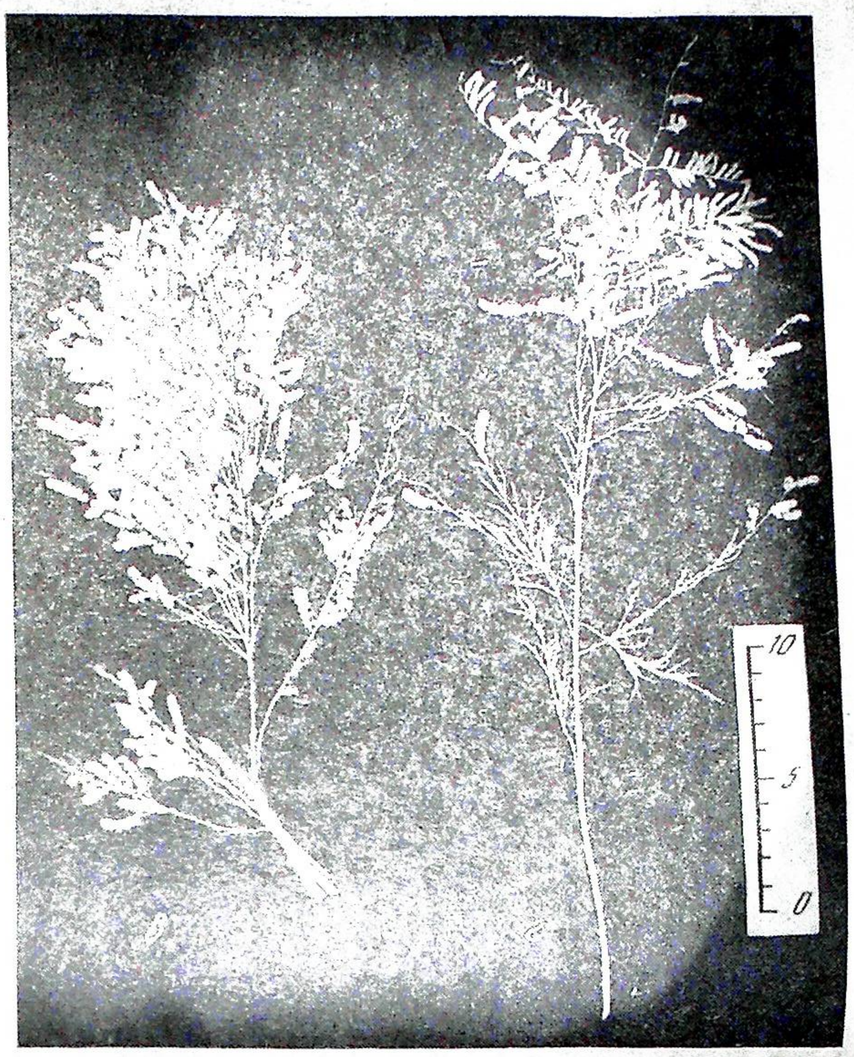


Рис. 2. Сезонная изменчивость соцветий T. hohenackeri

а – простые боковые кисти на прошлогоднем побеге, *б* – простые и сложные боковые кисти на прошлогоднем побеге, *в* – сложные боковые кисти на прошлогоднем побеге, *г* – сложная кисть на побеге текущего года, *д* – на одной ветви – простые и сложные боковые кисти, а на молодых побегах (закладываются ниже боковых кистей) формируются летние сложные кисти

Рис. 3

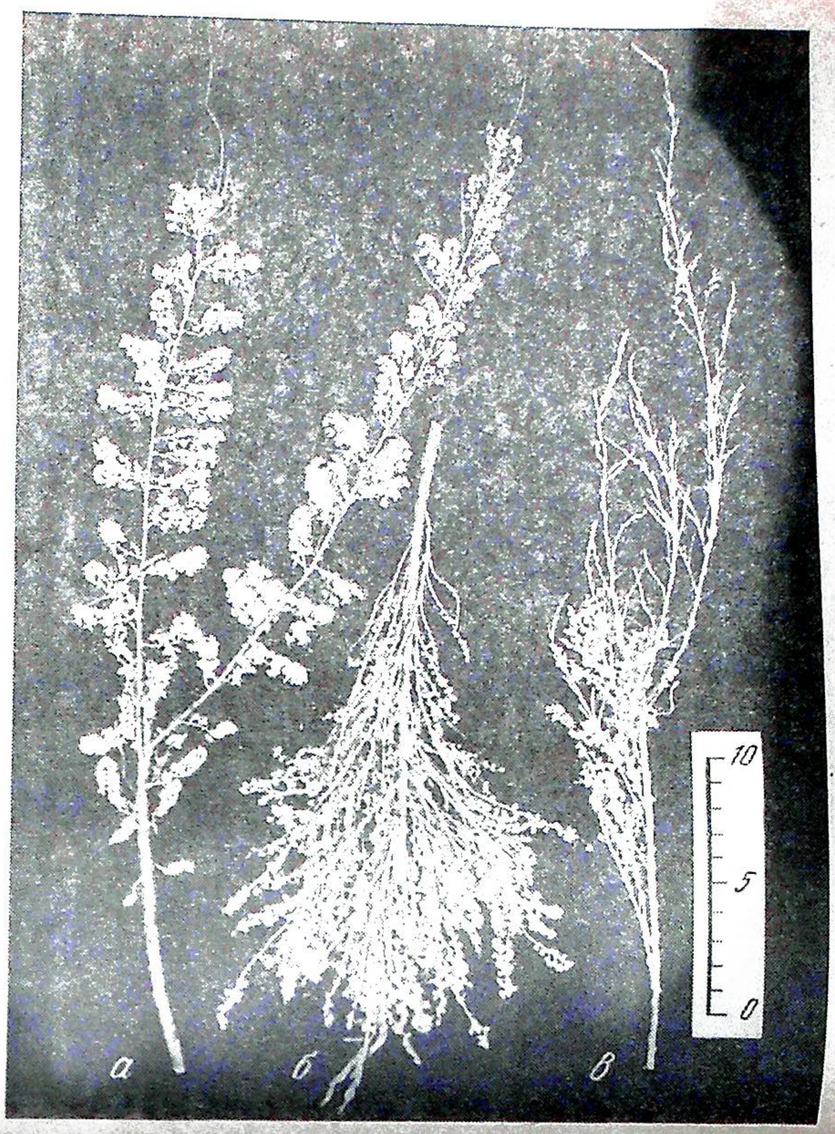


Рис. 4

Рис. 5

Рис. 3. T. octandra

Рис. 4. Сезонная изменчивость соцветий T. gracilis

а – простые боковые кисти на прошлогоднем побеге, *б* – сложные боковые кисти на прошлогоднем побеге, *в* – простые боковые кисти в нижней части прошлогоднего побега (отцветают и плодоносят), вверху побега развиваются летние сложные кисти

Рис. 5. T. ramosissima

Раскидистый кустарник до 3–4 м высотой, с серой корой, цветет в мае (обычно только весеннее цветение) (рис. 3).

Впервые приводится для европейской части: найдены единичные кусты в придорожных понижениях в окрестностях пос. Яшкуль, пос. Комсомольский (Калмыкия); на Бэровских буграх, близ дер. Курченко (Астраханская область). Основной ареал лежит южнее, его северная граница проходит, по-видимому, в Южной Калмыкии или Терско-Кумском междуречье (по крайней мере, южнее р. Терек, в районе пос. Бабаюрт – Аграханский п-ов – низовья р. Сулак, этот вид представлен очень обильно). К сожалению, установить точную границу ареала на сегодня не удалось, так как экспедиция ГБС мало работала в Южной Калмыкии.

Примечание. Два гербарных образца, хранящиеся в гербарии БИНа (LE), из Астраханской области (с. Зальяны, 1950 г.) и Калмыкии (по р. Кума) и определенные как T. meyeri, на основании чего T. meyeri приводится для Нижнего Поволжья и вообще для Европы [14, 15], в действительности являются T. octandra. Кроме того, наша экспедиция в мае 1993 г. не обнаружила T. octandra в окрестностях с. Зальяны.

3. T. laxa Willd. – Г. рыхлый.

Корявый низкий, до 2–2,5 м высотой, кустарник с сероватой корой. Цветет весной (один из самых раннецветущих тамариксов) короткими простыми боковыми кистями.

По берегам рек и озер, на солончаках, солонцеватых лугах, песках. Нередко во всех областях.

Примечание: Образует гибриды с T. gracilis (Калмыкия, оз. Аршань-Зельмень, Ергени).

4. T. gracilis Willd. (T. cupressiformis Ledeb., T. spiridonovii B. Fedtsch.) – Г. изящный.

Кустарник до 3–4 м высотой, довольно корявый, с серой корой. Цветение растянутое: весной, в мае, цветет простыми боковыми, затем сложными боковыми кистями (иногда они располагаются на одном побеге, иногда – на разных) на прошлогодних ветвях; летом на молодых побегах образуются верхушечные, обычно некрупные, сложные кисти. На боковых кистях преобладают 4-членные цв. (на простых кистях – только 4-членные цв.), на летних – 5-членные (рис. 4).

Распространение как у T. laxa. См. также примечание к T. laxa.

5. T. hispida Willd. – Г. щетинистый.

Кустарник до 4–5 м высотой, с красноватой корой. Цветет во второй половине лета верхушечными кистями или метелками на молодых побегах.

На солончаках, солонцах. Пока известен лишь из одного пункта – близ с. Джанкоевка Астраханской области. Возможно нахождение в других местах.

6. T. ramosissima Ledeb. (T. pentandra Pall., T. pallasii auct. non Desv. sensu DC.) – Г. многоветвистый.

Кустарник до 3–4 м высотой с красноватой корой. Начинает цвести в конце мая или начале июня сложными кистями, скученными в верхней части прошлогоднего побега (но их может и не быть), одновременно формируя летние соцветия на молодых побегах, и практически все лето цветет верхушечными, часто очень крупными (до 40–50 см, 3–4-го порядка ветвления) кистями или метелками (рис. 5).

По берегам рек и озер, солончакам, солонцам, бугристым пескам, песчаным косам. Часто по всем областям. Разводится.

Таким образом, в результате проведенных исследований пересмотрена систематика р. Tamarix, выявлены новые диагностические признаки и на их основе составлен ключ для определения тамариксов Нижнего Поволжья, а также уточнено их распространение в этом регионе.

Работа поддержана грантом РФФИ № 93-04-06762.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Минквиц З.А.* Растительность Кокандского уезда Ферганской области. Пг., 1917. 202 с. (Тр. почв.-ботан. экспедиций по исслед. колонизац. районов Азиат. России; Вып. 3, ч. 2. Ботанические исследования 1913 г.).
2. *Рафиков А.А., Тетюхин Г.Ф.* Снижение уровня Аральского моря и изменение природных условий низовьев Аму-Дарьи. Ташкент: ФАН, 1981. 200 с.
3. *Bunge A.* Tentamen Generis Tamaricum species. Dorpati, 1852. 82 p.
4. *Boissier E.* Flora orientalis. Basilae; Geneva. 1867. Vol. 1. 1017 p.
5. *Niedenzu F.* De genere Tamarice // Index Lectionum. Brunsbergae, 1895. P. 1–11.
6. *Willdenow C.L.* Beschreibung der Gattung Tamarix // Abh. Phys. Kl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin. (1812–1813). B., 1816. S. 76–86.
7. *Ledebour C.F.* Flora Rossica. Stuttgartiae, 1831. Vol. 2. pt 1. 462 p.
8. *Регель Р., Млокосевич Ю.* Gen. Tamarix L. // Материалы для Флоры Кавказа. Юрьев, 1909. Ч. 3, вып. 9. С. 85–111.
9. *Русанов Ф.Н.* Среднеазиатские тамариксы. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1949. 157 с.
10. *Горшкова С.Г.* Гребенщик – Tamarix L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 15. С. 290–321.
11. *Baum B.* The genus Tamarix. Ierusalem: Isr. Acad. sci. and human., 1978. 210 p.
12. *Qaiser M.* The genus Tamarix (Tamaricaceae) in Pakistan // Iranian J. Bot. 1983. Vol. 2, N 1. P. 21–68.
13. *Скворцов А.К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с.
14. Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. 356 с.
15. Flora Europaea. Cambridge: Univ. press, 1968. Vol. 2. 455 p.

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

SUMMARY

Rusanovich I.I. **Tamarisks of the Lover Volga Region**

A revision of the genus Tamarix based on many years field studies is presented. New diagnostic characters are revealed and employed to produce a key to the Tamarix species of the Lover Volga Region. Their distribution in this area is specified. A new record of Tamarix octandra for Europe is reported.

УДК 502.75:582

© Г.А. Полякова, Р.А. Ротов, А.Н. Швецов, В.М. Каплан, 1995

НАПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ СТАРЫХ УСАДЕБНЫХ ПАРКОВ, ПРОБЛЕМЫ ЕГО ОХРАНЫ И РЕСТАВРАЦИИ

Г.А. Полякова, Р.А. Ротов, А.Н. Швецов, В.М. Каплан

Информация о напочвенном покрове старых усадебных парков крайне ограничена и касается лишь газонных трав, но и эти сведения относятся к концу XIX–началу XX века [1, 2]. О видовом составе напочвенного покрова теневых парковых участков практически ничего неизвестно. И в настоящее время этому вопросу уделяется недостаточно внимания [3–6].

По нашему мнению, перед садоустроителями прошлого стояло две задачи. Первая – устройство и оформление открытых газонных пространств и регулярных частей парков. Вторая – оформление теневых участков парков, аллей и опушек. Проблема, видимо, состояла в следующем – создать красочные, устойчивые, невыносливые, с малыми затратами (в смысле трудоемкости) растительные группировки. Под последним мы понимаем главным образом возможность существования этих группировок без прополки и скашивания, которые в этих условиях просто неудобны.

Никакой информации по этому вопросу в литературе нам обнаружить не удалось. Более того, часть видов, о которых мы будем упоминать ниже, вообще не приводится

в доступной садоводческой литературе середины–конца XIX века, что, по нашему мнению, свидетельствует о большой давности использования этих видов.

Гербарных материалов сохранилось немного и они относятся главным образом к середине XIX века (и к более позднему периоду), когда эти растения были найдены одичавшими [7]. Поэтому главным критерием происхождения будет служить тот факт, что данные виды растений приурочены к паркам, имеющим возраст 150 лет и более.

Основой для данной статьи послужили материалы, полученные при обследовании почти 600 сохранившихся подмосковных усадеб и, частично, парков окрестностей Санкт-Петербурга и Тверской области.

На основании изучения современной флоры парков мы выявили целую группу видов, которые являются не случайными заносными растениями, а завезенными и разводимыми в прошлые времена специально.

Весь ассортимент парковых растений можно условно подразделить на несколько больших групп. Первая – растения, которые использовались преимущественно как почвопокровные для организации зеленого фона (не требующего косьбы, теневыносливого, устойчивого во времени). К ним относятся Poa chaixii, Luzula luzuloides, Euonymus nana. [8]. Вторая группа – растения наряду с образованием зеленого фона создавали сезонный красочный аспект: Vinca minor, Viola odorata, Myosotis sylvatica, Dianthus barbatus, Phyteuma spicatum. Третья группа – растения для групповых посадок, оформления аллей, опушек и т.д. (Clematis recta, Pyrethrum corymbosum, Aquilegia vulgaris, Lysimachia puncatata, Lilium martagon).

Некоторые виды могли использоваться в разных группах, например Phyteuma spicatum, Dianthus barbatus. Зачастую растения из разных групп культивировались вместе (Poa chaixii и Luzula luzuloides, Vinca minor и Lilium martagon).

Большинство перечисленных видов не местного происхождения, но имеется много растений, ареал которых захватывает Московскую область, поэтому определить их принадлежность в каждом случае достаточно трудно. Можно предположить, что это были культивары некоторых видов, о чем свидетельствуют отдельные факторы (цветовые вариации, махровость, наличие других отличительных признаков). К таким видам относятся Hepatica nobilis, Campanula latifolia, Anemone nemorosa, Poa nemoralis и др.

Несомненно, что сохранились те из растений, которые в условиях средней полосы России способны не только существовать без ухода, но и успешно размножаться (вегетативным или семенным путем) и расселяться. Довольно уязвимыми оказались малоподвижные и не способные к активному размножению виды (Epimedium alpinum).

В данный момент трудно установить, внедрялись ли местные виды (Poa nemoralis, Pulmonaria obscura, Anemone ranunculoides и др.) естественным путем, по мере развития насаждений или были посажены. Это связано с тем, что пейзажные парки создавались различными способами: путем реконструкции старых регулярных парков, на базе естественных лесных насаждений, путем посадки на открытых участках или их сочетанием. Таким образом, парк мог вобрать в себя газонную растительность регулярного парка, естественную лесную растительность либо весь воссоздаваться заново.

Все интродуценты, используемые для создания напочвенного покрова, представляют собой элементы специфической флоры парков, являющиеся своеобразными парковыми реликтами, которые требуют учета и сохранения при любых работах, проводимых в парках. Негативным примером пренебрежительного отношения к флоре парков может служить усадьба Архангельское, где в пейзажной ее части покров из Poa chaixii и Luzula lusuloides при реставрации заменен чахлым в условиях затенения и недолговечным газоном из луговых злаков.

В настоящее время во многих парках сложился напочвенный покров из местных лесных видов, таких как Galeobdolon luteum, Pulmonaria obscura, Asarum europaeum, Mercurialis perennis, Aegopodium podagraria, Anemone ranunculoides, Lathyrus vernus и других. Состав этих сообществ зависит от условий местопроизрастания и древесных по-

род эдификаторов. Такие сообщества устойчивы, достаточно красочны и нет никакой необходимости при реставрации парков заменять их на какой-либо другой, например лугово-газонный, как обычно практикуют наши реставраторы. Эти сообщества устойчивы к проникновению сорных растений в отличие от вновь созданных газонов, которые буквально на следующий год подвергаются внедрению сорно-рудеральных элементов, включая такие трудноискоренимые виды, как Taraxacum officinale, Urtica dioica. Молодой газон, как правило, остается без какого-либо ухода. В результате чего в лучшем случае через 10–15 лет восстановится покров, близкий к исходному, в худшем – долгие годы здесь будут господствовать сорняки. Капитальная реставрация требуется в том случае, когда покров состоит из сорно-рудеральных видов (Urtica dioica, Rumex obtusifolius Anthriscum sylvestris, Arctium tomentosum и др.) или же напочвенный покров полностью уничтожен либо вытоптан (тогда необходимо подсевать семена соответствующих видов растений).

Рекомендуемое в качестве меры ухода за парком скашивание травостоя неприемлемо к лесным видам растений, так как вредит растениям, и, кроме того, напочвенный покров после этой процедуры имеет крайне неопрятный вид. Нередко с помощью скашивания пытаются бороться со снытью. Например, в парке усадьбы Горки Ленинские в течение 7 лет регулярно косили сныть, но ожидаемого результата так и не удалось добиться.

Заметное участие в напочвенном покрове парков принадлежит натурализовавшимся интродуцентам.

Poa chaixii (мятлик Шэ) – это западноевропейское горное растение в наших условиях типично для усадеб, отмечено в наиболее старых парках, где нередко является доминантом. Встречается практически под всеми древесными породами, имеющимися в парках, особенно обильно в липовых, елово-липовых и березовых насаждениях. Этот мощный дерновинный зимнезеленый злак образует изумрудный покров в теневых участках парка, где другие почвопокровные злаки существовать практически не могут. Особо он ценен тем, что сразу после таяния снега образует в парке живой зеленый покров. К уходе не требователен, хорошо размножается и активно расселяется.

Luzula luzuloides (ожика беловатая) – это также западноевропейское растение, наряду с мятликом Шэ является характерным элементом травостоя старых усадебных парков. Отмечено под многими древесными породами, но наиболее часто под липами. Нередко встречается вместе с близким по экологии мятликом Шэ. Декоративно с конца весны до осени. Неплохо расселяется по территории парков.

Viola odorata (фиалка душистая) – северная граница природного ареала этого зимнезеленого розеточного растения проходит южнее Московской области. Довольно широко встречается в подмосковных усадьбах, преимущественно в липовых насаждениях. Нередко доминирует в густой тени парков, а иногда – на опушках. Декоративные качества определяются как зимнезелеными листьями, так и появляющимися весной темно-фиолетовыми цветками. Легко и активно размножается и расселяется.

Vinca minor (барвинок малый) – вид западных и юго-западных регионов Восточной Европы. Нередок в усадебных парках, где отмечен практически под всеми породами, но особенно часто под липами. Вечнозеленый с блестящими кожистыми листьями ползучий кустарничек образует в затененных участках парков сплошной красивый покров, по весне оживляемый лазурными цветками. Легко размножается вегетативным путем.

Euonymus nana (бересклет карликовый) – реликтовый вечнозеленый кустарник, встречается в России только на Северном Кавказе, занесен в "Красную книгу РСФСР" [9]. Очень редок в старинных усадебных парках [10]. Растения теневой ползучей формы роста, использовались, видимо, с той же целью, что и барвинок малый, а иногда и совместно с последним. Отмечен под липой, дубом и лиственницей, а также на альпийских горках. Размножается вегетативным путем.

Lilium martagon (лилия кудреватая) – встречается в южных и западных областях России. В парках наибольшего обилия достигает под липой и кленом остролистным. Прежде явно была распространена гораздо шире, но пострадала из-за своих декоративных качеств. Использовалась для создания отдельных групп в самых различных элементах паркового ландшафта, от клумб около дома до густых тенистых мест в парках. Размножается вегетативным (делением луковиц) и семенным путем. Изредка встречается белоцветковая форма.

Состав древесного яруса парковых насаждений в значительной степени определяет набор видов напочвенного покрова. Основной породой русских усадебных парков является липа мелколистная. Наиболее часто под ней доминируют виды, типичные для местных широколиственных лесов (Carex pilosa, Galeobdolon luteum, Aegopodium podagraria), содоминантами являются Pulmonaria obscura, Asarum europaeum, Anemone ranunculoides, Mercurialis perennis, а также Campanula latifolia.

Из интродуцентов наиболее обильны в липовых насаждениях Vinca minor, Viola odorata, Poa chaixii, Luzula luzuloides, Myosotis sylvatica, Dianthus barbatus. Некоторые из них отмечены лишь в нескольких парках, но при этом с довольно высоким обилием (Cicerbita macrophylla, Phyteuma spicatum, Lilium martagon). В единичных парках отмечены оригинальные сообщества с доминированием или высоким обилием Lysimachia punctata, Galanthus nivalis, Leucojum vernum, Telekia speciosa и культиваров некоторых видов (Hepatica nobilis, Anemone nemorosa, Campanula latifolia). Кроме чисто липовых насаждений, в парках часто встречаются смешанные сообщества с участием других широколиственных пород (Quercus robur , Acer platanoides, Ulmus laevis, Ulmus glabra, Tilia platyphyllos, Fraxinus excelsior) или чистые насаждения из одного из перечисленных видов. Напочвенный покров этих насаждений аналогичен описанному выше, но в ряде случаев имеются и некоторые различия. Например, в дубовых группах может наблюдаться доминирование Ranunculus cassubicus и Geum rivale.

Нередко в парках встречаются березовые насаждения, напочвенный покров которых имеет некоторые особенности, связанные с экологией этих участков. Кроме перечисленных выше растений, характерных для парков с широколиственными породами, велико участие луговых видов (Festuca rubra, Poa pratensis, Dactylis glomerata и т.д.) Из интродуцентов бывают обильны Poa chaixii и Luzula luzuloides, которые по уровню своей жизнеспособности, видимо, находятся в своем оптимуме (обильное цветение и плодоношение). Местами обильны также Vinca minor, Viola odorata, Dianthus barbatus.

Из темнохвойных пород наиболее часто встречаются ель обыкновенная и пихта сибирская. В этих насаждениях к типичной широколиственной свите добавляются такие виды, как Oxalis acetosella и папоротники, местами развивается покров из зеленых мхов. Из интродуцентов в пихтовых группах отмечены Poa chaixii и Myosotis sylvatica, а под елью также Vinca minor и Luzula luzuloides.

В лиственничных парковых насаждениях часто наблюдается доминирование Galeobdolon luteum с участием обыкновенных широколиственных спутников. Из интродуцентов изредка доминирует Vinca minor, встречаются Poa chaixii и Myosotis sylvatica.

В насаждениях сосны обыкновенной, кроме широколиственной свиты (Aegopodium podagraria, Galeobdolon luteum, Poa nemoralis), иногда доминируют Vaccinium myrtillus, Oxalis acetosella. Из интродуцентов довольно обильными могут быть Poa chaixii, Luzula luzuloides. Из тополей наиболее часто встречаются в парках Populus alba, P. suavealens, P. balsamifera. Под ними нередко доминируют представители широколиственной свиты (Aegopodium podagraria, Pulmonaria obscura, Galeobdolon luteum и др.), а в разреженных насаждениях велика роль луговых видов. Из интродуцентов изредка доминируют Poa chaixii, Vinca minor, Viola odorata.

Описанное выше относится к достаточно хорошо сохранившимся паркам. Состав нарушенного растительного покрова зависит от характера и степени антропогенного воздействия, здесь обычно доминируют луговые и сорно-рудеральные виды.

В декоративном, паркоустроительном отношении основными функциями напочвенного покрова, как было отмечено, является создание зеленого фона, а также сезонного красочного аспекта. По декоративности покрова растения можно разделить на следующие группы:

1) вечнозеленые (барвинок, бересклет карликовый);

2) зимнезеленые, создающие довольно густой покров в течение всего бесснежного периода (мятлик Шэ, фиалка душистая, осока волосистая);

3) зимнезеленые, не образующие сплошного покрова после таяния снега (ожика, зеленчук, кислица);

4) летнезеленые (сныть, колокольчики, пролесник, телекия и др.);

5) эфемероиды, аспектирующие только весной (ветреница, гусиные луки, хохлатки, подснежники, белоцветник).

По времени цветения, в свою очередь, растения напочвенного покрова могут быть подразделены на следующие группы:

1) цветущие ранней весной (ветреницы, гусиные луки, подснежник, белоцветник, чистяк, хохлатки, медуница, печеночница);

2) растения, цветущие в разгар весны (барвинок, фиалка душистая, зеленчук, сочевичник весенний, ландыш майский);

3) растения, цветущие летом (водосбор, гвоздика бородатая, колокольчики, кольник колосистый, астранция большая, незабудка лесная, лунник оживающий, телекия красивая).

В пейзажных парках средней полосы России напочвенный покров формируется, в основном, за счет видов широколиственных лесов. Доминирование конкретных видов растений в значительной степени зависит от породы-эдификатора древесного полога. В состав напочвенного яруса наряду с аборигенными видами входят с тем или иным обилием натурализовавшиеся растения, большинство из которых имеет более западное происхождение. В результате чего в парках исторически сформировались устойчивые сообщества, представленные как аборигенными, так и натурализовавшимися интродуцированными растениями.

Обычно применяемые методы реставрации пейзажных парков, включающие в себя полное уничтожение (сдирание) верхнего слоя почвы с напочвенным покровом, следует считать совершенно неприемлемыми. Эта порочная практика существует как в Санкт-Петербурге [11], так и в Московском регионе.

По нашему мнению, реставрационные работы в старинных парках должны предваряться тщательным ботаническим обследованием территории, включающим инвентаризацию флоры с картированием местонахождений редких и ценных видов (как аборигенных так и интродуцированных) и геоботаническим картированием с характеристикой степени нарушенности растительного покрова.

Если в результате обследования выявится, что напочвенный покров в парке находится в удовлетворительном состоянии, то его следует оставить без изменений. На нарушенных участках могут быть осуществлены те или иные мероприятия по восстановлению напочвенного покрова. В первую очередь следует снять антропогенную нагрузку, что в ряде случаев уже само по себе может привести к восстановлению естественного напочвенного покрова. Например, в густой тени липового парка вытоптанные участки зарастают Poa nemaralis (при наличии этих растений в окрестностях). Сильно нарушенные или вытоптанные участки могут быть перекопаны (взрыхлить только самый верхний слой почвы, без применения тяжелой техники). При необходимости может быть подсыпан питательный грунт, высеяны семена теневыносливых видов трав. Весьма трудоемки работы по искоренению некоторых сорняков, например Urtica dioica, требующие значительного ручного труда.

Реставрация, восстановление и поддержание старинных парков значительно осложняются тем, что отсутствуют специальные питомники как древесных, так и, особенно,

травянистых растений. Культивирование этих растений не представляет большой трудности. Источником исходного материала могут служить сами же парки.

Исходя из всего вышеизложенного, следует считать, что исторически сложившийся почвенный покров парков наряду с древесной растительностью является равноправным компонентом старинных усадеб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Гомилевский В.* Как устраивать газоны в цветниках, садах и парках. СПб.: Сойкин, 1912. 32 с.
2. *Смирновский А.А.* Грунтовое цветоводство. СПб.: Сойкин, 1912. 240 с.
3. *Нищенко А.А.* Сады и парки как объект геоботанического исследования // Вестн. ЛГУ. Биология. 1969. № 15, вып. 3. С. 54–62.
4. *Тамм Х.Э.* Анализ растительности парков Северной Эстонии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Таллинн. 1973. 29 с.
5. *Поташкин С.П.* Редкие виды деревьев, кустарников, напочвенного покрова старинных парков Калининской области // Доклады МОИП, 1985. М., 1987. С. 117–118.
6. *Полякова Г.А.* Флора и растительность старых парков Подмосковья. М.: Наука, 1992. 225 с.
7. *Кауфман Н.* Московская флора. М.: Глазунов, 1866. 708 с.
8. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.
9. Красная книга РСФСР: Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. С. 135–136.
10. *Макридин А.И., Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н.* О натурализации бересклета карликового в старинных парках средней России // Бюл. Гл. ботан. сада. 1993. Вып. 168. С. 26–29.
11. *Игнатьева М.Е.* Эколого-фитоценотические аспекты озеленения // Там же. 1991. Вып. 159. С. 29–32.

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

SUMMARY

Polyakova G.A., Rotov R.A., Shvetsov A.N., Kaplan B.M. **Ground cover in old estate park, preservation and reestablishment**

This paper presents original data on the species composition of the ground cover in old estate parks of Middle Russia. Classification of the species is given based on the functional properties of the plants. Some species are shown to be restricted to specific types of plant stands in the parks. Recomendations on the preservation, management and restoration of the ground cover in estate parks are suggested.

УДК 58.006(470.316)

© А.И. Макридин, Ю.Е. Беляева, 1995

СТАРИННЫЕ УСАДЕБНЫЕ ПАРКИ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ КАК РЕЗЕРВАТЫ ЦЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ ЭКЗОТОВ

А.И. Макридин, Ю.Е. Беляева

На протяжении многих лет сотрудниками отдела дендрологии Главного ботанического сада РАН ведется работа по изучению видового состава и состояния древесных растений в населенных пунктах и бывших усадьбах центральных областей России – Московской, Калужской, Тульской, Рязанской, Орловской [1–3]. В последние годы была обследована Ярославская область. Интерес ботаников к паркам и садам вызван в первую очередь тем, что в них можно найти такие старые деревья чужеземных пород, какие не встретишь и в коллекциях дендрариев. Ведь на рубеже XVIII–XIX вв., еще до создания сети ботанических садов и акклиматизационных станций, в России за короткое время возникли многочисленные сады и парки в усадьбах и поместьях, в которых наряду с местными породами деревьев и кустарников выращивали и иноземные, причем в наиболее богатых парках именно эти растения могли составлять основу [4]. Таким образом, благодаря старинным паркам мы имели

возможность увидеть результаты многолетнего интродукционного опыта. Находящиеся в парках старые плодоносящие деревья редких пород могут служить маточниками для более широкого использования этих растений в культурных насаждениях. Да и сами по себе древесные растения уникальных для данного вида размеров или возраста являются ценными ботаническими объектами и подлежат тщательному учету и охране.

Помимо чисто ботанической ценности, многие парки имеют историческую и культурную ценность. Такие памятники садово-паркового искусства и места, связанные с именами наших великих соотечественников, являются частью национального достояния России.

В большинстве современных краеведческих работ обычно упоминается лишь около десятка памятников усадебного строительства в Ярославской губернии. К тому же некоторые из них, особенно те, что располагались в Мологском уезде, безвозвратно затоплены водами Рыбинского водохранилища. Среди причин малочисленности богатых усадеб в Ярославской губернии называют удаленность от обеих столиц, угасание большинства исконных ярославских аристократических родов к середине XVIII в., когда начала складываться усадебная культура, бездорожье [5].

В Ярославской области нами было обследовано свыше полусотни усадебных парков, нахоящихся в разной степени сохранности, что существенно больше, чем в более южных областях центра России, за исключением Московской. Очевидно, именно бездорожье позволило сохраниться и до наших дней пусть заросшим и запущенным, но великолепным уголкам Ярославского края. Огромную помощь в поисках этих затерянных и забытых парков оказали нам сотрудники Ярославского отделения ВООП Т.П. Колпаков и А.В. Тетюшкина.

Большинство парков Ярославской области типичны для русской помещичьей усадьбы: неширокие липовые аллеи с тесно посаженными деревьями, отсутствие стриженых растений, возле главного усадебного дома – регулярная планировка парка, постепенно переходящего в пейзажный по мере удаления от дома [6].

Парки Ярославской области не богаты видами древесных: обычно мы отмечали в них около 20 видов, иногда до 27. В довольно плохо сохранившихся парках с. Нового, в деревнях Спас и Шишкино найдено менее 10 древесно-кустарниковых пород. Как правило, в парках встречались самые распространенные древесные растения, среди которых иноземные составляли меньше половины. Типичный видовой состав – это липа сердцевидная (Tilia cordata Mill.), береза поникшая (Betula pendula Roth), дуб черешчатый (Quercus robur L.), клен остролистный (Acer platanoides L.), ольха серая (Alnus incana (L.) Moench), черемуха обыкновенная (Padus racemosa (Lam.) Gilib.), рябина обыкновенная (Sorbus aucuparia L.), некоторые виды ивы, бузина обыкновенная (Sambucus racemosa L.), малина обыкновенная (Rubus idaeus L.) – из местных пород, а из интродуцированных – желтая акация (карагана) (Caragana arborescens Lam.), сирень обыкновенная (Syringa vulgaris L.), рябиновник рябинолистный (Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br.), некоторые виды тополя, ясень пенсильванский (Fraxinus pensylvanica Marsh.) различные виды спиреи.

Основу множества парков составляют местные виды деревьев, чаще всего липа. Остатки парков из липы сохранились в окрестностях сел Спасское, Костино, Микляиха, Ермаково, Артемьево, Елпатьево, Михайловское, в парке "Гора Пятница" в окрестностях с. Великого и во многих других местах.

В с. Климатино парк в основе своей тоже липовый, но в нем есть два участка со старыми чистыми насаждениями клена остролистного и ясеня обыкновенного. Гораздо реже встречались березовые парки, например, живописный парк в с. Красном, бывшей усадьбе помещицы Соболевой. Красивый парк усадьбы князей Куракиных в Андреевское–Мурзино состоит из рядовых посадок старых дубов и берез.

Редко какой из парков Ярославской области обходится без хвойных деревьев. Почти в каждом из них мы встречали местные виды – ель обыкновенную (Picea abies (L.) Karst.) и сосну обыкновенную (Pinus silvestris L.) Много парков и со старыми деревьями интродуцированных видов хвойных. Обычны отдельно стоящие крупные деревья лиственницы сибирской (Larix sibirica Ledeb.) (парки сел Тихвинское, Погорелово, Гагарино, Красное – дача проф. Феноменова, парк Скобыкино в черте современного Ярославля). Аллея лиственницы сибирской высажена в придорожной роще против парка с. Нескучное. Рядовая посадка огромных (высотой до 26 м и диаметром ствола на уровне груди свыше 80 см) лиственниц сохранилась в с. Апраксино. Другой вид лиственницы – лиственница европейская (Larix decidua Mill.) – был найден только в с. Загорье.

Относительно часто в парках встречаются и старые семеносящие деревья сибирского кедра (Pinus sibirica Du Tour). Они обнаружены, например, в парке с. Нескучное, в селах Богородское и Черемушки. Аллея старых кедров сохранилась в д. Раздумово, рядовые посадки есть в с. Петрино.

В ряде парков отмечена пихта сибирская (Abies sibirica Ledeb.) (сёла Петрино, Черемушки, Никольское-Нальяново, Владычное, Родичево, Емишево, пос. Красный Холм – здесь спускается к Волге длинная аллея из пихты сибирской), но в отличие от лиственницы и кедра пихта не везде образует шишки.

Иногда в парках находили и крайне редкие вообще для усадебных парков хвойные породы. Старый экземпляр ели колючей (Picea pungens Engelm.) обнаружен в парке бывшей земской больницы в с. Великом, а несколько деревьев ее голубой формы – в усадебном парке с. Озерки. Также североамериканская веймутова сосна (Pinus strobus L.) успешно произрастает в парке д. Воронино и в с. Владычном. Старые деревья туи западной росли в парке с. Озерки, в с. Сосновец и в пос. Красный Холм. Несмотря на возраст, а часто и отсутствие ухода, растения этих редких древесных пород чувствовали себя хорошо, образовывали шишки.

В с. Вощажниково, бывшей усадьбе Шереметьевых, расположен единственный парк, который сложен преимущественно хвойными деревьями. Он занимает площадь около 3,5 га. Его основу составляют лиственница сибирская и сосна обыкновенная, несколько меньше участие ели обыкновенной и пихты сибирской. В разных частях парка преобладают посадки одной–двух из этих пород. Деревья высажены по отдельности, группами, рядами, аллеями. Отмечено не менее чем по 100 экземпляров сосны, пихты, лиственницы. Эти старые деревья достигают высоты 22–29 м. Найдено нами здесь и дерево веймутовой сосны высотой около 22 м. К сожалению, за парком нет никакого ухода. Видны подсаженные ряды более молодых пихт, но естественному возобновлению хвойных мешают густые заросли сорных трав.

Если усадебных парков с экзотическими видами хвойных в Ярославской области довольно много, то старый парк с экзотическими лиственными деревьями и кустарниками, пожалуй, один. Это парк бывшей усадьбы "Красный Холм", заложенный садовником К.А. Ивакиным в 1874 г. С тех пор в нем сохранились прекрасно развитые деревья конского каштана обыкновенного (Aesculus hippocastanum L.), черемухи Маака (Padus maackii (Rupr.) Kom.), бархата амурского (Phellodendron amurense Rupr.), ореха маньчжурского (Juglans mandshurica Maxim.). Редко где еще в европейской части России можно найти столь старые посадки этих замечательных древесных пород. В парке нами обнаружен 41 вид древесно-кустарниковых растений. Он является наиболее богатым в видовом отношении из всех парков области. Однако следует учесть, что в настоящее время здесь располагается санаторий, работники которого подсаживают растения новых видов.

Безусловно, все деревья, как лиственные, так и хвойные, показавшие себя вполне устойчивыми на протяжении длительного времени в условиях Ярославской области, должны быть сохранены и использованы как ценные маточники для расширения видового состава насаждений в городах и поселках области.

Усадебные парки Ярославской области отличаются своими размерами: от очень небольших до занимающих площадь в несколько гектаров, порой 8–12 га. Небольшие по площади парки имели, как правило, регулярную планировку. Пейзажная часть практически сливалась с окружающей парк естественной лесной растительностью.

Тем более что зачастую эти парки располагались по берегам больших и малых рек. Таковы парки и в селах Новинское, Озерки, Емишево, Бектышево, парк в д. Кривец и другие.

Парки большего размера обычно не бывали полностью регулярными. Регулярным парк мог быть на въезде в усадьбу, по обеим сторонам дороги, ведущей к главному дому усадьбы, обязательно возле этого дома. На большей части остальной территории создавался пейзажный парк. Приведем несколько примеров очень красивых парков, обследованных нами в Ярославской области.

В Тутаевском районе находится парк бывшей усадьбы д. Василёво, или иначе называемый "Чистые Пруды". Он начал создаваться еще в XVIII в. и занимает площадь в 12 га. Парк заброшен, сильно зарос подростом древесных растений, крапивой, рябиновником и местами уже сливается с соседним лесом. В парке хорошо заметны остатки аллей и рядов огромных лиц, лиственниц, группы кедров и дубов. Сохранился каскад из восьми заросших прудов, разделенных дамбами. Есть пруды с островами. Старожилы вспоминают об усадьбе как о "райском уголке".

В с. Сосновец (Пошехонский район) расположен парк начала XIX в. Принадлежала усадьба помещику Лихачеву. Здесь сохранились аллеи, ряды, букетные посадки лип. Несмотря на то, что много деревьев было выпилено в войну, остались старые вязы, лиственницы, дубы, кедры, тополя. Диаметр ствола у пихт достигает полуметра. Пихты обильно возобновляются, парк буквально зарос молодым пихтовым подростом. В разных местах парка было выкопано шесть прудов. Видны остатки каналов с дамбами, островки на прудах.

Парк в с. Родичево (Угличский район) занимает площадь около 5 га. В центре парка – пруд, очень живописный, весь заросший ряской. Вокруг него сохранилось много старых деревьев. Хотя парк завален валежником, зарос крапивой, состояние растений в парке, как и в двух предыдущих, хорошее.

Все три парка находятся на землях местных колхозов и совхозов. За ними никто не ухаживает, но им посчастливилось уцелеть. Отчасти это объясняется и малолюдностью этих мест, и бездорожьем. Правда, за парком в Сосновце, как и за очень хорошим регулярным парком в Бектышево (Переславский район), по собственной инициативе присматривают местные жители.

Парк рубежа XVIII–XIX вв. бывшей усадьбы Свиньиных-Козловских находится в ведении племсовхоза-техникума "Успенская ферма" (Переславский район). Парк ухожен, в нем косится трава, убран подрост. В регулярной части парка сохранились не только старые деревья, но и посадки кустарников: типичные для усадеб бордюры и группа спиреи и сирени. Пейзажная часть парка завершается прудом с островом. Но впечатление от парка нарушает расположенная в партере спортплощадка.

Великолепен парк в д. Воронино (Ростовский район). В нем произрастает много старых деревьев, в том числе веймутовы сосны, огромные лиственницы сибирские, с диаметром ствола свыше 1 м. Еще бóльшие по размеру лиственницы мы видели только в Кривце: там сохранилась их рядовая посадка, в которой диаметр ствола у деревьев достигает 1,5 м. Парк д. Воронино также делится на регулярную и пейзажную части, в последней сохранилось три пруда. Парк находится в хорошем состоянии, он вычищен, деревья не суховершинят. Он принадлежит пионерлагерю Семибратовского завода газоочистительной аппаратуры. Это, с одной стороны, спасает парк, поддерживает его, но, с другой стороны, бессмысленное расположение в нем построек и агитационных щитов портит впечатление от парка, нарушает его гармонию.

Передача парков под начало различных ведомств не всегда способствует их сохранению. В одних случаях, особенно, если парк попадает в ведение системы здравоохранения или общества слепых, как в с. Введенское, не хватает сил и средств. В какой-то степени спасает положение то, что парки находятся под областной охраной. Хотя, по нашему мнению, не все парки, взятые под охрану, по-настоящему в ней нуждаются. Например, в действительности не сохранились охраняемые парки в с. Новом, в деревнях Спас и Шишкино. В парке с. Жолтино угадывается прежняя планировка, но место старых деревьев занял их густой разновозрастный подрост. Практически совсем новые парки возникли на месте прежних усадебных, сильно потесненных и порой искаженных до неузнаваемости, в райцентре Некрасовское (при детской областной противотуберкулезной больнице в бывшем Николо-Бабаевском монастыре), в д. Белкино, в пос. Константиновское и ряде других.

Встает вопрос о будущем старинных усадебных парков Ярославской области. Большинство из них сохранилось как свидетельство прошлого. Уцелевшие в парках старые деревья должны быть сохранены, а на место уже выпавших следует подсадить новые, но в полном соответствии с первоначальной планировкой. Кроме того, старые парки нуждаются в кошении, уборке подроста, чистке прудов, восстановлении сети дорожек, запрещении выпаса скота и проезда автотранспорта. Это большая, но посильная работа. Но вряд ли в ближайшем будущем можно ожидать подлинного возрождения парков. И дело не в деньгах. Усадебный парк – это часть усадьбы, то есть определенной традиции, укладка, культуры. Но прежних усадеб уже не существует. В наибольшей степени ощущение усадьбы сохраняется там, где парк существует при усадьбе – мемориальном музее, как в пос. Карабиха, или в совершенно заброшенных заросших, но и мало пострадавших от людей парках, расположенных далеко от проезжих дорог и производственных построек.

Подлинное возрождение парков возможно лишь с возрождением всего комплекса усадьбы. Как косвенное отражение этого процесса и подтверждение его – история монастырских садов, полностью погибших вместе с разорением и упразднением монастырей. А ведь именно монахам, сажавшим монастырские сады и роли, обязаны мы первыми опытами по разведению древесных пород на Среднерусской равнине, начавшимися еще в XVI столетии. В Ярославской губернии было много древних монастырей. В большинстве из них от старых монастырских садов мало что осталось: в Николо-Улеймском монастыре – несколько старых лип; в Борисоглебском – лиственниц; в Новоалексеевском просматриваются прежняя планировка и группы лип, липовая аллея, огибающая пруд; в Никитском – въездная аллея из старых лип и такая же аллея вдоль стены; в Федоровском монастыре Переславля-Залесского – единичные старые лиственницы и в Горицком – ель колючая. На кладбище церкви Михаила Архангела бывшего Михайло-Архангельского монастыря уцелели единичные старые туи западные. Поэтому совершенно исключительным является сохранение в саду Толгского монастыря 34 старых кедров. В 1988 г. монастырь был возвращен церкви. Сейчас вместе с обителью возрождается и сад. Подсажено 160 молодых кедров, другие деревья и кустарники, восстанавливается аллея из ясеня пенсильванского и сосны обыкновенной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Древесные растения парков Подмосковья. М.: Наука, 1979. 236 с.
2. *Якушина Э.И., Макридин А.И., Беляева Ю.Е.* Древесные растения парков Тульской области // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 159. С. 8–16.
3. *Макридин А.И., Беляева Ю.Е.* Ценные древесные растения в усадебных парках Орловской области // Там же. 1991. Вып. 160. С. 10–16.
4. *Гурский А.В.* Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 302 с.
5. *Борисов Н.С.* Окрестности Ярославля. М.: Искусство, 1984. 160 с.
6. *Лихачев Д.С.* Поэзия садов. СПб.: Наука, 1991. 371 с.

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

SUMMARY

Makridin A.I., Belyaeva Y.E. **Old estate parks of the Yaroslavl Province as reservations of valuable woody exotics**

The results of expeditions in 1989–1990 are represented. More than 50 old estate parks were inspected and well preserved old trees of coniferous and deciduous species were discovered in some of them. The data about the locations, dimensions, vegetative and generative development of the exotics are cited. The problems of the trees preservation and the park restoration are discussed.

УДК 631.529: 581.48: 582.736

© Т.А. Сендзюк, В.А. Духарев, 1995

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА В ИНТРОДУКЦИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ CYTISUS RUTHENICUS И C. AGGREGATUS

Т.А. Сендзюк, В.А. Духарев

Растения, интродуцированные в ботанические сады и дендрарии под влиянием изоляции, новых климатических условий и других факторов, формируют интродукционные популяции. Их строение и состав определяются направлением и интенсивностью отбора, а в случае появления мутации и мутационным давлением [1, 2]. Изоляция интродукционных популяций, малая численность особей, условия нового местообитания оказывают влияние на рост и развитие интродуцированных растений и их потомства.

И.И. Шмальгаузен [3] отмечал, что при быстром изменении условий внешней среды огромное значение имеет резерв внутривидовой изменчивости, составляющийся путем постепенного накопления мутаций среди особей популяции.

Фактор изоляции играет значительную роль в возникновении изменчивости. С.С. Четвериков [4] писал, что "вид ... внутри себя представляет неограниченное разнообразие генотипических комбинаций, и каждая изоляция сразу создает в нем условия, исключительно благоприятные для проявления наследственных изменений, либо уже существовавших внутри вида до наступления изоляции ..., либо возникших в нем уже после обособления отдельных, не скрещивающихся между собой колоний" (с. 191).

При изоляции группы особей от основной массы вида дифференциация начинается почти автоматически "хотя бы потому, что в обособившейся группе почистой случайности окажутся не все те гены, которые имеются в исходной популяции" [5, с. 47]. В результате может сформироваться популяция, несколько отличная от природной, так как в ней интенсивно возрастает концентрация изолированных генов [5, 6]. Наличие достаточного диапазона изменчивости может служить показателем успешности интродукции [7]. В результате изменчивости и отбора при семенном разножении интродуцентов могут появиться особи, наиболее приспособленные к данным климатическим условиям.

Хотя теоретически правильно интродуцировать растения в количестве, достаточном для сохранения генетической изменчивости, опыт интродукции показывает, что на дальние расстояния переносятся малочисленные образцы семян или единичные особи. В результате, в экспозициях ботанических садов выращиваются небольшие куртины из 3–5–7 особей. Очень редко выращивается более 10 растений одного вида и они используются как маточники при сборе семян для размножения и расширения интродукционного опыта.

Целью данной работы является сравнительный анализ интродуцированных растений двух видов Cytisus различных поколений. В анализе использованы интродукционные популяции с небольшим числом особей, чтобы более объективно выявить сдвиги в изменчивости некоторых морфологических признаков и полиморфизм ферментных белков в изолированных группах растений.

Объектами изучения явились интродукционные популяции Cytisus ruthenicus Fisch. и C. aggregatus Shur., находящиеся в дендрарии Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. В популяции C. ruthenicus имеются две группы растений различного происхождения: пять растений (возраст 40 лет) интродуцированы из Горноалтайска и два растения (возраст 31 год) – из Барнаула, а также их семенное потомство – пять растений репродукции ГБС (возраст 15 лет). В популяции C. aggregatus имеются два матринских растения (возраст 28 лет), интродуцированные из ЦРБС (Киев), и три растения репродукции ГБС, возраст 8 лет. Для сравнения были использованы сеянцы, полученные от интродуцированных растений и их семенного потомства, что схематично показано в следующем виде:

$$P \dashrightarrow F_1^1$$
$$\downarrow$$
$$F_1 \dashrightarrow F_2,$$

где P – интродуцированные особи, т.е. растения, выращенные из горноалтайских, барнаульских и киевских семян; F_1 – взрослое семенное потомство от P (репродукция ГБС); F_1^1 и F_2 – сеянцы, выращенные из семян, полученных от P и F_1 соответственно.

Для выращивания сеянцев с каждого растения отдельно были собраны семена. Из них для посева отобраны семена по 50–100 шт., повторность трех–пятикратная. Семена были высеяны в питомнике Ботанического сада Марийского политехнического института (г. Иошкар-Ола) по семьям. Каждая семья является потомством одного растения и состоит из сеянцев – полусибсов, так как ракитники – перекрестноопыляющиеся виды. Так называемый метод полусибсов используется для изучения изменчивости в природных популяциях, а также при интродукции [8, 9, 10].

В конце июля у всех сеянцев были замерены высота, диаметр стволика и подсчитано число листьев.

По полученным данным сделан расчет статистических показателей [11, 12]. Поскольку два образца C. ruthenicus различного происхождения произрастают в непосредственной близости, можно предположить, что при формировании генотипов поколений F_1^1 и F_2 произошло смешение аллелей особей барнаульского и горноалтайского происхождения. Поэтому статистическая обработка была проведена для всей популяции в целом. Для C. ruthenicus рассчитаны междусемейные и средние внутрисемейные коэффициенты вариации, а для C. aggregatus только внутрисемейные из-за малого числа семей.

Для популяции C. aggregatus, как состоящей из минимально возможного числа особей, была проведена оценка некоторых биометрических показателей листьев и семян непосредственно материнских особей (P) и их уже плодоносящего потомства (F_1).

Биохимический анализ ферментных белков проводили по методике В.А. Духарева [13] следующим образом. Листья отделяли от ветки и переносили в охлажденную ступку. Добавляли примерно равное количество промытого кислотой и дистиллированной водой и высушенного кварцевого песка. Сначала добавляли небольшое количество экстрагирующего буфера, затем столько, сколько нужно, чтобы растереть листья в мелко гомогенизированную массу. Гомогенат переносили в центрифужную

Таблица 1

Характеристика сеянцев C. ruthenicus и C. aggregatus

Показатель	Поколение	Статистический показатель			
		M	m	Vмс*	Vbc**
C. ruthenicus (n = 20)					
Высота сеянца, см	F_1^1	8,20	0,56	16,64	54,40
	F_2	7,66	1,34	35,06	46,00
Диаметр стволика, мм	F_1^1	1,16	0,06	11,98	45,35
	F_2	1,00	0,13	26,81	28,75
Число листьев, шт.	F_1^1	6,29	0,36	14,13	48,05
	F_2	5,35	0,86	29,80	36,00
C. aggregatus (n = 30)					
Высота сеянца, см	F_1^1	8,61	0,29	–	46,00
	F_2	8,70	0,48	–	27,67
Диаметр стволика, мм	F_1^1	1,07	0,03	–	37,50
	F_2	1,06	0,05	–	34,67
Число листьев, шт.	F_1^1	7,20	0,24	–	46,50
	F_2	6,60	0,35	–	39,67

* (мс) междусемейный коэффициент вариации; ** (вс) внутрисемейный коэффициент вариации.

пробирку и ступку обмывали небольшими порциями буфера. Общее количество буфера берется не более чем в десятикратном количестве по сравнению с навеской. Далее экстракт центрифугировали в течение 15–20 мин при 8–10 тыс q в центрифуге с охлаждением. Надосадочную жидкость сливали в центрифужные пробирки с делениями и перед самым электрофорезом разбавляли в 1,5–2 раза 60%-ным раствором сахарозы (ч.д.а.), слегка подкрашенным индикатором бромфеноловым синим.

Экстрагирующий буфер готовили следующим образом. К буферу Трис – HCl, (pH 8,0) – 100 мл добавляли аскорбиновую кислоту (0,1056 г), цистеин (0,1054 г), сахарозу (17,12 г), Твин – 80 (1,0 мл). Экстрагирующий буфер хранили (не более недели) при температуре 0 +5°.

Электрофорез проводили в 7,5%-ном акриламидном геле (ПААГ). Электрофорез длится 45–60 мин и заканчивается, когда полоса краски бромфенолового синего достигает края геля. Гелевый блок помещали в буфер, в котором шло окрашивание в течение 5–10 мин. Затем буфер осторожно сливали и заливали гель буфером, содержащим субстрат и краску, и помещали в термостат на время, указанное в методике окрашивания.

Для непосредственного сравнения признаков материнских растений C. aggregatus и потомства с каждой особи осенью 1989 г. собирали семена по 30 шт. в пяти повторностях, а листья по 15–20 шт. в трех повторностях. Каждое семя взвешивали на аналитических весах. Провели рентгенографический анализ семян, разделили их по классам развития и рассчитали жизнеспособность [14]. По полученным данным сделан расчет статистических параметров для каждого растения и для каждого поколения [12, 15].

Таблица 2

Электрофоретическая активность ферментов у Cytisus

Фермент	Подвижность изоферментов, отн. ед.	F_1^1		F_2		Фермент	Подвижность изоферментов, отн. ед.	F_1^1		F_2	
		n*	частота	n	частота			n*	частота	n	частота
		C. ruthenicus						C. aggregatus			
GDH	1	12	0,21	21	0,46	GDH	1	21	1,00	31	0,91
	12	10	0,18	13	0,28		12	–	–	3	0,09
	2	3	0,05	2	0,04						r=95,49
	15	9	0,16	1	0,02	MDH	245	9	0,43	20	0,59
	5	21	0,38	9	0,20		134	4	0,19	12	0,35
	3	1	0,02	–	–		234	7	0,33	–	–
					r=91,57		14	1	0,05	–	–
MDH	145	27	0,48	28	0,61		125	–	–	1	0,03
	134	5	0,09	5	0,11		2134	–	–	1	0,03
	135	19	0,34	11	0,24						r=76,14
	15	3	0,05	1	0,02	LAP	2	21	1,00	34	1,00
	13	1	0,02	–	–	GOT	124	21	1,00	34	1,00
	14	1	0,02	1	0,02	GDH	12 134	–	–	2	0,06
					r=97,89		12 245	–	–	1	0,03
LAP	14	9	0,16	22	0,48	+	1 245	9	0,43	19	0,56
	24	4	0,07	3	0,06		1 134	4	0,19	10	0,29
	1	9	0,16	–	–	MDH	1 2134	–	–	1	0,03
	2	9	0,16	11	0,24		1 125	–	–	1	0,03
	13	–	0,39	10	0,22		1 14	1	0,05	–	–
	3	3	0,05	–	–		1 234	7	0,33	–	–
					r=82,26						r=72,61
GOT	124	50	0,89	44	0,96						
	23	1	0,02	–	–						
	134	3	0,05	1	0,02						
	13	1	0,02	–	–						
	14	1	0,02	1	0,02						
					r=97,80						

*n – число сеянцев, имеющих данную комбинацию изоферментов.

У обоих видов ракитника средние значения показателей высоты сеянцев, диаметра стволика и числа листьев, как правило, выше в поколении F_1^1 (табл. 1). В интродукционной популяции C. ruthenicus по этим показателям наблюдается увеличение междусемейной изменчивости во втором поколении более чем в два раза. Внутрисемейные коэффициенты вариации у изученных видов незначительно выше в поколении F_1^1 по сравнению с F_2. У C. ruthenicus уровень междусемейной изменчивости ниже, чем внутрисемейной.

Биохимический полиморфизм ферментных белков у C. ruthenicus и C. aggregatus определяли в целях выяснения механизма генетической приспособляемости растений, происходящей при смене поколений.

Изучали электрофоретическую изменчивость малатдегидрогеназы (MDH), лейцинаминопептидазы (LAP), глутаматдегидрогеназы (GDH), глутаматоксалаттрансаминазы (GOT). Цифрами 1, 2... обозначали изоферменты с разной электрофоретической активностью. Наиболее быстро мигрирующий изофермент (белок) обозначен цифрой 1.

По всем четырем исследуемым ферментам обнаружен полиморфизм (табл. 2). Наиболее полиморфный фермент у обоих видов – MDH, который представлен четырьмя изоферментами, дающими шесть разных комбинаций.

Наименее полиморфным оказался фермент GOT, у которого один из аллелей является преобладающим (90% у C. ruthenicus и 100% у C. aggregatus).

LAP у C. aggregatus мономорфен и представлен одним изоферментом, в то время как у C. ruthenicus этот фермент высокополиморфен. У него обнаружено четыре изофермента, которые дают шесть комбинаций.

Сравнительный анализ общего числа изоферментов выявил различия между F_1^1 и F_2, которые особенно характерны для C. ruthenicus: в F_1^1 – 23 комбинации изоферментов, в F_2 – 17, у C. aggregatus – 11 и 12 соответственно.

У C. ruthenicus по трем ферментам (GDH, MDH, LAP) в поколении F_2 по отношению к F_1^1 происходит перераспределение иерархии частот комбинаций изоферментов. Так, в поколении F_1^1 растения, несущие изофермент (фермента GDH) с низкой электрофоретической подвижностью (5), имели частоту 0,38, а в поколении F_2 только 0,20. В то же время численность растений, имеющих наиболее быстро мигрирующий изофермент (1) в поколении F_2, возросла более чем в два раза по сравнению с поколением F_1^1.

По ферменту LAP частота комбинаций изофермента 14 возросла от 0,16 в F_1^1 до 0,48 в F_2. Изофермента 1, частота которого в F_1^1 составляет 0,16, в поколении F_2 нет. Значительно снизилась частота комбинации изоферментов 13 (от 0,39 до 0,22).

Частота комбинации 135 фермента MDH снижается с 0,34 до 0,24, а частота комбинации 145 возрастает с 0,48 до 0,60 в поколении F_2. Очевидно, что это изменение частот растений, несущих данные комбинации изоферментов, связано с их различной адаптативной ценностью. Особенно наглядно это проявляется, когда мы рассматриваем комбинации по двум и более ферментам.

Например, одновременно были рассмотрены комбинации изоферментов MDH и GDH. Растения с изоферментами 1(MDH)+234(GDH) в F_1^1 имели частоту 0,33, а в F_2 отсутствовали (табл. 2). Это говорит о роли межаллельных взаимодействий [16].

У растений C. ruthenicus в F_2 по всем ферментам увеличивается роль одной изоферментной комбинации, в то время как в F_1^1 на приблизительно одинаковых частотах имеется несколько комбинаций изоферментов. Например, у GDH в F_1^1 изофермент 1 имеет частоту 0,21; 12 – 0,18; 5 – 0,38; 15 – 0,16. В поколении F_2 частота изофермента 1 увеличивается до 0,46, а комбинации изоферментов 12 до 0,28. Частота изофермента 5 снижается до 0,20, а 15 до 0,02. Отмеченная закономерность проявляется менее отчетливо у ракитника скрученного. Вероятно, это связано с тем, что общий уровень полиморфизма у этого вида ниже, чем у ракитника русского.

Для сравнения двух поколений были рассчитаны показатели сходства r [17]. Оценивая сходство между F_1^1 и F_2 на основе уровня полиморфизма отдельных ферментов установлено, что наиболее близкие значения получены у C. ruthenicus по TDH, GOT и GDH. Фермент LAP дал наименее близкие значения (табл. 2).

Таблица 3

Метамерная и групповая изменчивости в интродукционной популяции C. aggregatus

Показатель	Материнские растения (Р)			Потомство (F_1)		
	Коэффициент изменчивости		% метамерной изменчивости от групповой	Коэффициент изменчивости		% метамерной изменчивости от групповой
	групповой	метамерной		групповой	метамерной	
Длина листа	24,3	2,4	10,2	14,7	2,1	14,7
Ширина листа	25,6	0,9	3,6	13,6	0,8	6,3
Отношение длины листа к ширине	4,7	3,2	67,1	6,1	4,0	63,9
Длина черешка	16,5	1,4	8,4	33,7	1,6	4,7
Масса одного семени	19,9	8,4	42,3	24,3	8,9	37,0
Средний класс семян	3,5	3,3	95,0	1,9	1,5	83,1

У C. aggregatus наименьшее значение получено для MDH (r = 0,76). По-видимому, это говорит о различиях в механизмах отбора и приспособленности у изучаемых видов.

Данные по сравнению биометрических показателей листа и качеству семян непосредственно материнских растений и взрослого потомства в популяции C. aggregatus показывают, что растения местной репродукции имеют меньшую массу семян по сравнению с материнскими, а также отличаются по размерам и форме листовой пластинки. Коэффициент изменчивости массы семян, длины черешка листа, отношения длины листа к ширине в дочернем поколении выше, чем у материнских растений (табл. 3). Однако делать окончательные выводы о степени различий материнских особей и потомства в одном поколении, безусловно, преждевременно. Результаты анализа имеют лишь методическое значение. Показателем степени генетического разнообразия популяции является соотношение изменчивости популяционной и метамерной. Сравнение коэффициентов изменчивости внутри особи (метамерная изменчивость) и между особями (групповая изменчивость) показывает, что в обоих вариантах групповая изменчивость признаков превышает метамерную. Для более наглядного сравнения изменчивости рассчитаны проценты метамерной изменчивости от групповой. По большинству изученных признаков в дочернем поколении процент метамерной изменчивости меньше, чем у материнских растений. Это означает, что в дочернем поколении признаки более стабильны, менее подвержены влиянию окружающей среды.

Длина и ширина листа материнских растений имеют повышенный уровень изменчивости, а у дочерних растений – средний уровень [18, 19]. Масса семян и длина черешка листа у материнских растений имеют средний, а у их потомства – повышенный и высокий уровни изменчивости. В обоих поколениях отношение длины листа к ширине и средний класс развития семян имеют очень низкий уровень изменчивости.

ВЫВОДЫ

1. В интродукционной популяции C. ruthenicus отмечено значительное увеличение междусемейной изменчивости по ряду биометрических показателей во втором поколении (F_2), что свидетельствует о формировании генотипов, лучше адаптированных к новым условиям среды.

2. Внутрисемейные коэффициенты вариации у обоих изученных видов в поколении F_1^1 превышают аналогичные показатели в поколении F_2.

3. У C. ruthenicus уровень междусемейной изменчивости ниже, чем внутрисемейной.

4. Уровень полиморфизма ферментных белков у C. ruthenicus выше, чем у C. aggregatus. У первого вида все четыре фермента полиморфны, в то время как у второго полиморфны только два фермента (GDH и MDH).

5. Наибольшие различия между поколениями обнаружены у C. ruthenicus по LAP, а у C. aggregatus по MDH, что может говорить о несовпадении адаптационных механизмов.

6. Число изоферментных комбинаций у растений F_2 ниже, чем в F_1^1.

7. Во втором поколении малочисленной интродукционной популяции C. aggregatus изученные биометрические показатели более устойчивы, чем у материнских особей.

Полученные результаты относятся только к данным объектам, эксперимент имеет в большей степени методическое значение, и выводы пока не могут претендовать на широкие обобщения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Некрасов В.И.* Некоторые теоретические вопросы формирования интродукционных популяций лесных древесных пород // Лесоведение. 1971. № 5. С. 26–31.
2. *Некрасов В.И.* Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М.: Наука, 1980. 100 с.
3. *Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
4. *Четвериков С.С.* Проблемы общей биологии и генетики. Новосибирск: Наука, 1983. 273 с.
5. *Мюнтцинг А.* Генетика. М.: Изд-во иностр. лит., 1967. 610 с.
6. *Дубинин Н.П.* Основы генетики популяций // Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 221–265.
7. *Скворцов А.К.* Внутривидовая изменчивость и новые подходы к интродукции растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1986. Вып. 140. С. 18–25.
8. *Петров С.А., Драгавцев В.А.* Методика изучения генетической изменчивости популяций древесных растений // Лесоведение. 1969. № 5. С. 84–92.
9. *Роне В.М.* Характеристика внутрипопуляционной изменчивости признаков в потомстве ели обыкновенной // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974. С. 131–137.
10. *Ксембаев А.Р.* Интродукция популяций липы мелколистной и анализ генетических параметров у полусибсов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1984. 19 с.
11. *Рокицкий П.Ф.* Биологическая статистика. Минск: Вышэйш. шк., 1967. 326 с.
12. *Зайцев Г.Н.* Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 256 с.
13. *Духарев В.А.* Различие в фенотипической и генетической структуре болотного и суходольного насаждений // Особенности формирования популяций сосны обыкновенной. М.: Наука, 1984. С. 117–120.
14. *Смирнова Н.Г.* Рентгенографическое изучение семян лиственных древесных пород. М.: Наука, 1978. 140 с.
15. *Фишер Р.А.* Статистические методы для исследователей. М.: Наука, 1973. 256 с.
16. *Животовский Л.А.* Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 81 с.
17. *Животовский Л.А.* Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
18. *Мамаев С.А.* О закономерностях внутривидовой изменчивости древесных растений // Теоретические особенности внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974. С. 3–12.
19. *Мамаев С.А.* Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивости растений. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975. С. 3–14.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва
Институт лесоведения РАН, Успенское, Московская обл.

SUMMARY

Sendsyuk T.A., Duharev V.A. **Comparative studies of polymorphism in introduced populations of Cytisus ruthenicus and C. aggregatus**

Comparative study of two species of Cytisus with respect to polymorphism was conducted on the introduction populations of the MBG. Evaluation of biometric and biochemical parameters of leaves, seed and protein revealed high metameric variation of parental plants incontract to there pregeny, that is characteristics of the filial generation are most able.

© Г.Л. Залукаева, 1995

УДК 581.43/44:582.594.2

ВОЗРАСТНАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КОРНЕЙ ЭПИФИТНЫХ ОРХИДНЫХ

Г.Л. Залукаева

Одним из наиболее важных приспособлений к эпифитному образу жизни А.А. Федоров [1], R.L. Dressler [2] и др. считают строение корней орхидных. R.W. Richards [3] предполагает, что многослойный эпидермис, покрывающий корни наземных орхидей оказался эволюционно исключительно полезным – именно он позволил орхидеям стать эпифитами, преобразовавшись в веламен – особую ткань, предохраняющую корни от пересыхания и механических повреждений и запасающую воду и минеральные вещества [4]. Многообразие функций корней орхидных (прикрепление к субстрату, фотосинтез, поглощение и сохранение воды и минеральных солей и т.д.), часто взаимоисключающих друг друга, предполагает наличие механизма быстрой адаптации корневой системы к изменениям условий окружающей среды, который выработался в процессе эволюции и как специальное приспособление для произрастания орхидей в различных экологических условиях.

В культуре присущее эпифитным орхидеям симбиотическое развитие проростков сменяется развитием на искусственных питательных средах, т.е. в асимбиотических условиях. В связи с этим морфогенез корневой системы эпифитной орхидеи включает в себя образование корневой системы сеянца, адаптированной к асептическим лабораторным условиям, и формирование корней генеративно зрелых растений после высадки в оранжерею. Такая агротехника может быть успешно осуществлена лишь при условии знания деталей морфогенеза орхидеи и, в частности, мало изученных особенностей формирования их корневой системы. В соответствии с этим настоящее исследование имело целью изучить морфогенез и степень ее изменчивости в оранжерейной культуре на примере четырех видов.

Работу проводили в отделе тропических и субтропических растений ГБС РАН. Объектами исследований являлись Dendrobium kingianum Bidw., D. unicum Seidenfaden, Paphiopedilum insigne Pfitz., Pleione formosana Hay.

В онтогенезе этих орхидей изучали два периода – виргинильный (проросток, ювенильное, имматурное и виргинильное возрастные состояния) и генеративный (генеративно зрелое возрастное состояние), согласно методике Т.А. Работнова [5].

Срезы свежих тканей корней делали с помощью замораживающего микротома с термоохлаждающим столиком ТОС-2. Толщина срезов 100–150 мкм в зависимости от возраста корня. Микротомные срезы окрашивали раствором метиленового синего в лактофеноле и заключали в 50%-ный раствор глицерина на предметном стекле.

Анатомические исследования проводили с помощью светового микроскопа Ампливаль с микрофотографическим устройством. Строение эпивеламена корней изучали с помощью растрового электронного микроскопа JEOL U3 после фиксации кусочков корней в жидком азоте, высушивания и напыления золотом.

Строение корней ювенильных побегов и побегов второго порядка ветвления изучали на примере корней, выросших внутри агаризованных питательных сред в асимбиотических условиях. Срезы делали сразу же после изъятия сеянцев из флаконов. Строение корней имматурных побегов изучали на примере корней, выросших внутри субстрата из сфагнового мха.

Особенности строения воздушных и субстратных корней орхидей в генеративном периоде изучали на поперечных срезах, сравнительные анатомические исследования сопровождались количественным анализом основных анатомических элементов кор-

Таблица 1

Число слоев веламена (В) и коровой паренхимы (КП) у корней на разных стадиях онтогенеза у орхидных

Возрастное состояние	Порядок ветвления побега	Dendrobium kingianum		Dendrobium unicum		Paphiopedilum insigne		Pleione formosana	
		В	КП	В	КП	В	КП	В	КП
Ювенильное	1	1	2	2	4	2	6	2	1
	1	2	4	–	–	4	8	–	–
Имматурное	2	2	4	2	4	–	–	2	4
	3	2	6	2	4	–	–	–	–
	4	2	6	3	5	–	–	–	–
Виргинильное*	?	5	6	5	6	–	–	2	7
Генеративное*	?	5	6	5	6	5	12	2	7

*Порядок ветвления определить трудно.

ня – веламена, экзодермы, коровой паренхимы, эндодермы и центрального цилиндра. Для сравнения у 20 опытных растений каждого вида отбирали по пять воздушных и пять субстратных отрезков корней длиной 1 см. Во всех вариантах опыта делали по 200 поперечных срезов, по которым определяли процентное соотношение основных анатомических элементов. Достоверность различия в соотношении основных анатомических элементов в корнях определяли с помощью МОР-Videoplan с использованием однофакторного дисперсионного анализа. По полученным фотографиям поперечных срезов определяли: площадь корня по внешнему слою веламена, коровой паренхимы по внешним клеточным стенкам экзодермы и внутренним клеточным стенкам эндодермы, площадь центрального цилиндра по внутренним клеточным стенкам эндодермы.

У воздушных и субстратных корней Dendrobium kingianum сравнивали строение веламена, коровой паренхимы, центрального цилиндра. За основное число слоев веламена принимали максимальное число слоев, образующихся при высокой влажности воздуха (относительная влажность воздуха более 70%), считая и эпивеламен, поскольку у корней, растущих в менее благоприятных условиях, верхний слой может стать незаметным на срезе. Несмотря на определение веламена как ткани, состоящей из мертвых клеток [6], в современной литературе эпидермальный покров корней и наземных и эпифитных орхидей называется веламеном независимо от того, содержат его клетки протопласты или нет. В нашей работе мы также условно называем эпидермальный покров корней, состоящий из живых или мертвых клеток, веламеном.

Онтогенетические преобразования в анатомии корней орхидных исследованы слабо, хотя изучение закономерности в строении и формировании корневых систем искусственно выращиваемых видов и гибридов орхидей – важная практическая задача. Современная методика семенного размножения орхидей предполагает, что часть своего развития сеянцы проходят в асептических условиях, успешное выращивание зависит от степени сформированности корневой системы к моменту перевода сеянцев из стерильных условий в оранжерейную культуру.

Для тропических орхидных характерно моноподиальное и симподиальное ветвление побегов, что отражается и на строении корневых систем. Корневая система моноподиальной орхидеи состоит из придаточных корней, поочередно образующихся по всей длине побега. Симподиальные побеги связаны между собой базальными частями,

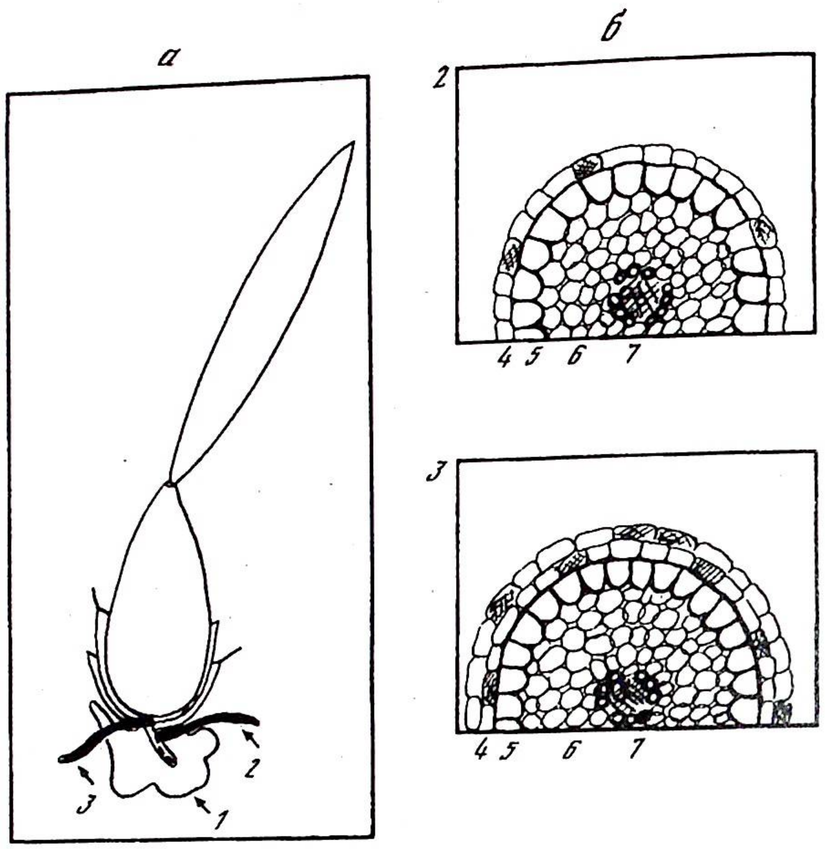


Рис. 1. Структура ювенильного побега (*а*) и строение корней (*б*) Dendrobium kingianum

1 – протокорм, *2* – первый придаточный корень, развивающийся из примордиев меристематического тяжа протокорма; *3* – придаточный корень, развивающийся на корневищном участке ювенильного побега, *4* – веламен, *5* – экзодерма, *6* – коровая паренхима, *7* – центральный цилиндр

образуя одну составную ось – симподиум, обладающую теоретически неограниченным ростом вследствие периодического возобновления элементарных побегов с ограниченным ростом. Базальная часть каждого из них несет свои собственные придаточные корни, которые составляют корневую систему симподиальной орхидеи.

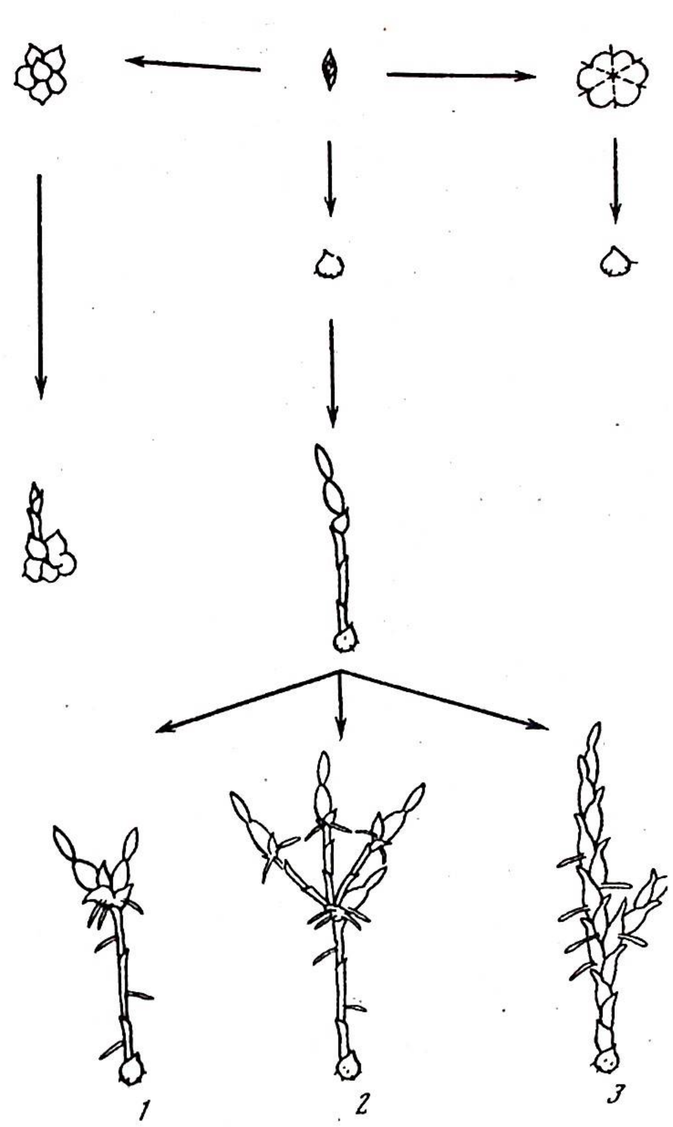
Было установлено, что характер возрастной изменчивости корней симподиальных эпифитных тропических орхидей специфичен для каждого вида (табл. 1).

Dendrobium kingianum. Первые придаточные корни ювенильного побега закладываются эндогенно в верхней трети прокамбиального тяжа протокорма и прорастают наружу сквозь его тело. К моменту образования псевдобульбы ювенильного побега из меристоматических примордиев в районе прокамбиального тяжа развивается до трех корней, имеющих однослойный веламен и двуслойную коровую паренхиму и один–четыре придаточных корня на корневищном участке побега с двуслойным веламеном и четырехслойной коровой паренхимой (рис. 1). Формирование ювенильного побега и его корневой системы заканчивается приблизительно через 8 мес после посева.

Через 30–40 дней после начала внепочечного развития имматурного побега (побега второго порядка) в его базальной части на втором и третьем междоузлиях начинают развиваться придаточные корни с двуслойным веламеном и четырехслойной коровой паренхимой. В процессе становления корневой системы имматурного побега (побега второго порядка) корни ювенильного побега отмирают, однако протокорм остается живым еще некоторое время после высадки сформированного сеянца в оранжерейные условия. Корни имматурных побегов третьего и четвертого порядков характеризуются увеличением объема коровой паренхимы и имеют двуслойный веламен и

Рис. 2. Варианты развития сеянцев Dendrobium unicum на ранних стадиях морфогенеза

1 – основной путь морфогенеза, *2* – образование нескольких побегов второго порядка, *3* – аномальная структура ювенильного побега



шестислойную коровую паренхиму. Корневая система каждого из этих побегов состоит из шести–девяти корней, достигающих 4–8 см в длину. Побег пятого порядка является уже побегом виргинильного возрастного состояния, состав его листовой серии близок к составу листовой серии генеративно зрелого растения (кроме числа нормальных зеленых листьев), а корни имеют пятислойный веламен и шестислойную коровую паренхиму, их строение соответствует строению корней генеративно зрелых растений. Генеративному возрастному состоянию соответствуют побеги седьмого и более высоких порядков ветвления.

Dendrobium unicum. Корневая система ювенильного побега состоит из одного–трех придаточных корней, последовательно появляющихся на корневищном участке одного–трех междоузлий и четырех–шести корней, развивающихся на четвертом слегка укороченном междоузлии основания псевдобульбы.

Дальнейшее развитие сеянцев может проходить по трем направлениям.

Наиболее часто побег второго порядка образуется из почки, расположенной в пазухе четвертого влагалищного листа ювениального побега после окончательного формирования его корневой системы, как было показано выше. Третье и четвертое укороченные междоузлия в основании побега второго порядка несут корни, достигающие 1,5–2 см в длину (обычно их восемь–десять) и имеющие двуслойный веламен и четырехслойную коровую паренхиму (рис. 2).

Значительно реже вместо укороченных междоузлий в основании имматурного побега (второго порядка) образуются удлиненные корневищные междоузлия. Такие структуры могут способствовать освоению новых участков субстрата. Иногда ювенильный побег дает начало двум–пяти подобным структурам, увеличивая тем самым коэффициент вегетативного размножения сеянцев уже на ранних этапах развития. Корни, появляющиеся на третьем и четвертом междоузлиях, имеют такое же строение, как и у сеянцев, развивающихся по основному пути морфогенеза.

У сеянцев D. unicum, которым свойственно симподиальное ветвление, иногда можно наблюдать аномальное развитие, при котором у ювенильного побега первоначально

корневая система не развивается, а идет последовательное заложение и развитие листьев с утолщенными влагалищами и на каждом метамере последовательно образуется по одному придаточному корню. Иногда такой аномальный побег ветвится, давая боковые побеги второго порядка и напоминая в целом растение с "моноподиальным" типом ветвления. Однако мы согласны с Е.С. Смирновой [7], что нецелесообразно использовать термины "моноподиальный" или "симподиальный" при описании ювенильного возрастного состояния растений, когда способ ветвления еще окончательно не выражен. Как правило, после развития 7–10 листьев начинается отмирание протокорма и идет некроз нижней части побега, вместе с тем аномальный побег может существовать продолжительное время в условиях асептической культуры, постоянно нарастая своей верхушечной частью.

Подобные нежизнеспособные особи D. unicum напоминают гиперморфы, описанные у гибридных Cymbidium [8], однако в отличие от них гиперморфные сеянцы D. unicum не образуют в конце концов симподиальной системы побегов, а просто отмирают.

Наблюдения показали, что у сеянцев D. unicum с аномальной структурой не развивается характерная для данного вида корневая система и метаморфоза не происходит.

Метаморфоз в онтогенезе D. unicum заканчивается образованием корневой системы побега второго порядка, протокорм отмирает приблизительно через год после посева. К этому времени сеянцы готовы к высадке в оранжерею на не стерильные субстраты и состоят из ювенильного побега и имматурного побега (второго порядка), их корни имеют одинаковое строение – двуслойный веламен и четырехслойную коровую паренхиму.

Имматурный побег третьего порядка, сформированный уже в условиях оранжереи, в октябре–декабре сбрасывает листья и вступает в период покоя, характерный для генеративно зрелых растений. Его корневая система состоит из восьми–десяти придаточных корней, развивающихся на укороченных метамерах корневища, которые имеют такое же строение, как и корни побега второго порядка.

Имматурный побег четвертого порядка начинает развиваться в марте следующего года, его корни характеризуются трехслойным веламеном и пятислойной коровой паренхимой.

В фазу виргинильного возрастного состояния вступает побег пятого порядка, он характеризуется пятислойным веламеном и шестислойной коровой паренхимой. Сеянец впервые зацветает в фазе развития побегов шестого или седьмого порядков.

Paphiopedilum insigne. Первый корень ювенильного побега закладывается эндогенно в верхнем конце прокамбиального тяжа протокорма и появляется, как правило, из нижнего края выемки семядолеподобного органа. Этот первый придаточный корень ювенильного побега имеет двуслойный веламен (верхний слой несет корневые волоски) и шестислойную коровую паренхиму. Первый придаточный корень сеянца никогда не достигает более 1 см в длину.

Корни, развивающиеся в основании ювенильного побега P. insigne на единственном удлиненном междоузлии между первыми и вторыми листьями, появляются после развития трех–пяти листьев. Их строение отличается от строения первого придаточного корня, дифференцированного непосредственно из прокамбильного тяжа. Эти корни (обычно их три–пять) имеют четырехслойный веламен и восьмислойную коровую паренхиму. Паренхимные клетки корней ювенильного побега содержат хлоропласты. J. Stewart, J. Button [9], которые занимались микроклональным размножением P. insigne, отмечают, что строение корней молодых растений-регенерантов отличается от строения корней взрослых растений, в частности, соотношением разных тканей корня на поперечном срезе (у молодых растений ткани коровой паренхимы занимают большую площадь).

Pleione formosana. Развитие сеянцев происходит очень медленно, формирование первого листа ювенильного побега начинается спустя 100–120 дней после посева из листовых примордиев прокамбиального тяжа протокорма, затем в продолжение 25–30 дней появляются последовательно еще три листа. Через 250 дней после посева начинается формирование псевдобульбы и единственного придаточного корня ювенильного побега. Корень закладывается эндогенно в теле протокорма и имеет двуслойный веламен (верхний слой несет корневые волоски) и однослойную коровую паренхиму. Длина первого корня, как правило, не превышает 5 мм.

Внепочечное развитие имматурного побега (второго порядка) начинается после периода покоя ювенильного побега, через 14–15 мес после посева. Корни имматурного побега имеют двуслойный веламен и четырехслойную коровую паренхиму.

Такое же строение придаточных корней сеянцев, как и корней генеративных растений, указывает на то, что сеянцы вступили в виргинильное возрастное состояние. Сеянцы Dendrobium kingianum, например, вступают в виргинильное возрастное состояние в фазе побега пятого порядка ветвления, строение корней этого побега соответствует строению корней генеративного побега, они имеют пятислойный веламен и шестислойную коровую паренхиму.

Дальнейшие исследования показали, что корни (или участки корней), растущие вне субстрата и внутри него, имеют существенные структурные различия.

Согласно нашим наблюдениям, структурные изменения субстратных корней по сравнению с воздушными, затрагивают большинство тканей корня, однако наиболее существенные изменения происходят в веламене и коровой паренхиме (табл. 2). Так, например, разницу слоев веламена у воздушных и субстратных корней можно наблюдать уже на ранних стадиях развития Dendrobium kingianum. Воздушные корни у сеянцев в фазе развития побега третьего порядка имеют однослойный веламен, в то время как корни, развивающиеся внутри агаризованного субстрата, имеют двуслойный веламен, причем верхний слой (эпивеламен) несет корневые волоски.

Успешное выращивание сеянцев зависит и от степени сформированности корневой системы в момент перевода из асептической культуры в оранжерейные условия. Так, степень приживаемости сеянцев Dendrobium kingianum на субстрате из сфагнового мха у имматурных побегов с хорошо развитой корневой системой была на 70% выше, чем у имматурных побегов с одним–тремя корнями.

Вопросы экологической дифференциации корней тропических и субтропических орхидей изучены так же недостаточно, как и вопросы их возрастной дифференциации. Структурные изменения в виргинильном периоде носят ярко выраженный характер.

Кладогенные корни Dendrobium kingianum закладываются во время внутрипочечного развития в тканях второго и третьего метамеров будущего побега. Когда внепочечное развитие побегов приходится на май–июнь, зачатки корней появляются в первых числах мая, а при развитии побегов в июне–июле – в первых числах июля.

Корни достигают в диаметре 1,2–1,8 мм, покрыты многослойным веламеном белого цвета, который слегка темнеет, впитывая воду. Апексы воздушных корней зеленого цвета. Корневые волоски не развиваются ни у воздушных, ни у субстратных корней, даже в условиях высокой (более 70%) относительной влажности воздуха. Воздушные корни не дают боковых корней, однако в случае удаления апекса корня наблюдается развитие замещающего корня из находящихся выше места поранения не разрушенных тканей перицикла. Субстратные корни образуют боковые корни первого и второго порядков.

Активный рост воздушных и субстратных корней длится с июня до первой половины февраля, в мае начинают развиваться молодые корни побега следующего порядка ветвления. Корни D. kingianum остаются живыми в течение полутора–двух лет.

Таблица 2

Соотношение (%) основных анатомических элементов у воздушных (В) и субстратных корней орхидей (С) в генеративном периоде

Анатомический элемент		Dendrobium kingianum		Dendrobium unicum		Paphiopedilum insigne		Pleione formosana	
Веламен	В	51,0	0,4	53,0	0,3	43,1	0,1	33,7	0,5
	С	60,7	0,2	59,5	0,3	60,0	0,2	40,6	0,5
Экзодерма	В	15,4	0,3	11,1	0,2	7,0	0,4	11,5	0,1
	С	11,9	0,7	9,2	0,2	6,3	0,3	9,4	0,4
Коровая паренхима	В	20,0	0,3	23,3	0,6	42,5	0,2	31,1	0,6
	С	17,9	0,7	21,2	0,2	27,2	1,0	28,2	0,4
Эндодерма	В	6,0	0,3	5,0	0,2	2,1	0,5	8,2	0,2
	С	3,8	0,3	4,1	0,1	2,0	0,6	12,5	0,2
Ксилема	В	1,1	0,2	1,1	0,1	0,4	0,1	1,0	0,1
	С	0,9	0,2	0,9	0,1	0,2	0,1	0,7	0,2
Флоэма	В	1,1	0,2	1,1	0,1	0,4	0,1	1,0	0,1
	С	0,9	0,2	0,9	0,1	0,2	0,1	0,7	0,2
Сердцевина	В	3,3	0,4	3,7	0,2	2,9	0,2	11,5	0,4
	С	1,5	0,5	0,9	0,3	1,2	0,2	5,7	0,3

Веламен воздушных корней состоит из пяти слоев мертвых клеток, постепенно увеличивающихся в радиальном направлении. У субстратных корней клетки двух наружных слоев веламена вытянуты в радиальном направлении и на поперечных срезах выглядят крупнее клеток внутренних слоев веламена.

Гипертрофированные клетки в коровой паренхиме воздушных корней отсутствуют. У субстратных корней третий и четвертый слои коровой паренхимы (считая от экзодермы) состоят из клеток, в два–три раза превышающих субэпидермальные клетки на поперечном срезе.

Клетки эндодермы воздушных корней имеют утолщенные клеточные стенки, в то время как экзодерма субстратных корней состоит из тонкостенных клеток.

Клетки коровой паренхимы воздушных корней содержат хлоропласты, а в клетках коровой паренхимы субстратных корней найдены эндомикоризные грибы и рафиды.

Толщина веламена у воздушных и субстратных корней почти одинакова (табл. 3), основные различия касаются наружных слоев клеток. Так, у воздушных корней наружные клеточные стенки эпивеламена уплотнены, клетки слоя эпивеламена являются самыми крупными, размер клеток остальных слоев веламена уменьшается по направлению к центру корня.

Общей закономерностью для корней всех исследованных видов орхидей является увеличение площади центрального цилиндра у воздушных корней по сравнению с субстратными.

На основании изучения четырех видов эпифитных орхидей выявлены два типа дифференциации и специализации их корней – возрастная и экологическая. Возрастная дифференциация корней присуща представителям всех исследованных видов и характеризуется постепенным увеличением числа слоев клеток веламена и коровой паренхимы у отдельных побегов последовательных порядков в ювенильном и имматурном возрастных состояниях. Начиная с виргинильного возрастного состояния, число слоев клеток веламена и коровой паренхимы в корнях детерминировано. Экологическая дифференциация и специализация кор-

Таблица 3

Соотношение площади тканей воздушных и субстратных корней Dendrobium kingianum на поперечных срезах (мм)

Корень	Площадь					
	веламена		коровой паренхимы		центрального цилиндра	
Воздушный	7,88	0,12	3,35	0,46	1,54	0,17
Субстратный	7,12	0,16	5,17	0,25	0,85	0,14

ней присуща эпифитным орхидеям в виргинильном и генеративном периодах. Воздушные и субстратные корни различаются соотношением таких гистологических элементов, как веламен, коровая паренхима, центральный цилиндр. Общей закономерностью для корней всех исследованных видов орхидей является увеличение площади центрального цилиндра у воздушных корней по сравнению с субстратными. Для коровой паренхимы субстратных корней некоторых видов описаны гипертрофированные клетки, играющие особую роль при эндомикоризном инфицировании.

Изучая особенности корнеобразования в онтогенезе орхидных, нельзя не сказать о протокорме – особом округлом теле, образующемся на начальной стадии внесеменного развития и выполняющем функцию запасания воды и питательных веществ [10]. Морфологические черты протокорма орхидных, по мнению M.A. Clements [11], могут рассматриваться как эквивалентные гипокотилю других покрытосеменных, хотя Т.Б. Батыгина и Е.В. Андронова [12] считают орхидеи бессемядольными растениями. Заложение листовых и корневых примордиев, развитие проводящей системы происходит из вторичных меристематических зон, находящихся внутри тела протокорма, в итоге формируется ювенильный побег. В процессе развития ювенильного побега из протокорма происходит смена монополярной организации протокорма проростком с биполярной структурой при одновременной замене гетеротрофного способа питания на автотрофный. Это позволило рассматривать начальную стадию побегообразования в онтогенезе орхидных как метаморфоз [13]. Э.С. Терехин и З.И. Никитичева [14] выделяют следующие этапы в развитии проростка орхидей: 1) монополярное развитие протокорма из апикального полюса зародыша; 2) становление биполярной структуры проростка путем дифференциации листовых примордиев из вторичных меристематических зон, заложение проводящей системы и придаточных корней; 3) отмирание выполнившего свою функцию протокорма в процессе развития придаточных корней. Таким образом, метаморфоз в онтогенезе орхидных заканчивается после формирования корневой системы сеянцев.

Проблема морфологической идентификации протокорма уже неоднократно обсуждалась в литературе. Терминологические разночтения встречаются, в основном, при описании двух листоподобных органов, которые возникают в терминальной зоне протокорма. Одни исследователи [15] считают первый листоподобный орган семядолей, а второй – листом, другие рассматривают оба листоподобных органа как две семядоли [14], или как два настоящих листа [16], или как два листоподобных органа [17].

Основным аргументом в пользу отсутствия семядоли у орхидных выдвигают тот факт, что семядоля не закладывается в процессе внутрисеменного развития зародыша, который остается недифференцированным на органы [12]. Однако известно, что у некоторых орхидей семядоля существует. Впервые зародыши с зачатками семядоли были описаны у Sobralia macrantha Lindl. [18] и Bletilla hyacinthiana Rchb.f. [19]. Впоследствии семядоли были найдены у зародышей Bletilla striata Rchb.f. [20], Dendrobium sp. [21], Epidendrum vitellinum Lindl. [15].

Возможно, что у видов с недифференцированным зародышем образование зачатка семядоли приходится на внесеменную стадию развития, а апекс протокорма, преобразующийся в первый листоподобный орган, можно рассматривать как гомолог семядоли. В таком понимании основное тело протокорма эквивалентно гипокотилю других покрытосемянных.

Как было отмечено выше, корни ювенильных побегов характеризуются, как правило, двуслойным веламеном. Вместе с тем было выявлено, что анатомическое строение корней, закладывающихся в теле протокорма, может отличаться от строения последующих корней сеянца. У Dendrobium kingianum, например, первый корень, образующийся в верхней части прокамбиального тяжа протокорма, имеет однослойный веламен и двуслойную коровую паренхиму, а последующие корни этого же побега, образующиеся на его междоузлиях, имеют двуслойный веламен и четырехслойную коровую паренхиму. У Paphiopedilum insigne первый корень, образующийся из меристематических примордиев прокамбиального тяжа протокорма, имеет двуслойный веламен и шестислойную коровую паренхиму, а последующие кладогенные корни ювенильного побега имеют четырехслойный веламен и восьмислойную коровую паренхиму. Возможно, анатомические особенности заложенных в протокорме корней ювенильных побегов говорят об их особом месте в структуре корневой системы и они являются зародышевыми корнями, развитие которых переместилось во внесеменную стадию развития (по аналогии с семядолей).

Вопросы экологической дифференциации корней тропических и субтропических орхидей изучены так же недостаточно, как и вопросы их возрастной дифференциации. Эволюция и функционирование некоторых тканей корней представителей этого экологически чрезвычайно пластичного семейства тоже мало изучены и полученные данные носят противоречивый характер [22].

Многими авторами показано, что особенности воздушных корней эпифитных орхидей связаны, прежде всего, с веламеном и экзодермой [4, 23]. Однако до сих пор не существует однозначной оценки свойств и функций этих важнейших тканей воздушного корня. Экспериментальная работа, проведенная в этом направлении с помощью метода меченых атомов [24–26], носит противоречивый характер. Вопрос – пропускают ли веламен и экзодерма воздушных корней эпифитных орхидей воду и растворенные в ней соли внутрь коровой паренхимы – является центральным вопросом этих исследований.

Всего с помощью меток растворами радиоактивных солей фосфора и тритиевой воды было испытано 20 видов эпифитных орхидей. Через веламен и экзодерму радиоактивные вещества не проникали в клетки коровой паренхимы воздушных корней у девяти испытанных видов, пропускали тритиевую воду веламен и экзодерма 11 испытанных видов. Следует отметить, что в работе J. Capesius, W. Barthlott [26] подтверждено наблюдение A. Dycus, J. Knudson [4] о том, что у одного и того же вида воздушные корни имеют веламен и экзодерму, сквозь которые вода не проникает в коровую паренхиму, а корни, выросшие внутри субстрата, способны впитывать воду всей поверхностью (на примере Vanilla planifolia Andrews).

Результаты приведенных выше исследований согласуются с нашими данными об экологической дифференциации корней эпифитных орхидей. Безусловно, изменение анатомического строения воздушных корней и корней, выросших внутри субстрата, и изменение их физиологических функций взаимосвязаны. Если субстратные корни активно поглощают воду и растворенные в ней минеральные соли, то у воздушных корней веламен и экзодерма служат для механической защиты и предохранения тканей коровой паренхимы от потери воды. Необходимы дальнейшие исследования для того, чтобы окончательно разобраться в особенностях функционирования воздушных и субстратных корней эпифитных орхидей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Федоров А.А.* Древесные эпифиты и фикусы – удушители в тропических лесах Китая // Ботан. журн. 1959. Т. 44, N 10. С. 1409–1424.
2. *Dressler R.L.* The Orchids: Natural history and classification. L.: Harvard Univ. press, 1981. 332 p.
3. *Richards P.W.* Ecologial notes on West African vegetation. 1. The plant communities of the Idanre Hills, Nigeria // J. Ecol. 1957. Vol. 45. P. 563–577.
4. *Dycus A., Knudson L.* The role of the velamen of the aerial roots of orchids / Botan. Gaz. 1957. Vol. 119, N 2. P. 78–87.
5. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
6. *Pridgeon A.M.* The velamen and exedermis of orchid roots // Arditti J. Orchid biology: Reviews and perspectives. Ithaca: L.: Cornell Univ. press, 1987. 349 p.
7. *Смирнова Е.С.* Биоморфологические структуры побеговой системы тропических и субтропических цветковых растений в природе и оранжерейной культуре // Интродукция тропических и субтропических растений. М.: Наука, 1980. С. 52–91.
8. *Черевченко Т.М., Кушнир Г.П.* Орхидеи в культуре. Киев: Наук. думка, 1986. 200 с.
9. *Stewart J., Button J.* Tissue culture stadies in Paphiopedilum // Amer. Orch. Soc. Bull. 1975. Vol. 44, N 7. P. 591–599.
10. *Madison M.* Vascular epiphytes: their systematic occurence and salient features // Selbyana. 1977. Vol. 2, N 1. P. 1–13.
11. *Clements M.A.* Orchid mycorrhizal associations // Lindleyana. 1988. Vol. 3, N 2. P. 73–86.
12. *Батыгина Т.Б., Андронова Е.В.* Есть ли семядоля у орхидных? // Охрана и культивирование орхидей. М.: ГБС АН СССР, 1986. С. 7–9.
13. *Батыгина Т.Б., Шевцова Г.Г.* Метаморфоз в онтогенезе орхидных (на примере Cymbidium hybridum, Orchidaceae) // Ботан. журн. 1985. Т. 70, N 12. С. 1614–1621.
14. *Терехин Э.С., Никитичева З.И.* Постсеменное развитие паразитных Angiospermae. 1. Метаморфоз // Там же. 1968. Т. 53, N 1. С. 39–57.
15. *Veyret Y.* Embryogenie comparee et blastogenic ches les Orchidaceae – Monandrae. P., 1965. 106 p.
16. *Батыгина Т.Б., Васильева В.Е.* Развитие зародыша и проростка некоторых орхидных // Охрана и культивирование орхидей. Киев: Наук. думка, 1983. С. 73–75.
17. *Nishimura G.* Comparative morphology of Cattleya and Phalaenopsys (Orchidaceae) seedlings // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142, N 3. P. 360–365.
18. *Treub M.* Notes sur l'ombryogenic de quelques Orchidees // Verh. Knkl. Acad. Wetensch. 1879. Vol. 19. P. 1–50.
19. *Bernard N.* L'evolution dans la symbiose des orchidees et leure champignons commensaux // Ann. Sci. Natur. Ser. 9. 1909. Vol. 9. P. 1–196.
20. *Андронова Е.В.* Эмбриогенез и постсеменное развитие орхидных (на примере Dactylorhiza baltica, D. incarnata, Thunia marshalliana, Bletilla striata): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 17 с.
21. *Swamy B.G.L.* Embriological studies in the Orchidaceae. // Amer. Midland Natur. 1949. Vol. 41, N 1. P. 184–232.
22. *Arditti J.* Orchid biology: Reviews and perspectives. Ithaca: L.: Cornell Univ. press, 1987. 349 p.
23. *Sanford W.W., Adanlawo I.* Velamen and exodermis characters of West African epiphytic orchids in relation to taxonomic grouping and habitat tolerance // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 66, N 4. P. 307–321.
24. *Haas N.F.* P, Na und Tc versuchen uber dan Wassertransport Luftwurzein von Vanda Tricolor Lindl. // Ztschr. Pflanzenphysiol. 1975. Bd. 75, N 5. S. 427–435.
25. *Barthlott W., Capesius I.* Mikromorphologiscte und funktionelle Untersuchungen am Velamen radicum der Orchideen // Ber. Dt. bot. Ges. 1975. Bd. 88. S. 379–390.
26. *Capesius I., Barthlott W.* Isotopen–Matkerungen und rasterelektronmikroskopische Untersuchungen des Velamen rasicum der Orchideen // Pflansenphysiologie. 1975. T. 75, N 5. S. 436–448.

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

SUMMARY

Zalukayeva G.L. **Ecological and age differentiation of roots of epiphytic orchids**

4 orchids from the MBG collections were studied with respect to the aerial and substrate root anatomy at different stages of the plant development. The studies revealed specific features of the root anatomy, a gradual increase with the age in the number of layers of velamen and cortical parenchima cells and different ratios of structural elements in aerial and substrate roots of the orchids.

© И.А. Трофимова, 1995

УДК 581.4:582.955.2

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ ПРИЗНАКОВ ПРОРОСТКОВ И ВСХОДОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ACANTHACEAE JUSS. S.L.

И.А. Трофимова

Работая с какой-либо группой растений и стремясь выяснить границы таксонов, которые могут быть выделены в пределах этой группы, систематик обычно рассматривает различные признаки взрослых растений: форму, размеры, окраску, опушение цветка и его отдельных частей, плода и семени, жизненную форму и признаки вегетативных органов, кариотип, географическое распространение, наличие промежуточных форм и т.д. Но только в редких случаях принимаются во внимание признаки проростков и всходов. Очевидно, это объясняется трудностями получения материала для исследования.

Следуя за И.Т. Васильченко и другими авторами [1–3], проростками мы называем растения от момента прорастания семян до начала развития почечки, с началом развития почечки – всходами.

Признаки проростков и всходов давно используются в систематике. Многие авторы считают зародыши и проростки консервативными, изменяющимися в цепи чередующихся поколений очень медленно, а потому сохраняющими в своей структуре наиболее древние черты. Сходство ранних этапов онтогенеза дивергировавших форм может говорить о единстве их происхождения. А ведь прямо или косвенно доказываемое единство происхождения организмов и составляет сущность таксона [4]. Ранг таксона в дарвиновской эволюционной систематике определяется степенью дивергенции [5].

Изучая биоморфологическое разнообразие интродуцированных в оранжерее ГБС РАН видов акантовых и оценивая таксономическую представленность морфологических типов и форм роста, мы столкнулись с большими сложностями таксономического порядка. До настоящего времени остаются неясными границы многих таксонов, особенно на уровне семейства и подсемейств, и их ранг. Из четырех выделенных G. Lindau [6] подсемейств естественной группой все авторы признают только подсемейство Acanthoideae [7]. Что касается подсемейств Nelsonioideae, Thunbergioideae и Mendoncioideae, то разные авторы предлагают их либо объединить в одно семейство Thunbergiaceae, либо Thunbergioideae и Mendoncioideae выделить в самостоятельные семейства, а Nelsonioideae на правах трибы включить в состав Scrophulariaceae [8]. А.Л. Тахтаджян [5] вместо одного семейства Acanthaceae предлагает при самостоятельных семейства – Acanthaceae Juss., включая Nelsonioideae, Thunbergiaceae Bremek. и Mendonciaceae Bremek. A. Cronquist [7] в особое семейство выделяет только подсемейство Mendoncioideae. Однако большинство современных исследователей выступают против выделения семейств sensu Lindau в отдельные семейства. Остаются неясными границы триб и многих родов, в том числе Ruellia и Justicia, представители которых часто культивируются. Сложность интерпретации усугубляется недостаточной изученностью многих таксонов. В сложившейся ситуации нам представлялось достаточно актуальным применение такого нетрадиционного в систематике метода, как изучение признаков проростков и всходов и оценка их таксономической значимости.

Первым ботаником, применившим признаки всходов для определения границ триб и родов в семействе Leguminosae, был О.П. Декандолль [по 9]. Но, как отмечает И.Т. Васильченко [1], этот опыт не был удачным из-за недостатка материала. Впоследствии морфологию прорастания в связи с систематикой изучали многие

авторы, как отечественные, так и зарубежные [1, 9–11] и др. И.Т. Васильченко и J. Leonard [11] считали, что признаки проростков могут использоваться в систематике как второстепенные наряду с главными, относящимися к флоральным структурам, плодам и семенам. Г.И. Родионенко [12], изучавший род Iris, писал, что "...надлежащим образом поставленный анализ структурно-биологических особенностей проростков может дать в руки исследователя не менее, а в ряде случаев и более ценный фактический материал, чем тот, который удается добыть в результате кропотливого изучения микроспор, плодов или семян" (с. 6).

В своем исследовании мы постарались рассмотреть возможно большее число видов Acanthaceae s.l. Всего нам удалось исследовать проростки и всходы 54 видов, относящихся к трем подсемействам [6], 10 трибам и 21 роду, преимущественно широко известных в культуре и завязывающих жизнеспособные семена. Семена трех видов – Justicia ladanoides Lam., Thunbergia sp. и Oplonia nannophylla Stearn были получены непосредственно из природы – Эфиопии, Вьетнама, Кубы.

Всходы подробно описывали, руководствуясь терминологией, принятой в "Атласе по описательной морфологии растений" [13, 14]. Часть из них закладывали в гербарий. С живых экземпляров всех видов выполнены рисунки или фотографии.

Поскольку проросток и всход представляют собой окончательные фазы развития зародыша, целесообразно вначале коснуться эмбриологии и данных о строении зрелых семян культивируемых видов. В литературе в основном имеются только самые общие сведения о характерных для семейства типах семяпочки, ориентации зародыша и наличии эндосперма в зрелых семенах. Большая часть интересующих нас видов остается неисследованной. Для некоторых культивируемых видов имеется информация о ранних этапах развития зародыша. Семяпочка у акантовых может быть анатропной, гемианатропной, амфитропной и кампилотропной [15]. Семена имеют хорошо развитый и дифференцированный зародыш. Зародышевый мешок и, следовательно, зародыш у разных родов акантовых имеет различную форму, он может быть прямым или изогнутым [16]. Только представители подсемейства Nelsonioideae в зрелых семенах содержат обильный, причем руминированный эндосперм. У всех остальных видов он отсутствует или имеет вид следов.

Изученные виды отличаются способом прорастания семян, текстурой, формой, опушением и размерами семядолей, формой, размерами и опущением гипо- и эпикотиля, а также первыми листьями. Проростки в зависимости от степени развития гипокотиля, положения семядолей по отношению к поверхности почвы и степени их освобождения от семенной кожуры можно разделить на два основных типа (по терминологии J. Duke, R. Polhill) [17]: криптогипогеальные и фанероэпигеальные. У проростков первого типа (их еще называют подземнопрорастающими) семядоли остаются в семени, которое при посеве погружено в почву. У фанероэпигеальных проростков (надземнопрорастающих) удлиняющимся гипокотилем семядоли выносятся на поверхность почвы. Учитывая особенности семядолей, указанные основные типы мы подразделяем еще на несколько групп. Таким образом, в семействе Acanthaceae выделяются следующие типы всходов:

1. криптогипогеальные (crypto – скрытый, hypo – под, geal –.земля);
   1а. криптогипогеальные без развитого эпикотиля;
   1б. криптогипогеальные с развитым эпикотилем;
2. фанероэпигеальные (phanero – явный, epi – над, geal – земля);
   2а. фанероэпигеальные с равными по форме и размерам семядолями;
      2аа. семядоли равнобокие;
      2бб. семядоли неравнобокие;
   2б. фанероэпигеальные с неравными по форме и размерам семядолями (анизокотилия).

Типы всходов у видов семейства Acanthaceae

Вид	Тип всхода
Nelsonioideae	
Elytraria virgata Michx.	2aa
Thunbergioideae	
Thunbergia alata Boj. ex Sims (включая T. reticulata Hochst. ex Nees)	2b
T. coccinea Wall.	1b
T. erecta T. And.	1b
T. fragrans Roxb.	1b
T. sp.	1b
Acanthoideae	
Contortae	
триба Hygrophileae	
Hygrophila auriculata Heine	2aa
Eremomastax polysperma Dandy	2aa
Brillantaisia palsotii Lindau	2aa
триба Ruellieae	
Ruellia blumei Steud.	2aa
R. caroliniensis Steud.	2aa
R. graecizans Backer	2aa
R. lorentziana Griseb.	2aa
R. macrophylla Vahl	2bb
R. malacosperma Greenm.	2aa
R. rosea Mart.	2aa
R. shaueriana Lindau	2aa
R. strepens	2aa
Eranthemum wattii Stapf.	2aa
триба Barlerieae	
Barleria cristata L.	2aa
B. albostellata C.B. Clarke	2aa
B. lupulina Lindl.	2aa
B. micans Nees	2aa
Crabbea reticulata C.B. Clarke	2aa
Imbricatae	
триба Acantheae	
Acanthus caroli-alexandri Haussk.	1a*
A. hungaricus Baenitz	1a*
A. mollis L.	1a*
A. spinosus L.	1a*
A. ilicifolius L. (данные получены из статьи D.P. Mullan [19]	2aa**
Crossandra flava Hook.	2aa
C. infundibuliformis Nees	2aa
C. massaica Mildbr.	2aa
C. nilotica Oliver	2aa
C. puberula Kotzsch	2aa
триба Aphelandreae	
Aphelandra aurantiaca Lindl.	2bb
триба Asystasieae	
Chamaeranthemum gaudichaudii Nees	2aa
C. venosum hort.	2aa
триба Graptophylleae	
Ruspolia seticalyx Milne-Redhead	2bb
триба Pseuderanthemeae	
Pseuderanthemum alatum Radlkf.	2bb
P. albiflorum Radlkf.	2bb
P. hildebrandtii Lindau	2bb
P. sinuatum Chitt.	2bb
P. tuberculatum Radlkf.	2aa
(=P. repandum Guillaumin subsp. tuberculatum Heine)	
триба Odontonemeae	
Schaueria calycotricha Nees	2bb
Hypoestes phyllostachia Bak.	2bb
Oplonia nannophylla Stearn	2bb
Dicliptera resupinata Juss.	2bb
Peristrophe speciosa Nees	2bb
триба Justicieae	
Justicia californica D.N. Gibson	2bb*
J. ladanoides Lam.	2bb
J. peruviana Lam.	2bb***
J. sheidweileri V.A. Graham (=Porphyrocoma pohliana Lindau)	2bb
J. procumbens L. var. leucantha Honda	2bb

* Семядоли утолщенные.
** Живорождение.
*** Семядоли складчатые на ранних этапах.

Типы всходов изученных видов представлены в таблице.

Подземное прорастание характерно только для двух родов Acanthaceae – Thunbergia Retz. и Acanthus L. (таблица). Изучив морфологию прорастания растений многих семейств, И.Т. Васильченко [18] пришел к выводу, что подземное прорастание имеет филогенетическое значение. По его мнению, подземнопрорастающие растения в пределах определенных систематических групп родственны по происхождению и являются обособленными в соответствующих системах.

В пределах рода Acanthus подземное прорастание наблюдается у средиземноморских видов. От A. ilicifolius L., имеющих другой тип проростков, они отличаются особенностями морфологии, географическим распространением и экологией. A. ilicifolius – мангровое растение, его проростки после обильных дождей образуются внутри плода на материнском растении (живорождение) и обладают признаками специализации – семядоли, гипо- и эпикотиль содержат воздухоносные полости, благодаря

которым могут плавать по поверхности воды, пока не прибьются к берегу [19]. Обособленность средиземноморских и восточноазиатских видов (к последним принадлежит A. ilicifolius) подчеркивалась в системах C.G. Nees von Esenbeck и C.E.B. Bremekamp. C.G. Nees von Esenbeck [20] рассматривал A. ilicifolius в рамках другого рода – Dilivaria Juss., C.E.B. Bremekamp [21] выделил его в подрод Dilivaria. Семена типа, к которому принадлежат средиземноморские виды аканта с большим количеством запасных питательных веществ в семядолях, И.В. Грушвицкий [22] считал производными от надземнопрорастающих. Можно предположить, что и A. ilicifolius, и средиземноморские виды происходят от предковых форм, имеющих надземное прорастание (фанероэпигеальных). Но отсутствие данных о прорастании тропических центральноафриканских видов, таких, как A. montanus T. Anders., не позволяет нам утверждать это с полной уверенностью.

Что касается рода Thunbergia, подземнопрорастающие (криптогипогеальные) всходы наблюдались у большей части изученных видов (см. таблицу), только один вид – T. alata Boj. ex Sims имел надземнопрорастающие. Следует заметить, что криптогипогеальные всходы у видов Thunbergia имеют другую структуру, чем у видов Acanthus, они отличаются хорошо развитым эпикотилем. Семена Thunbergia гораздо мельче по размерам, чем у видов аканта, и, по-видимому, не содержат такого запаса питательных веществ. В системах Nees [20], G. Lindau [6], C.E.B. Bremekamp [30] изученные нами виды попадают в разные таксоны (секции, подроды, роды). G. Lindau объединяет надземно- (T. alata) и подземнопрорастающие виды (T. erecta T. And., T. fragrans Roxb. и др.) в один подрод Thunbergia Lindau. У C.E.B. Bremekamp каждый из этих видов попадает в особый подрод. Вероятнее всего, наличие двух типов всходов в роде Thunbergia говорит о том, что виды, принадлежащие к этому роду, находятся на разных ступенях исторического развития. Производными для данного рода, по нашему мнению, являются фанероэпигеальные.

J. Leonard [11], изучавший значение признаков проростков для систематики бобовых, пришел к выводу, что проростки всех видов одного "хорошего" рода должны принадлежать к одному структурному типу. В связи с этим он высказал ряд гипотез, касающихся систематики на уровне рода. Так, установление родов-синонимов должно подтверждаться сходством их проростков. Морфологически близкие роды, имеющие один тип проростков, можно не выделять в самостоятельные. Деление гетерогенного рода на несколько родов в соответствии с их морфологическими признаками должно подтверждаться существованием особого типа проростков для каждого из них. Наличие нескольких типов проростков в пределах одного рода может указывать на гетерогенность рода, что должно подтверждаться морфологическими данными. В дальнейшем высказывались сомнения по поводу справедливости применения этих гипотез для всех родов. Для семейства Acanthaceae пока ввиду недостаточности данных можно принять лишь последнее утверждение о гетерогенности родов Acanthus и Thunbergia.

Гипокотиль мы могли наблюдать не у всех изученных представителей семейства, а только у надземнопрорастающих или фанероэпигеальных. Для таксономических целей имеют значение такие качественные признаки, как форма гипокотиля и опушение (тип волосков). Размеры, окраска и степень опушения не являются достаточно надежными признаками, так как в значительной степени зависят от условий выращивания. Гипокотиль у фанероэпигеальных всходов акантовых может быть цилиндрическим или бороздчатым. Бороздчатый гипокотиль отмечался, например, у некоторых видов Pseuderanthemum – P. alatum Radlk., P. albiflorum Radlk., P. hildebrandtii Lindau, а также Ruspolia seticalyx Milne-Redhead. У большинства изученных видов гипокотиль опушен простыми или сложными, прямыми или крючковидными нежелезистыми или железистыми волосками. У таких видов, как Justicia californica D.N. Gibson, Dicliptera resupinata Juss., Brillantaisia palisotii Lindau, Eremomastax polysperma Dandy, опушение

гипокотиля смешанное, состоит из нежелезистых и железистых волосков. Голый гипокотиль – у Barleria lupulina Lindl., P. sinuatum Chitt. На основании изученного материала мы можем заключить, что признаки гипокотиля имеют значение в основном для разграничения видов. Один и тот же род может содержать виды с голым и опушенным гипокотилем. У опушенных форм возможны различные типы опушения. У близких видов некоторых родов может наблюдаться сходная форма гипокотиля.

Эпикотиль, как и гипокотиль, выражен не у всех видов семейства. Он отсутствовал или был очень укорочен (не превышал 1–2 мм длиной) у подземно- и надземно-прорастающих розеточных видов. Напротив, у видов с вьющимися побегами (Thunbergia alata) эпикотиль достигал довольно значительных размеров – 4–5 см длиной. Размеры и окраска эпикотиля, как и гипокотиля, не имеют существенного таксономического значения. Гораздо важнее форма эпикотиля, тип и расположение волосков. У исследованных видов Acanthaceae возможны следующие варианты эпикотиля:

– эпикотиль цилиндрический – у большей части изученных видов;
– эпикотиль сплющенный – у Oplonia nannophylla Stearn;
– эпикотиль четырехгранный – Brillantaisia palisotii, Hygrophila auriculata Heine;
– эпикотиль шестигранный – Justicia procumbens L. var. leucantha Honda.

Только у немногих изученных видов эпикотиль голый (гипокотиль у таких видов также голый), у большей части видов эпикотиль опушенный. Иногда волоски на эпикотиле просто более длинные, чем на гипокотиле (Justicia peruviana Lam., Ruellia blumei Steud., Crossandra massaica Mildbr.), или более короткие (Barleria albostellata C.B. Clarke), иногда эпикотиль опушен волосками другого типа. Так, у P. albiflorum гипокотиль опушен торчащими волосками, а эпикотиль – крючковидными, загнутыми вверх. У J. californica опушение гипокотиля смешанное, тогда как эпикотиль опушен только железистыми волосками. Чаще всего эпикотиль опушен равномерно. Но у Justicia procumbens var. leucantha волоски располагаются только на ребрах шестигранного эпикотиля. У всех изученных видов двух близких триб – Graptophylleae и Pseuderanthemeae (за исключением P. repandum Guill. subsp. tuberculatum Heine) с опушенным эпикотилем и видов двух родов трибы Odontonemeae – Schaueria Nees и Oplonia Raf. эпикотиль опушен крючковидными, загнутыми вверх или вниз волосками не по всей поверхности, а только на сторонах, обращенных к черешкам семядолей. Мы изучали только один вид из трибы Graptophylleae – Ruspolia seticalyx. Он очень близок к видам Pseuderanthemum Radlk. и был выделен из этого рода Milne-Redhead в 1936 г. Сходство цитологических, анатомических и палинологических признаков видов Pseuderanthemum и Odontonema Nees отмечалось Anima De [по 23]. T.F. Daniel и T.I. Chuang [24] указывали на сходство морфологических признаков у этих родов – наличие двух тычинок и двух стаминодиев, сходные плоды и семена, а также одинаковое число хромосом ($n = 21$). Такой же хромосомный набор характерен и для Ruspolia seticalyx. Всходы Odontonema мы не видели, но, по нашим наблюдениям, виды Pseuderanthemum проявляют сходство с видами других родов подтрибы Odontoneminae, в которую включается Odontonema, – Schaueria и Oplonia. У видов подтрибы Diclipterinae трибы Odontonemeae, относящихся к родам Peristrophe Nees, Hypoestes R.Br., Dicliptera Juss., сходство в опушении эпикотиля с видами Pseuderanthemum отсутствовало.

Иногда эпикотиль имеет особые диагностические признаки. Так, например, у P. repandum subsp. tuberculatum на эпикотиле имеются узкие коричневые пятна, не связанные с окраской. Таким образом, эпикотиль по своим признакам во многих случаях отличается от гипокотиля. Признаки эпикотиля имеют значение не только для разграничения видов, но в некоторых случаях, возможно, и таксонов более высокого ранга. Сходство признаков эпикотиля наблюдалось у видов трибы Pseuderanthemeae и близких к ней триб.

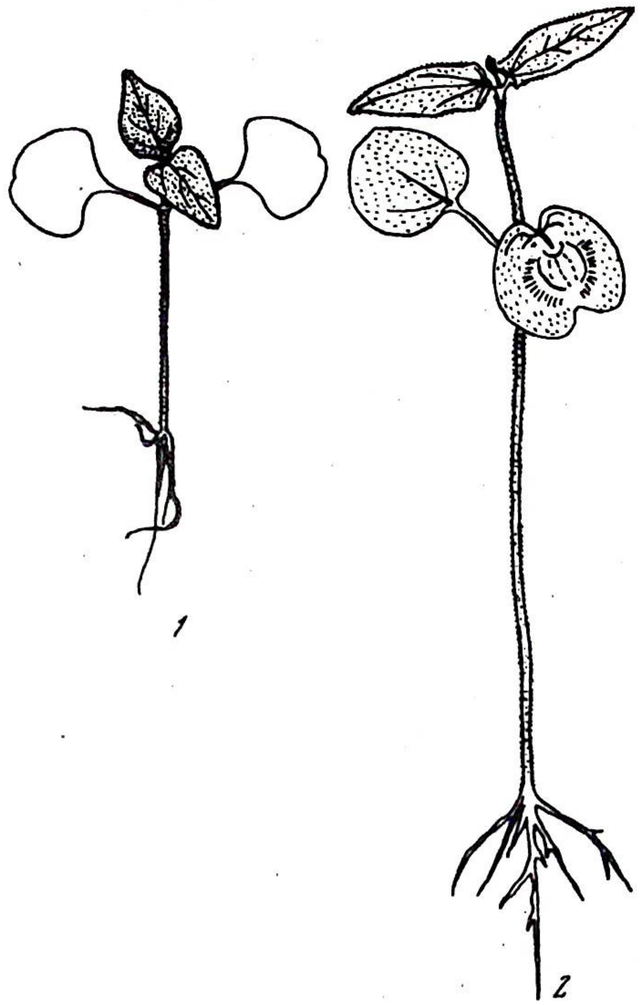


Рис. 1. Всходы Eremomastax polysperma Dandy (*1*) n Thunbergia alata Boj. ex Sims (*2*)

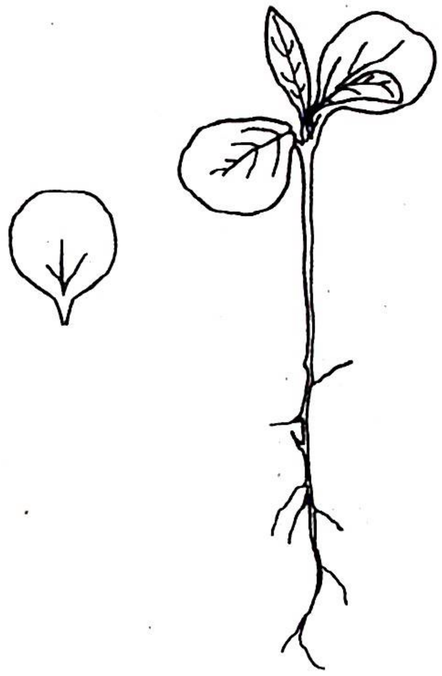
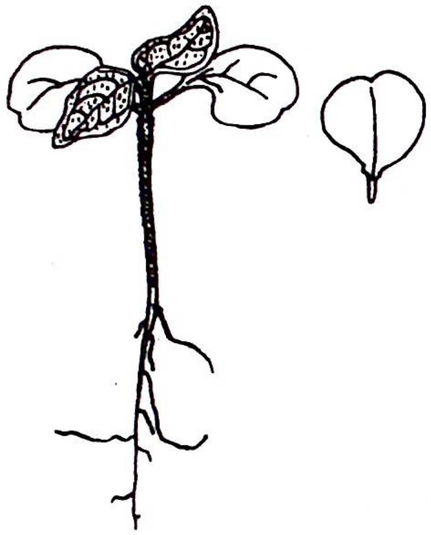


Рис. 2. Barleria lupulina Lindl.

Наиболее заметную часть зародыша и проростка составляют семядоли. У разных видов акантовых они отличаются текстурой, формой, размерами, опушением. Представители двух подсемейств – Nelsonioideae и Acanthoideae имеют равные по форме, размерам и толщине семядоли (под равными мы подразумеваем семядоли, являющиеся зеркальными отражениями друг друга) (рис. 1, *1*). У видов подсемейства Thunbergioideae семядоли неравные (анизокотилия) (рис. 1, *2*). Такая особенность всходов связана с формой семени и положением семядолей в нем. Семядоли видов акантовых могут быть мясистыми, с большим количеством запасных питательных веществ и более тонкими, листовидными. Мясистые семядоли акантовых при прорастании чаще остаются в семени и не выносятся на поверхность почвы. Гипокотиль у них также не удлиняется. Мы наблюдали их у видов Acanthus L. В зрелых семенах у видов этого рода зародыш хорошо развит, эндосперм отсутствует. Тонкие семядоли обычно выносятся на поверхность почвы и выполняют, кроме запасающей, ассимилирующую функцию. Они наблюдались у большей части изученных видов. У некоторых пустынных видов, например, Justicia californica, семядоли заметно утолщены.

Форме семядолей в связи с систематикой большое значение придавал И.Т. Васильченко [18]. По его наблюдениям, форма семядолей является константной в пределах родов (секций внутри родов или близких групп родов), а иногда и семейств и может служить показателем генетически близких групп. У проростков Acanthaceae мы наблюдали семядоли различной формы: округлые, почковидные, яйцевидные с различной формой верхушки и основания. Прежде всего, обращает на себя внимание, что семядоли проростков акантовых могут быть равно- или неравнобокими. У равнобоких

Рис. 3. Aphelandra aurantiaca Lindl.



правая и левая половинки семядолей одинаковы по размерам и форме, у неравнобоких они отличаются по этим признакам. В связи с этим мы выделяем два типа фанероэпигеальных всходов у акантовых – с равнобокими (рис. 2) и неравнобокими (рис. 3) семядолями. В своей системе G. Lindau [6], основываясь на различиях в расположении лепестков венчика, выделил в пределах подсемейства Acanthoideae две группы без ранга Contortae и Imbricatae. В результате проведенного нами исследования оказалось, что равнобокие семядоли более свойственны группе Contortae, неравнобокие – Imbricatae (рис. 4). В группе Imbricatae исключение составили трибы Acantheae и Asystasieae, у которых наблюдались равнобокие семядоли. У видов Barleria, принадлежащих к Contortae, отмечаются неравнобокие основания семядолей.

Форма семядолей определяется формой семени и формой зародыша. К сожалению, мы не располагаем точными данными о форме зародышей для всех видов. На основании сравнения рисунков, показывающих продольный разрез семени некоторых имеющихся в нашей коллекции или близких видов, и семядолей их всходов мы можем предположить, что виды с прямым зародышем в семени имеют равнобокие семядоли, виды с изогнутым зародышем имеют неравнобокие семядоли (рис. 5–8). В дальнейшем, высевая семена новых для коллекции видов акантовых или находя рисунки зародышей неизвестных в культуре видов [25, 6], мы неоднократно убеждались в том, что форма семядолей имеет прогностическое значение для групп Contortae и Imbricatae. Искривление зародышевого мешка является вторичным и характеризуется определенными преимуществами – зародыш может становиться в два раза длиннее семени [26].

В оранжерее ГБС значение признаков семядолей для систематики Proteaceae изучала ранее Т.В. Якимова [27]. Ею установлена константная для многих родов семейства форма семядолей. В семействе Acanthaceae более или менее константную форму семядолей мы наблюдали у видов, относящихся к родам Ruellia L. (изучено 9 видов) и Crossandra Salisb. (изучено 5 видов). Это может свидетельствовать о гомогенности этих родов и близости изученных видов. У видов Pseuderanthemum Radlk. и Justicia L. наблюдались разные по форме семядоли, что, очевидно, свидетельствует о гетерогенности этих родов. Все изученные нами виды Justicia, например, принадлежат к разным секциям [28]. Пока не определено только систематическое положение J. californica. У J. peruviana мы наблюдали складчатые на первых порах семядоли, кото-

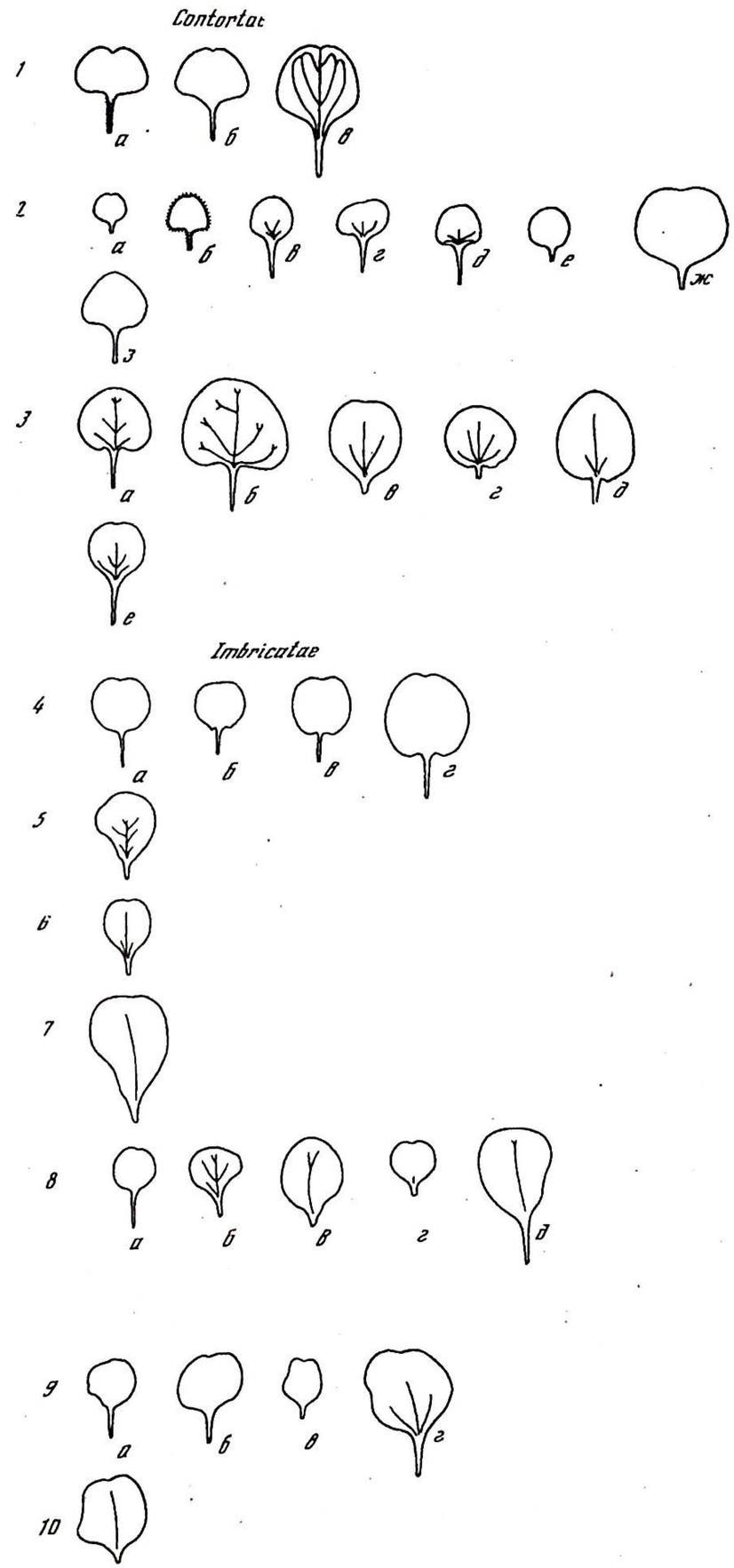


Рис. 4. Семядоли Acanthoideae

1 – триба Hygrophilea: *а* – Brillantaisia palisotti Lindau, *б* – Eremomastax polysperma, *в* – Hygrophila auriculata Heine; *2* – триба Ruellieae: *а* – Ruellia blumei Steud., *б* – R. caroliniensis Steud., *в* – R. lorentziana Griseb., *г* – R. macrophylla Wahl., *д* – R. malacosperma Greenm., *е* – R. rosea Mart., *ж* – R. schaueriana Lindau, *з* – Eranthemum wattii Stapf; *3* – триба Barlerieae: *а* – Barleria cristata L., *б* – B. albostellata C.B. Clarke, *в* – B. pupulina Lindl., *г* – B. micans Nees, *д* – B. prionitis L., *е* – Crabbea reticulata C.B. Clarke; *4* – триба Acantheae: *а* – Crossandra infundibuliformis Nees, *б* – C. massaica Mildbr., *в* – C. nilotica Oliver, *г* – C. puberula Klotzsch; *5* – триба Aphelandreae: Aphelandra aurantiaca Lindl.; *6* – триба Asystasieae: Chamaeranthemum venosum hort.; *7* – триба Graptophylleae: Ruspolia seticalyx Milne-Redhead; *8* – триба Pseuderanthemeae: *а* – Pseuderanthemum alatum Radlkf., *б* – P. albiflorum Radlkf., *в* – P. sinuatum Chitt., *г* – P. repandum Guill. subsp. tuberculatum Heine, *д* – P. hildebrandtii Lindau; *9* – триба Odontonemeae: *а* – Schaueria calycotricha Nees, *б* – Hypoestes phyllostachia Bak., *в* – Dicliptera resupinata Juss., *г* – Peristrophe speciosa Nees; *10* – триба Justicieae: Justicia scheidweilleri V.A. Graham (= Porphyrocoma pohliana Lindau)

Рис. 5. Продольный разрез семени (по [Wight R. Icones Plantarum Indiae Orientalis, Madras, 1843. Vol. 2, tab. 452, fig. 10]) и всход Barleria prionitis L.

Рис. 6. Продольный разрез семени (по [Rangaswamy K. Cytomorphological studies in Asteracantha longifolia (Hygrophila spinosa T. And.). Proc. Indian Acad. Sci..1941. Vol. 14 (B). P. 160, fig. 45, × 75]) и всход Hygrophila auriculata Heine

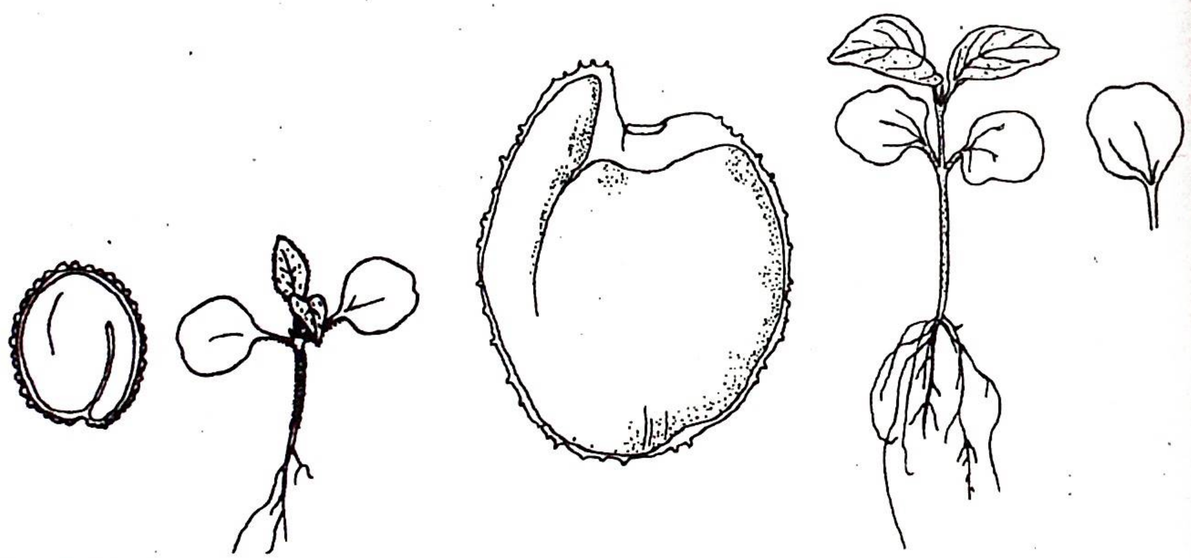


Рис. 7. Продольный разрез семени Rostellularia procumbens Nees (по [Wight R. Icones Plantarum Indiae Orientalis, Madras, 1843, tab. 1539, fig. 2]) и всход Justicia procumbens L. var. leucantha Honda

Рис. 8. Продольный разрез семени Peristrophe cernua (по [Balkwill K. Fiona Getliffe Norris, Eézabe Schoonraad, S. Afr. Journ. Bot. 1986. Vol. 52, N 6. fig. 2. P. 514]) и всход Peristrophe speciosa Nees

рые позднее постепенно распрямлялись. Этот вид V.A.W. Graham [28] относит к выделенной ею секции Simonisia, характерной чертой которой являются крупные, несжатые семена с гладкой поверхностью.

Размеры семядолей определяются размерами семени. Обычно у видов с более крупными семенами образуются всходы с более крупными семядолями. Самые крупные семядоли отмечались у Ruspolia seticalyx и Barleria albostellata. В пределах одного рода семядоли могут иметь разные размеры (см. рис. 4).

Семядоли большинства изученных видов в той или иной степени опушены. Голые семядоли характерны для трибы Barlerieae, рода Pseuderanthemum, а также наблюдались у всходов некоторых видов, не имеющих опушения на других органах.

Семядоли акантовых, как правило, имеют хорошо развитый черешок. У разных видов он имеет различную величину. Характерно, что черешки семядолей обычно опушены так же, как гипокотиль. Опушение эпикотиля часто бывает иным.

Семядоли отличаются также жилкованием. Чаще всего заметны только 3 жилки. Хорошо заметное жилкование наблюдалось у видов Barleria L.

Таким образом, признаки семядолей имеют очень большое значение, особенно для систематики на уровне рода и таксонов более высокого ранга.

Первые листья всхода у разных видов отличаются формой, размерами, опушением, окраской. У акантовых они всегда простые, чаще всего эллиптические или яйцевидные, у некоторых видов – Crabbea reticulata C.B. Clarke или Ruellia malacosperma – могут быть ланцетными, у Thunbergia fragrans – ромбовидные. Верхушка обычно бывает острая или слабоострая, основание – округлое, сердцевидное, клиновидное. Листья Pseuderanthemum repandum subsp. tuberculatum отличались от всех других видов выемчатой верхушкой. Возрастная гетерофиллия у видов Acanthaceae, за исключением видов аканта, почти не выражена. Листья некоторых видов имеют окрашенную главную жилку (Barleria lupulina) или пятна, разбросанные по всей поверхности пластинки (формы Hypoestes phyllostachia). По нашим наблюдениям, розовая окраска отмечается у листьев всхода не сразу после их появления, а спустя некоторое время. Первые листья всходов ксерофильного кубинского вида Oplonia nannophylla почти суккулентные, очень коротко черешковые (черешок 1 мм дл.), заметна только главная жилка, в их пазухах образуются колючки.

Листья почти всех видов опушены волосками различных типов. У Barleria albostellata листья опушены дендроидными волосками [29]. Опушение может меняться с возрастом. У оранжерейных экземпляров Aphelandra aurantiaca, например, взрослые листья голые, опушены только жилки, а листья всхода опушены торчащими нежелезистыми волосками с тонкой наклоненной верхушкой. Края листьев также опушены волосками разной длины. У Chamaeranthemum venosum, наоборот, степень опушения листьев каждой последующей пары увеличивается по мере удаления от семядольного узла. Листья видов Acanthoideae и Nelsonioideae перистонервные, у Thunbergioideae чаще пальчатонервные (из изученных видов только Thunbergia erecta имеет перистонервные листья), с брохидодромным жилкованием. Самые первые листья тунбергий, появившиеся из семени, обычно несколько недоразвиты. Признаки листьев, таким образом, имеют диагностическое значение на уровне вида, иногда по ним (жилкование) отличаются таксоны более высокого ранга.

Признаки проростков и всходов, на наш взгляд, очень важно учитывать при определении границ таксонов всех уровней. Во всех случаях всходы обладали видовой специфичностью. Отсутствие различий в признаках всходов у растений, описанных как разные виды, может свидетельствовать в пользу отнесения их к одному виду. С этим мы столкнулись, изучив проростки T. alata Boj. ex Sims и T. reticulata Hochst. В 1955 г.

С.Е.В. Bremekamp изменил ранг T. reticulata до уровня подвида в составе T. alata [30]. T. alata ssp. alata и ssp. reticulata в Малезии отличаются опушением и, в небольшой степени, географическим распространением. Каких бы то ни было существенных различий, выходящих за рамки индивидуальной изменчивости, у всходов этих видов нами обнаружено не было. В условиях оранжереи подвиды отличаются цветками и некоторыми биологическими особенностями (ssp. reticulata завязывает плоды без опыления цветков и культивируется как однолетнее растение, тогда как ssp. alata не завязывает плодов без искусственного опыления и культивируется как многолетнее растение).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *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.
2. *Андреева И.И.* Морфологические типы проростков клубнелуковичных растений семейства Iridaceae // Докл. ТСХА. 1971. Вып. 168. С. 224–227.
3. *Рысина Г.П.* Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М.: Наука, 1973. 216 с.
4. *Скворцов А.К.* Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, вып. 5. С. 72–81.
5. *Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
6. *Lindau G.* Acanthaceae // Die naturlichen Pflanzenfamilien / Hrsg. A.Engler, H. Prantl. Engelmann, 1895. T. 4, Abt. 3. S. 274–354.
7. *Cronquist A.* An intergrated system of classification of flowering plants. N.Y.: Columbia Univ. press, 1981. 1262 p.
8. *Bremekamp C.E.B.* The delimitation of the Acanthaceae // Proc. Knkl. Nederl. Akad. Wetensch. C. 1953. Vol. 56, N 5. P. 533–546.
9. *Bokdam J.* Seedling morphology of some African Sapotaceae and it's taxonomical significans // Med. Landbouwhogeschool. 1977. Vol. 77, N 20. P. 1–84.
10. *Guillaumin A.* L'étude des germinations appliquées à la classification des genres et la phylogenie des groups // Rev. gén. bot. 1910. Vol. 22. P. 1–312.
11. *Leonard J.* Genera des Cynometreae et des Amherstieae africaines: Essai de blastogenie applique à la systematique // Mem. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci. 1957. T. 30, fasc. 2. P. 1–312.
12. *Родионенко Т.И.* Род Ирис – Iris L., М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 216 с.
13. *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.
14. *Федоров Ал.А., Кирпичников М.Е., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений: Стебель и корень. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 352 с.
15. *Поддубная-Арнольди В.А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с.
16. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1987. Т. 4. 392 с.
17. *Duke J., Polhill R.M.* Seedlings of Leguminosae // Proc. of the Intern. Legume Conf. Kew, 1978. Vol. 2. P. 941–949.
18. *Васильченко И.Т.* О значении морфологии прорастания для филогенетической систематики цветковых растений // Сов. ботаника. 1938. № 3. С. 19–40.
19. *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.
20 *Nees von Esenbeck C.G.* Acanthaceae // Candolle A.P. de. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis: Victoris Masson, 1847. Pt 11. P. 46–519.
21. *Bremekamp C.E.B.* The Acantheae of the Malesian area. 1. General considerations // Proc. Knkl. Nederl. Akad. Wetensch. C. 1955. Vol. 58, N 1/2. P. 162–171.
22. *Грушвицкий И.В.* Подземное прорастание и функция семядолей // Ботан. журн. 1963. № 6. С. 906–915.
23. *Karlstrom P.-O.* Embryological studies in the Acanthaceae. 2. The genera Pseuderanthemum Radlkf., Ruspolia Lindau, Eranthemum L. and Lankesteria Lindl. // Sven. Bot. Tidscr. 1973. Bd. 67, h. 3. S. 257–280.
24. *Daniel T.F., Chuang T.I.* Chromosome numbers of some cultivated Acanthaceae // Baileya. 1989. Vol. 23, N 2. P. 86–93.
25. *Wight R.* Icones Plantarum Indiae Orientalis, or figures of Indian plants. Madras, 1843. Vol. 2. Tab. 446–468; 1850. Vol. 4. Tab. 1487–1564.
26. Эмбриология растений: Использование в генетике, селекции и биотехнологии. М.: Агропромиздат, 1990. Т. 1. 509 с.
27. *Якимова Т.В.* Значение строения семядолей как систематического признака некоторых родов семейства протейных (Proteaceae) // Интродукция тропических и субтропических растений. М.: Наука, 1980. С. 49–52.
28. *Graham V.A.W.* Delimitation and infra-generic classification of Justicia (Acanthaceae) // Kew Bull. 1988. Vol. 43, N 4. P. 551–624.
29. *Obermeyer A.A.* A revision of the South African species of Barleria // Ann. Transvaal Mus. 1933. N 15. P. 123–180.
30. *Bremekamp C.E.B.* The Thunbergia species of the Malesian area // Vern. Knkl. Nederl. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk. Tweede Reeks. 1955. D. 50, N 4. S. 1–90.

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

SUMMARY

Trofimova I.A. **On the taxonomic value of seedling features in the Acanthaceae family.**

Seedlings of 54 species of the Acanthaceae family grown in the greenhouses of the Main Botanical Garden were examined in the context of their taxonomically significant characters. The results of the studies are presented in this paper together with the descriptions of the seedlings and their classification based on the details of the cotyledon structure.

УДК 634.11:631.535

© В.А. Маслова, Е.Г. Удачина, Ю.Н. Горбунов, 1995

СПОСОБНОСТЬ К РАЗМНОЖЕНИЮ ЗЕЛЕНЫМИ ЧЕРЕНКАМИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ СОРТОВ ЯБЛОНИ

В.А. Маслова, Е.Г. Удачина, Ю.Н. Горбунов

За последние годы любительское садоводство в России приобрело массовый характер, что ставит новые задачи перед учеными плодоводами. Одной из них является расширение сортимента плодовых и ягодных растений, которое позволило бы более полно удовлетворить разнообразные вкусы и потребности, а также предоставило бы больший выбор в соответствии с конкретными условиями выращивания.

Яблоня – самая привлекательная плодовая порода для садоводов-любителей. Однако в Нечерноземной зоне европейской части России есть районы, не пригодные для выращивания многих крупноплодных сортов. Особенно страдает яблоня в низменных участках с высоким уровнем грунтовых вод и застоем холодного воздуха даже после соответствующих мелиорационных, почвоподготовительных и садозащитных работ. В этих условиях, на наш взгляд, целесообразно было бы выращивать морозо- и зимостойкие сорта типа китаек и полукультурок на собственных корнях. Корнесобственные растения по сравнению с привитыми на семенные подвои имеют преимущество в том, что корни у них располагаются более поверхностно и меньше подвержены действию грунтовых вод, а в случае повреждения или гибели надземной части они легко восстанавливаются из корневой или пневой поросли.

Мелкоплодные сорта яблони (Долго, Китайка, Санинская, Алтайский Голубок) относительно легко размножаются зелеными черенками и хорошо проявляют себя в корнесобственной культуре, а сорт Долго оказался к тому же отличным скелетообразователем для Мелбы [1].

Целью настоящей работы было изучить способность к размножению зелеными черенками некоторых новых сортов, полученных селекционерами за последние годы, и выделить из них перспективные для выращивания на собственных корнях.

Работа выполнена МСХА и Главным ботаническим садом РАН в 1989–1993 гг.

Были испытаны зеленые черенки 32 сортов яблони, полученных от ведущих селекционных учреждений и закрепленных в коллекции ГБС. Подвоем для сортов северной зоны служили сеянцы Ранетки Пурпурной, для среднерусских – сеянцы Антоновки Обыкновенной. Сад заложен в 1982–85 гг. Схема посадки – 6 × 4 м. Почвы участка

Таблица 1

Группы сортов, близких по способности к укоренению

Сорт	Происхождение
	Легкоукореняемые
Алтайское Новогоднее	(Сибирка × Пепин Шафранный) × Бельфлер-Китайка
Алтайское Багряное	Ранетка Ермолаева × смесь пыльцы крупноплодных сортов
Пепинка Алтайская	Ранетка Пурпуровая × Пепин Шафранный
Московское Красное	Сеянец гибрида (Пепин Шафранный × Коричное Полосатое) от свободного опыления
Ранетка Ермолаева	Ранетка Пурпуровая × Белый Налив
Кузнецовское	Ранетка Целинная × Уэлси
Баллада	Неизвестно
Фонарик	Ранетка № 6774 × Пепин Шафранный
Уральское Наливное	Ранетка Красная × Папировка
	Среднеукореняемые
Избранница	Антоновка Обыкновенная × Бельфлер-Китайка
Ароматное	Антоновка Обыкновенная × Бессемянка Мичуринская
Любава	Неизвестно
Джонатановое	Коричное Полосатое × Джонатан
Жемчужное	Сигне Тилиш × Уэлси
Студенческое	Уэлси × Бессемянка Мичуринская
Юность	Коричное Полосатое × Папировка
Былина	Неизвестно
Саянт	Янтарь × Самоцвет
Декабренок	Голден Граима × Коричное Полосатое
	Трудноукореняемые
Дружба народов	Антоновка Обыкновенная × Пепин Шафранный
Устойчивое	Антоновка Обыкновенная × Розмарин Белый
Летнее Полосатое	Сеянец неизвестного культурного сорта
Тунгус	Сеянец неизвестного сорта
Лада	Лалетино × Папировка
Юный Натуралист	Коричное Полосатое × Уэлси
Зоренька	Уэлси × Боровинка
Мартовское	Мекинтош × Антоновка Обыкновенная
Орлик	Мекинтош × Бессемянка Мичуринская
Солнцедар	Сеянец Аниса Алого Воробьевского
Слоненок	Сеянец Памяти Мичурина от свободного опыления
Балтика	Сеянец Боровинки
Снежок	Неизвестно

дерново-среднеподзолистые супесчаные с мощностью гумусового горизонта до 40–50 см, высоким содержанием подвижного фосфора и обменного калия, слабокислые или близкие к нейтральным. Сад залужен смесью трав, которые в течение лета многократно скашиваются. Система формирования деревьев – свободная с ограничением числа скелетных ветвей и высоты дерева на уровне 3,0–3,5 м.

Черенкование проводили в фазе начала затухания роста побегов, во второй половине июня. Побеги заготавливали с одного или нескольких деревьев из средней части кроны в количестве 20–50 шт. С одного побега из средней его части нарезали один черенок с 3–4 междоузлиями. Нижний лист удаляли, остальные оставляли без изменений. Черенки перевозили в полиэтиленовых мешках на Плодовую опытную станцию МСХА, обрабатывали их β-индолилмасляной кислотой (водные растворы – 50 мг/л, экспозиция 18–20 ч, или спиртовые растворы – 5 г/л, экспозиция 5–10 с) и высаживали в пленочную теплицу, оборудованную системой искусственного тумана без дополнительного обогрева субстрата. Субстратом служила смесь торфа с песком или перлитом в соотношении 1 : 1. Схема посадки черенков – 7 × 4–5 см. Работа

Таблица 2

Укореняемость (%) зеленых черенков яблони

Сорт	Год			Средняя	Доверительный интервал при P = 0,95
	1989	1990	1993		
Алтайское Новогоднее	93,1	96,5	–	94,8	83,9–99,8
Алтайское Багряное	100,0	89,3	–	94,6	85,5–99,4
Пепинка Алтайская	92,0	81,5	–	86,8	71,5–96,8
Московское Красное	87,5	87,1	80,0	84,9	68,5–95,9
Ранетка Ермолаева	85,7	74,2	–	80,0	64,4–95,7
Кузнецовское	44,4	100,0	82,3	75,6	60,7–90,5
Баллада	58,3	82,8	80,0	73,7	54,4–93,0
Фонарик	69,7	77,4	60,0	69,0	54,3–83,7
Уральское Наливное	25,4	79,4	85,0	63,3	47,3–79,3
Избранница	15,4	–	90,0	52,7	23,2–82,2
Ароматное	50,0	79,3	5,0	44,8	24,5–65,1
Любава	22,6	–	66,7	44,6	22,3–66,9
Джонатановое	7,7	–	80,0	43,8	20,2–67,4
Жемчужное	26,9	–	60,0	43,4	22,7–64,1
Студенческое	50,0	25,9	–	38,0	19,7–57,3
Юность	41,9	30,0	–	36,0	18,5–53,5
Былина	26,7	–	40,0	33,4	14,5–52,3
Саянт	4,3	–	60,0	32,2	9,3–55,1
Декабренок	58,8	4,3	30,0	31,0	10,2–51,8
Дружба Народов	0,0	–	50,0	25,0	4,4–45,6
Устойчивое	12,0	–	35,0	23,5	5,4–41,6
Летнее Полосатое	15,0	15,6	–	15,3	4,3–31,3
Тунгус	0,0	–	30,0	15,0	2,8–34,6
Лада	6,6	–	20,0	13,3	4,3–30,8
Юный Натуралист	15,6	–	10,0	12,8	3,0–28,1
Зоренька	0,0	–	10,0	5,0	0,0–20,0
Мартовское	0,0	–	10,0	5,0	0,0–20,0
Орлик	3,0	–	0,0	1,5	0,0–12,0
Солнцедар	0,0	–	0,0	0,0	0,0–5,5
Слоненок	0,0	–	0,0	0,0	0,0–4,5
Балтика	0,0	–	0,0	0,0	0,0–5,9
Снежок	0,0	–	0,0	0,0	0,0–5,2

туманообразующей установки, подготовка участка, уход и наблюдения за черенками, учет результатов укоренения осуществляли по общепринятой в МСХА методике [2]. После выкопки черенков осенью проводили подсчет укоренившихся и среди них выделили черенки 1-го разбора с хорошо развитой одревесневшей корневой системой, помещали их в полиэтиленовые мешки и хранили до весны следующего года в холодильной камере при температуре 0 ± 2°. Весной черенки высаживали на гряды в пленочную необогреваемую теплицу по схеме 20 × 7 см и доращивали в течение одного сезона. Результаты обрабатывали методами вариационной статистики. Доверительные интервалы для сортов, имеющих процент укоренения, близкий к 0 или 100, находили с использованием показателя σ [3].

Анализ полученных результатов позволил выделить группу легкоукореняемых сортов (со средним процентом укоренения 60), трудноукореняемых со средним процентом укоренения 20 и промежуточную группу среднеукореняемых сортов (табл. 1, 2). Группу легкоукореняемых составили 9 (28,1%), среднеукореняемых – 12 (37,5%) и трудноукореняемых – 11 (34,4%) сортов. Способность к образованию придаточных корней у зеленых черенков легко- и трудноукореняемых сортов мало зависела от условий года, в то время как среднеукореняемые сорта имели показатели, значительно различающиеся по годам. В соответствии с этим доверительные интервалы для легко- и трудноукореняемых сортов меньше, чем для среднеукореняемых. Большинство сортов

Таблица 3

Развитие корневой системы у черенков 1-го разбора в группе легкоукореняемых сортов яблони (1990 г.)

Сорт	Количество черенков 1-го разбора, %	Число корней 1-го порядка на один черенок, шт	Средняя длина корней 1-го порядка, см	Число порядков ветвления корней
Алтайское Новогоднее	86,2	26,1±3,04	12,6±0,55	2,6
Алтайское Багряное	82,1	12,7±0,93	12,5±0,59	2,6
Пепинка Алтайская	62,9	23,5±2,78	10,4±0,36	2,9
Московское Красное	74,1	13,4±1,07	9,5±0,22	2,5
Ранетка Ермолаева	70,9	20,4±1,81	12,3±0,47	2,9
Кузнецовское	96,5	15,3±1,88	12,7±0,88	3,1
Баллада	75,8	14,1±2,87	13,5±0,77	3,2
Фонарик	70,9	22,6±2,90	12,2±0,73	2,5
Уральское Наливное	52,9	9,4±1,14	14,3±0,66	3,1

промежуточной группы имело лучшую укореняемость в 1993 г., отличающимся довольно прохладным дождливым летом с низкой инсоляцией. Но несмотря на высокий процент укоренения, развитие корневой системы у них было слабым, гораздо хуже, чем в группе легкоукореняемых сортов. Только легкоукореняемые сорта во все годы исследований имели значительный процент укореняемых черенков 1-го разбора, которые обладали хорошей корневой системой и способны были в дальнейшем нормально расти и развиваться (табл. 3).

Больше всего черенков 1-го разбора было у сорта Кузнецовское – 96,5% от общего числа взятых черенков, меньше всего у Уральского Наливного – 52,9%. Число корней 1-го порядка варьировало от 9,4 (Уральское Наливное) до 26,1 шт. (Алтайское Новогоднее). Средняя длина корней 1-го порядка была наименьшей у сорта Московское Красное – 9,5 см, наибольшей – у Уральского Наливного – 14,3 см. По числу порядков ветвления корней черенки 1-го разбора мало различались в зависимости от сорта и имели в среднем 3 порядка. Прирост в 2–5 см в год укоренения был лишь у единичных черенков.

Сохранность укорененных черенков 1-го разбора в холодильнике в целом была высокой. У сортов Алтайское Багряное, Кузнецовское и Уральское Наливное она составила 100% (в табл. 4 приведены данные в процентах от числа черенков, высаженных на укоренение). У Московского Красного, Баллады и Фонарика выпад был около 5%, а у Алтайского Новогоднего, Пепинки Алтайской и Ранетки Ермолаева – около 15%. Прослеживается обратная зависимость между сохранностью черенков и количеством регенерированных корней, что отмечалось нами ранее в других опытах. При образовании большого числа корней черенки следует более рыхло упаковывать в пакеты и использовать субстрат.

Сила роста и биометрические показатели укорененных черенков в конце года выращивания были неодинаковы у разных сортов. Слабо росли черенки сортов Кузнецовское, Уральское Наливное, Московское Красное и Пепинка Алтайская. Высота корнесобственных растений этих сортов осенью в среднем составила 27,6 см, диаметр условной корневой шейки 5,7 мм (см. табл. 4). Сила роста других сортов (Алтайское Новогоднее, Алтайское Багряное, Ранетка Ермолаева, Баллада и Фонарик) была значительно больше и к концу сезона они превзошли слаборастущие сорта в 1,7 раза по высоте и в 1,3 раза по диаметру условной корневой шейки. У корнесобственных растений не было отмечено прямой корреляции между показателями роста надземной части и общей длиной корней 1-го порядка. Так, например, у сорта Кузнецовское с минимальными показателями высоты и диаметра условной корневой шейки общая длина корней 1-го порядка была больше, чем у пяти других сортов, в числе которых сильнорастущие Алтайское Багряное и Ранетка Ермолаева. Не обнаружено зависи-

Таблица 4

Развитие укорененных черенков яблони после года доращивания (1991 г.)

Сорт	Количество сохранившихся черенков после перезимовки, %	Выход растений после доращивания, %	Высота надземной части, см	Диаметр условной корневой шейки, мм	Сумма длин корней 1-го порядка, см
Алтайское Новогоднее	72,4	65,5	49,4±6,27	6,9±0,38	572,8±88,3
Алтайское Багряное	82,1	71,4	49,7±7,50	7,5±0,42	362,2±52,1
Пепинка Алтайская	55,5	37,0	32,2±3,15	6,0±0,05	426,4±59,2
Московское Красное	70,9	45,1	29,6±1,07	6,0±0,10	283,8±23,8
Ранетка Ермолаева	61,2	61,2	33,0±1,26	7,2±0,34	372,2±47,3
Кузнецовское	96,5	58,6	19,2±2,26	4,6±0,50	429,4±77,2
Баллада	72,4	62,0	47,0±6,71	7,9±0,47	640,6±93,2
Фонарик	67,7	58,0	57,4±8,57	7,4±0,24	550,8±51,4
Уральское Наливное	52,9	32,3	29,2±2,05	6,3±0,22	362,2±45,5

мости роста надземной части и от первоначальной (у укорененных черенков) длины корней. Чем лучше росли черенки, тем меньше была вероятность их гибели. Так, в группе сильнорастущих сортов выход растений с участка доращивания составил 85,6% от числа черенков, высаженных на доращивание, или 63,6% от числа черенков, высаженных на укоренение, в группе слаборастущих – 63,0 и 43,2% соответственно.

Рост укорененных черенков яблони в первый год после укоренения в значительной степени зависит от наличия доступных элементов питания [4]. Корневая система черенков еще очень слабая, ее поглотительная и синтетическая функции в основном направлены на обеспечение собственной жизнедеятельности. Рост надземной системы происходит активно в начале сезона за счет инициального роста и удлинения метамеров, заложенных и дифференцировавшихся в верхушечной почке в прошлые летний и осенне-зимний периоды. Затем у многих сортов наблюдается приостановка роста, а в случае недостатка питательных веществ, особенно фосфорных соединений, и полная остановка его и формирование новой верхушечной почки. Раннему окончанию роста способствует также недостаток влаги и высокая инсоляция. При правильном сбалансированном питании укорененных черенков и оптимальном режиме полива различия в росте между сортами несущественны и только в последующие годы они начинают выявляться. Поэтому и в данном опыте слаборослость некоторых сортов скорее связана с несовершенством агротехники, чем проявлением такой силы роста, которая присуща сорту генетически.

Анализ способности к размножению зелеными черенками сортов в зависимости от их происхождения (см. табл. 1) показал, что легкоукореняемые сорта в качестве материнской формы имеют различные ранетки или сорт Пепин Шафранный, которые сами хорошо укореняются. У средне- и трудноукореняемых сортов материнской формой являются трудноукореняемые Антоновка Обыкновенная, Коричное Полосатое, Боровинка, Анис и др. Полученные данные согласуются с сделанным ранее заключением, что способность к регенерации придаточных корней у зеленых черенков яблони передается по наследству и определяется прежде всего материнской формой [5]. Сорта, происхождение которых связано с китайками, ранетками, которые, в свою очередь, ведут начало от различных форм Malus baccata (L.) Borh., относительно легко размножаются зелеными черенками по сравнению с трудноукореняемыми сортами, в которых прослеживается влияние M. sylvestris (L.) Mill. Группа среднеукореняемых сортов, по-видимому, имеет легкоукореняемых предков, влияние которых сказывается в наиболее благоприятные для укоренения годы.

Таким образом, в результате проведенных исследований выделена группа сортов яблони, хорошо размножаемых зелеными черенками. Большинство сортов этой группы мелкоплодные, зимостойкие, урожайные, устойчивые к парше [6]. Плоды отличаются высоким содержанием витаминов и других биологически активных веществ и служат прекрасным сырьем для приготовления соков, компотов, варенья. Они имеют приятный вкус и при употреблении в свежем виде. Деревья декоративны. Родство с сибирской ягодной яблоней предполагает их высокую морозостойкость и нормальное развитие при сумме активных температур ниже уровня, требуемого для развития крупноплодных сортов. Сорт Московское Красное имеет плоды средней величины (масса 135–190 г), зимнего срока созревания, хорошего кисло-сладкого вкуса. Он урожайный, скороплодный, устойчив к парше, но недостаточно зимостойкий. Поэтому рекомендуется выращивать его в более благоприятных условиях. Размножение этих сортов на собственных корнях могут осуществить любые питомники, имеющие современное техническое оснащение. Для получения стабильно высоких результатов необходимо выполнение следующих основных условий: безупречность работы установки искусственного тумана, обработка черенков ауксинами и черенкование в фазу начала затухания роста побегов (до формирования верхушечной почки). Для укоренения названных сортов не обязательно применять дополнительный обогрев субстрата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Маслова В.А., Тарасенко М.Т.* Некоторые биологические особенности корнесобственной яблони, полученной из зеленых черенков // Изв. ТСХА. 1979. Вып. 2. С. 125–135.
2. *Тарасенко М.Т., Ермаков Б.С., Прохорова З.А., Фаустов В.В.* Новая технология размножения растений зелеными черенками. М.: ТСХА, 1968. 69 с.
3. *Урбах В.Ю.* Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Наука, 1963.
4. *Маслова В.А., Скалий Л.П.* Особенности роста укорененных зеленых черенков яблони // Проблемы вегетативного размножения в садоводстве. М.: ТСХА, 1985. С. 32–39.
5. *Тарасенко М.Т., Маслова В.А.* Вегетативное корнесобственное размножение яблони // Изв. ТСХА. 1974. Вып. 3. С. 127–142.

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

SUMMARY

Maslova V.A., Udachina E.G., Gorbunov Y.N. **The capability of the recently introduced apple cultivars for propagation by softwood cuttings**

The paper reports the experimental data on 32 new apple cultivars received by the Main Botanical Garden from the leading breeding centres in the recent years. Based on the studies, a number of cultivars were selected which are characterized by a high capability for propagating by softwood cuttings. Also in this paper are recommendations on the methods and techniques for reproduction.

УДК 581.132:633.11

© Е.Б. Кириченко, Л.М. Котова, А.А. Котов, А. Кудрэ, 1995

ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ИНДОЛИЛУКСУСНОЙ КИСЛОТЫ В УЗЛАХ КУЩЕНИЯ ПШЕНИЦЫ В ПРОЦЕССЕ ЗИМОВКИ

Е.Б. Кириченко, Л.М. Котова, А.А. Котов, А. Кудрэ

Наши предыдущие исследования показали, что физиологическое состояние растений озимых злаков в осенне-зимне-весенний период претерпевает непрерывные изменения. Ведущую роль в осуществлении перестроек обмена веществ в этот период оказывает температура воздуха и почвы. Вместе с тем судьба растений на этапах осеннего закаливания, зимовки и возобновления вегетации определяется всем комплексом постоянно меняющихся внешних условий. Их резкие сдвиги вызывают у растений состояние многофакторного стресса. Расшифровка физиологической природы зимних стрессов представляет одну из сложнейших задач физиологии озимых злаков [1–6].

В течение почти двадцати лет мы изучали влияние климатических условий на динамику физиологического состояния и выживание растений злаков в посевах. Следует отметить, что стабильные суровые зимы, которые были характерны для Московской области в прошлом, теперь относительно редки. Для нынешней экологической ситуации более характерны зимы с большой амплитудой колебаний внешних условий. При этом возможно выпревание озимых злаков в разной степени вплоть до гибели не только надземной части растений, но и узлов кущения. Поэтому возникла необходимость более углубленной трактовки самого понятия покоя зимующего растения злаков. При зимовках, сопровождающихся длительным поддержанием положительной температуры (0,5–1°) в верхнем слое почвы на уровне узлов кущения, во второй половине зимы (февраль, март) происходит гибель сформированных осенью четвертого и пятого литьев. Более молодые заканчивают онтогенез еще осенью. Под снегом развертываются шестой и седьмой листья и осуществляется активный морфогенез конусов нарастания, достигающих II–III этапов органогенеза к моменту выхода из зимовки.

Физиологическая концепция устойчивости озимых злаков к неблагоприятным факторам среды, прежде всего к низким температурам, в последнее время базировалась на результатах, полученных в контролируемых условиях. Однако при этом имитация состояний растений, подобных тем, которые принято называть зимними стрессами, практически невозможна. В результате сложились упрощенные схемы трактовки причин гибели и стратегии выживания зимующих хлебных злаков.

Для адекватного объяснения сущности протекающей в растении в период осеннего закаливания реорганизации обмена веществ особое значение имеют знания об энергообеспечении биосинтетических и метаболических превращений. Мы установили, что при холодовом стрессе (20° → 4°) у озимых злаков происходит повышение активности нетто-фотосинтеза и суточного баланса CO_2-газообмена. По-видимому, в этом состоянии растение расходовало усвоенный углерод более экономно, нежели при оптимальной температуре. Эффект повышения активности фотосинтеза при холодовом стрессе определялся генотипом, температурой выращивания и яровизации растений, составом популяций сорта [4, 5].

Наряду с этим динамика физиологического состояния растения в осенне-зимне-весенний период зависит от гормонального баланса. Фитогормоны выполняют регуляторную роль в приспособлении растения к низкой температуре – содержание ИУК в листьях и узлах кущения озимой пшеницы [7, 8] и колеоптилях ржи [9, 10] уменьшается. В осенне-зимне-весенний период отмечены более высокий уровень содержания АБК и меньшее содержание цитокининов у более зимостойкого сорта пшеницы [11].

Роль индолилуксусной кислоты в процессе зимовки растений злаков не исследована. В этой связи нашей задачей было изучение динамики содержания свободной и связанной ИУК в узлах кущения растений сортов пшеницы, отличающихся зимостойкостью, в осенне-зимне-весенний период.

Объектами исследования были 'Мироновская 808' и 'Мироновская 61', выведенные в Мироновском институте селекции пшеницы (Киевская обл.), и 'Колубара', выведенная в Университете Нови Сад (Югославия). Опыт проводили на экспериментальном участке лаборатории физиологии и биохимии растений ГБС РАН в 1990–1991 гг. Определения содержания ИУК выполнены с использованием модифицированного нами метода непрямого конкурентного иммуноферментного твердофазного анализа. Очистку растительного экстракта и гидролиз связанных эфирных конъюгатов ИУК проводили по В. Сандбергу [12]. Для анализов брали узлы кущения длиной

6–7 мм, тщательно очищенные от прилегающих (сопредельных) тканей корня. В одной пробе было шесть–семь узлов кущения, повторность трех-четырехкратная. Статистическую обработку данных проводили с использованием уравнения, описанного в монографии Г.Н. Зайцева [13].

Динамика минимальной температуры почвы на уровне узлов кущения свидетельствовала об относительно стабильном режиме зимовки растений, которые под снежным покровом не проявляли ростовой активности и признаков развития конусов нарастания. Содержание сухой биомассы в одном узле кущения в период закаливания (первая половина октября) возрастало, затем к середине ноября, т.е. к моменту вступления в зимовку, снизилось (рис. 1). В процессе зимовки содержание сухой биомассы в узлах кущения всех трех сортов изменилось незначительно, сохранившись на несколько более высоком уровне по сравнению с моментом вступления в зимний покой. Накопление сухих веществ узлом кущения на этапе закаливания могло происходить, главным образом, в результате поступления и отложения в запас ассимилятов из надземной части растения. Вместе с тем определенный вклад, по-видимому, вносят процессы биосинтезов, реализующиеся в тканях узлов кущения. До сих пор считалось, что у зимующего в условиях суровой зимы растения в узле кущения почти полностью прекращаются метаболические превращения. Наши многолетние данные убеждают в том, что даже в стабильные морозные зимы содержание сухих веществ в узлах кущения злаков в период с декабря по март может заметно изменяться. Однако эти изменения значительно меньше, чем те, которые одновременно происходят в листьях. При этом может происходить увеличение биомассы узлов кущения. Интерпретация этих данных затруднена тем, что в процессе зимовки происходит изменение состава растений в результате гибели наименее зимостойких из них.

Содержание свободной ИУК понижалось в узле кущения при закаливании растений и возрастало в ходе самой зимовки, к моменту выхода растений из зимовки оно резко снижалось. Аналогичная динамика выявлена и в содержании связанной ИУК в одном узле кущения. Некоторые отличия проявились в осенний период и в точке максимума (рис. 2–4). Перед переходом к весеннему снижению количество связанной ИУК в 1,5–2 раза превышало количество свободной ИУК в расчете на один узел кущения (см. рис. 3). У 'Мироновской 808', отличающейся повышенной зимостойкостью, содержание свободной ИУК возрастало с большей интенсивностью и достигало максимума в наиболее морозный период (январь, февраль), а в марте происходило резкое снижение содержания ИУК. У 'Колубары' происходил медленный подъем, а у 'Мироновской 61' устанавливался относительно стабильный уровень с достижением максимума содержания к концу марта, а затем происходил резкий спад к апрелю. В осенний период вегетации растений у всех изученных сортов выявлен одинаковый характер изменения концентрации ИУК. В зимний период у устойчивых и неустойчивого сорта проявились резкие различия в динамике содержания ИУК.

Понижение уровня свободной и связанной ИУК в период закаливания, а затем резкое повышение его у изученных сортов имеет, по-видимому, разные механизмы. У 'Мироновской 808' и 'Мироновской 61' изменение содержания свободной ИУК, возможно, происходит в результате перераспределения фонда ИУК между свободной и связанной формами. Падение и затем повышение уровня как свободной, так и связанной ИУК у 'Колубары' в период закаливания может указывать на осуществление ее синтеза и распада.

Несмотря на сходную тенденцию повышения содержания ИУК у всех трех сортов, проявились резкие различия в характере изменений уровня ИУК в зимний период и при возобновлении весенней вегетации. У 'Мироновской 808' зимой количество ИУК в узле кущения поддерживалось на высоком уровне, превышая таковой у других сортов почти в два раза (рис. 4). В момент выхода из зимовки у 'Мироновской 808' происходил резкий спад содержания ИУК, в то время как у двух других сортов еще некоторое время продолжалось накопление ИУК, характерное для зимнего периода.

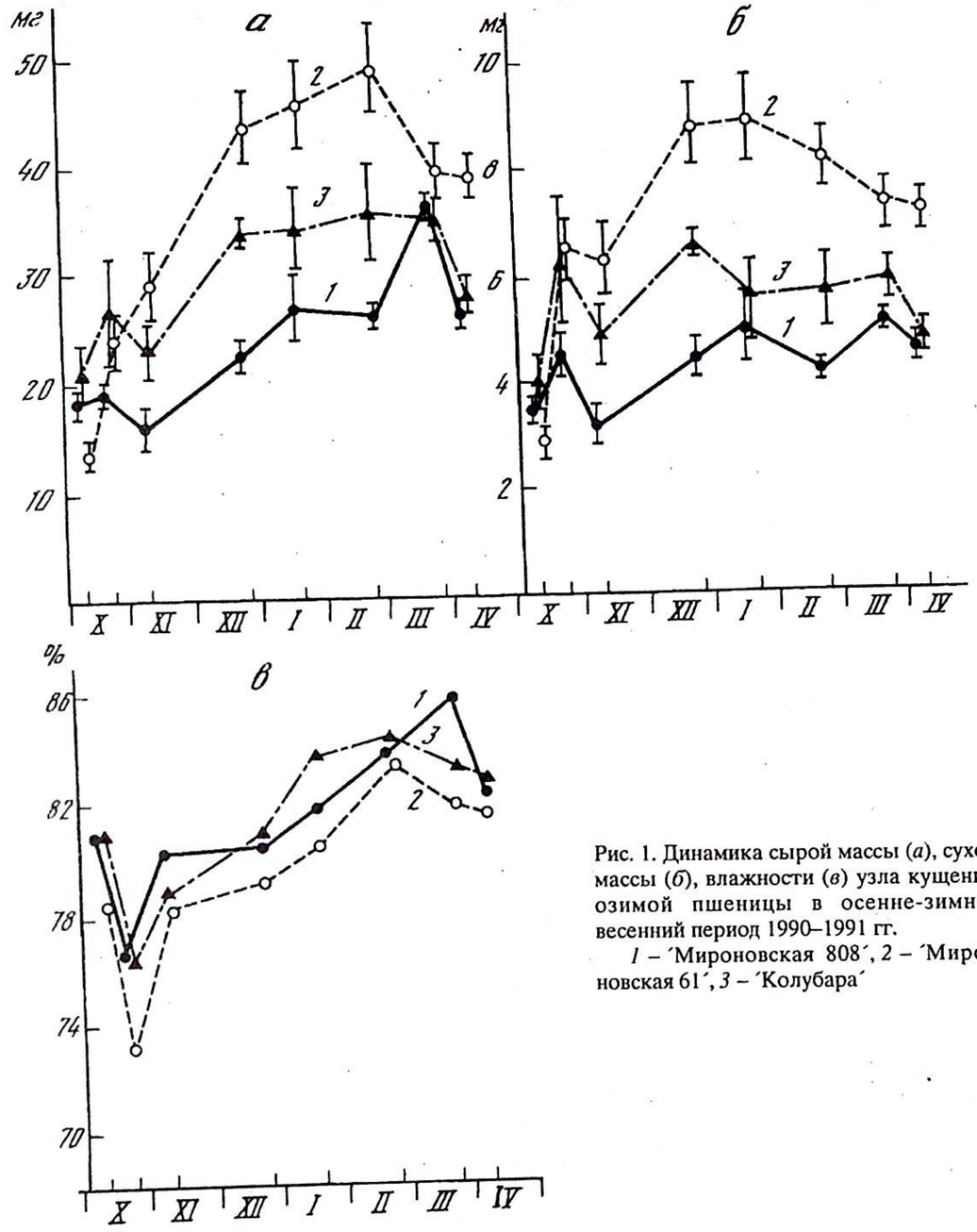


Рис. 1. Динамика сырой массы (*а*), сухой массы (*б*), влажности (*в*) узла кущения озимой пшеницы в осенне-зимне-весенний период 1990–1991 гг.

1 – 'Мироновская 808', *2* – 'Мироновская 61', *3* – 'Колубара'

Затем происходило резкое снижение с разрывом во времени, равном одному месяцу. В марте происходило раззакаливание растений, вследствие чего их устойчивость к неблагоприятным факторам зимовки резко снижалась. У 'Мироновской 808' содержание ИУК в этот момент было столь же незначительным, как и в осенний период, а у 'Колубары' и 'Мироновской 61' устанавливался максимум содержания как свободной, так и связанной ИУК. В дальнейшем, в течение апреля, содержание ИУК у этих сортов снижалось аналогично 'Мироновской 808'. Таким образом, наиболее существенные различия в содержании ИУК в узлах кущения отличающихся зимостойкостью сортов проявлялись в фазе выхода из зимовки и активации процессов роста листьев и корней. Эти результаты подтверждают ранее выявленные различия терморезистентности фотосинтетического аппарата контрастных по степени зимостойкости сортов и отдаленных гибридов хлебных злаков [2, 5, 6]. Можно полагать, что эти физиолого-биохимические показатели могут рассматриваться в качестве важных

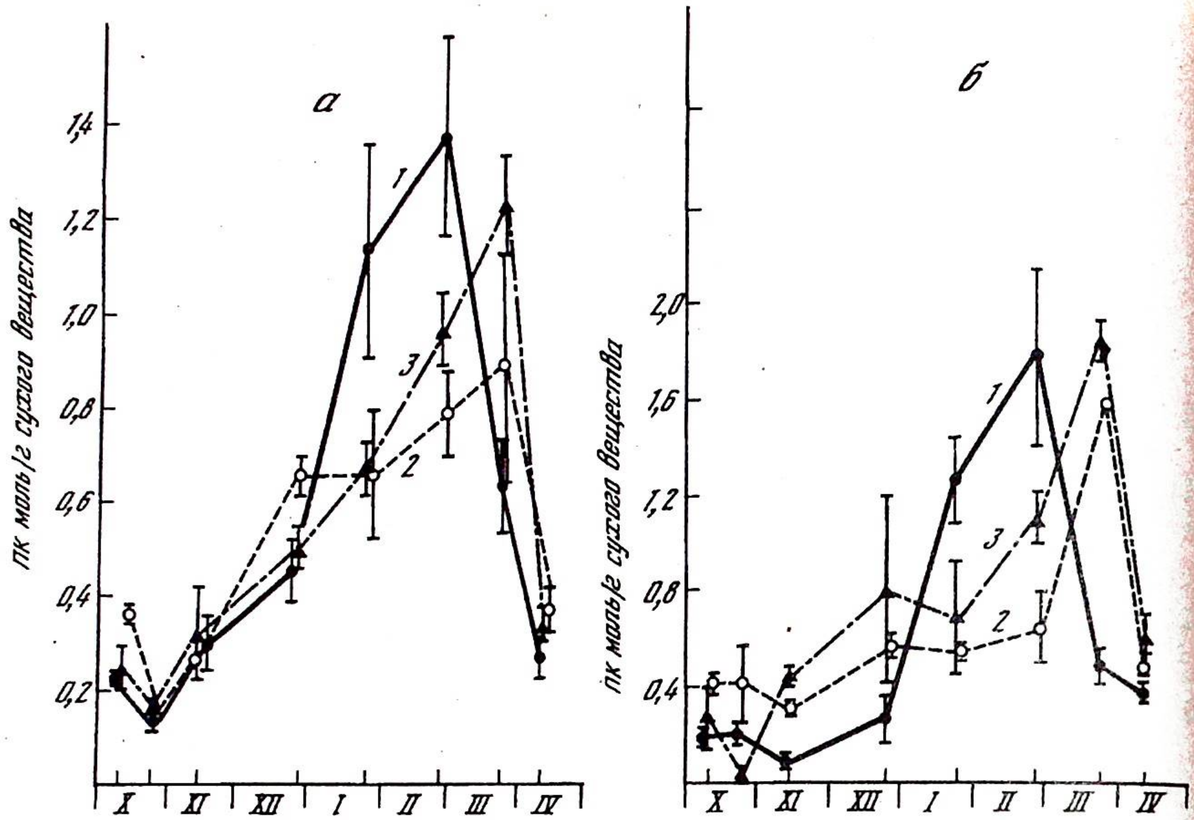
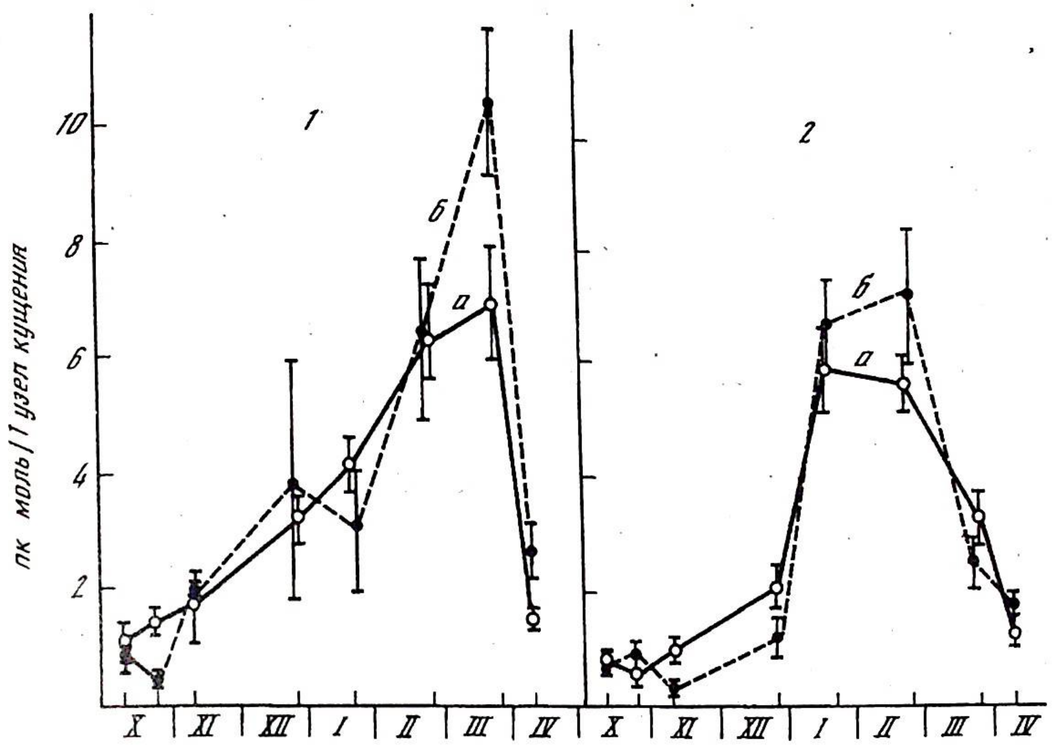


Рис. 2. Содержание свободной (*а*) и связанной (*б*) ИУК в узлах кущения озимой пшеницы в осенне-зимне-весенний период 1990–1991 гг.

Усл. обозн. см. рис. 1



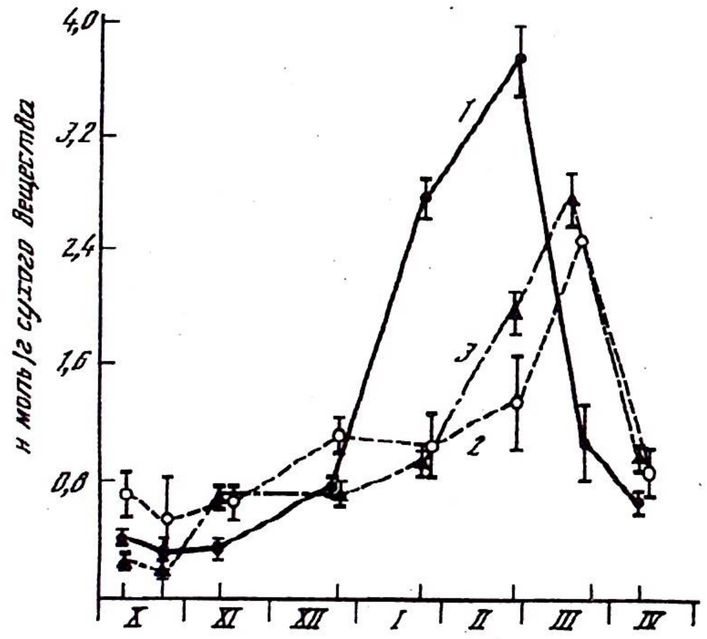


Рис. 4. Общее содержание ИУК в узлах кущения озимой пшеницы в осенне-зимне-весенний период 1990–1991 гг.

Усл. обозн. см. рис. 1

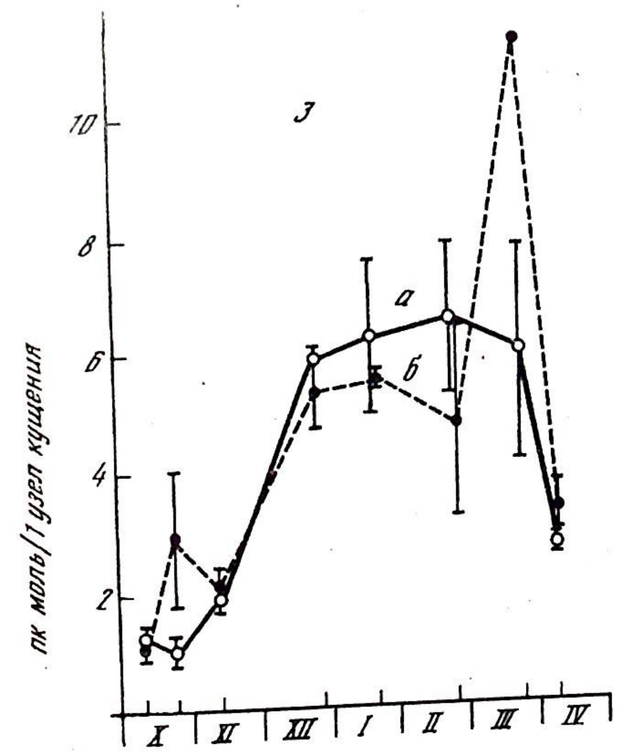


Рис. 3. Содержание свободной (*а*) и связанной (*б*) ИУК в одном узле кущения озимой пшеницы в осенне-зимне-весенний период 1990–1991 гг.

1 – 'Колубара', 2 – 'Мироновская 808', *3* – 'Мироновская 61'

элементов в разрабатываемой нами системе критериев оценки зимостойкости озимых злаков. В этой связи необходимо детальное изучение динамики содержания гормонов на всех основных этапах осенне-зимне-весеннего периода вегетации растений, что позволит получить разультаты, представляющие ценность для селекции озимых колосовых культур.

ВЫВОДЫ

В период зимовки озимой пшеницы – в условиях, исключающих заметную активность процессов роста и морфогенеза, – в узлах кущения осуществляются метаболические превращения, сопровождающиеся изменениями содержания сухой биомассы. Характер этих изменений существенно не отличался у зимостойких и незимостойкого сортов.

В узлах кущения пшеницы в осенне-зимне-весенний период содержание свободной и связанной ИУК существенно изменяется, но характер изменений обеих форм гормона сходен.

В период закаливания содержание ИУК в узлах кущения как зимостойких, так и незимостойких сортов невысокое. Изменение содержания ИУК у зимостойких сортов на данном этапе происходит за счет перераспределения фонда гормона между двумя его формами. У неустойчивого сорта пшеницы это изменение, вероятно, происходит в результате активного синтеза и распада ИУК.

Динамика содержания ИУК в период зимовки и в фазе возобновления процессов роста у зимостойких и незимостойкого сортов характеризуется существенными различиями. Максимум накопленной ИУК и зимостойкого сорта 'Мироновская 808' сохранялся в период действия наиболее низких температур, у 'Мироновской 61' и 'Колубары' – в фазе выхода растений из зимовки и начала весенней вегетации.

Представленные данные свидетельствуют о том, что несмотря на отсутствие активного морфогенеза физиологическое состояние узлов кущения исследованных сортов пшеницы в процессе зимовки существенно изменяется. Динамика содержания фитогормонов на заключительном этапе зимовки, по-видимому, отражает эндогенный ритм подготовки узла кущения к возобновлению роста конусов нарастания и меристем (зачатков вторичных стеблей и корней), который реализуется после стаивания снега и начала фотосинтетической деятельности растения в ранневесенний период. Характер реорганизации обмена вещества в узлах кущения в этот период определен уровнем зимостойкости сорта.

Настоящее исследование выполнено в рамках проекта "Селекция озимой пшеницы "ГНТП". Высокоэффективные способы производства продовольствия. Авторы выражают благодарность РАСХН за материальное содействие в выполнении данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Кириченко Е.Б., Кириченко А.Б., Андреев Л.В.* и др. Биофизические характеристики устойчивости хлебных злаков к низким температурам // Использование биофизических методов в генетико-селекционном эксперименте. Кишинев: Штиинца, 1977. С. 101.
2. *Кириченко Е.Б.* Механизмы терморезистентности и зимостойкость злаков // Научно-методические основы селекции сортов интенсивного типа, устойчивых к неблагоприятным условиям климата. Жодино: Бел. НИИЗ, 1981. С. 21–24.
3. *Кириченко Е.Б.* Физико-химические факторы экорезистентности растений в онто- и филогенезе. Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1984. 13 с.
4. *Кириченко Е.Б., Кудрэ А., Вейссейр Ф.* и др. Действие низкой температуры на CO_2-газообмен злаков // ДАН СССР. 1991. Т. 317, № 1. С. 246–251.
5. *Кириченко Е.Б., Кудрэ А., Вейссейр Ф.* Повышение активности нетто-фотосинтеза и баланса CO_2-газообмена при холодовом стрессе у озимой пшеницы: Роль температуры выращивания растений // Там же. № 4. С. 1020–1023.
6. *Кириченко Е.Б., Чернядьев И.И., Воронкова Т.В.* Экорезистентность фотосинтетического аппарата хлебных злаков в осенне-зимний период // Второй съезд Всесоюз. о-ва физиологов растений. М.: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1992. Ч. 2. С. 100.
7. *Проценко Д.Ф., Мишустина П.С., Остаплюк Е.Д.* Особенности роста и динамика ростактивирующих веществ у различных сортов озимых культур и кукурузы в связи с их морозо- и холодостойкостью // Физиологически активные вещества и их применение в растениеводстве. Вильнюс: Минтис, 1965. С. 161–165.
8. *Виноградова В.В.* Динамика стимуляторов и ингибиторов роста в связи с морозоустойчивостью озимой пшеницы // Физиологические основы устойчивости растений к заморозкам и пониженным температурам. Петрозаводск, 1971. С. 81–82.
9. *Туманов И.И., Трунова Т.И.* Влияние ростовых процессов на способность к закаливанию тканей озимых растений // Физиология растений. 1958. Т. 5, № 2. С. 112–122.
10. *Трунова Т.И.* Влияние индолилуксусной кислоты на морозостойкость озимых злаков // Там же. 1968. Т. 15, № 5. С. 773–777.
11. *Taylor J.S., Bhalla M.K., Robertson J.M., Piening L.J.* Cytokinins and abscisic acid in hardening winter wheat // Canad. J. Bot. 1990. Vol. 68, N 7. P. 1597–1601.
12. *Sundberg B.* Influence of extraction solvents (buffer, methanol, acetone) and time of the quantification of indole-3-acetic acid in plants // Physiol. plant. 1990. Vol. 78, N 2. P. 293–297.
13. *Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва;
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва
Университет г. Клермон Ферран, Франция.

SUMMARY

Kirichenko E.B., Kotova L.M., Kotov A.A. Coudret A. **Dynamics of indoleacetic acid content in tillering nodes of wheat during wintering**

The dynamics of indoleacetic acid content in tillering nodes of two winters hardy wheat varieties Mironovskaya 808, Mironovskaya 61 and one less hardy variety Kolubara, was studied. The studies have shown different types of indoleacetic acid accumulation in hardy and non-hardy varieties. Evaluation of wheat winter-hardiness by indoleacetic acid content in tillering nodes is suggested.

СОДЕРЖАНИЕ

Андреев Л.Н. Итоги научной деятельности Главного ботанического сада Российской академии наук за 50 лет 3

Головкин Б.Н. Фундаментальные проблемы интродукционного поиска новых полезных растений .. 11

Плотникова Л.С. Основные направления интродукции древесных растений в России на современном этапе 18

Трулевич Н.В. Роль коллекций растений природной флоры в оптимизации растительного покрова . 23

Удачина Е.Г., Горбунов Ю.Н. Интродукция дикорастущих видов плодовых и ягодных растений в ГБС РАН 27

Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Мухина Л.Н., Плотникова Ю.М., Ткаченко О.Б., Каштанова О.А., Овчинников И.М., Постникова Н.Л., Шатило В.И. Патогены и вредители растений-интродуцентов ГБС РАН 33

Семенов В.И. Основные направления исследований по отдаленной гибридизации 38

Полева Л.В., Любимова В.Ф. Отдаленная гибридизация пшеницы с пыреем удлиненным 48

Андреев Л.Н., Талиева М.Н. Физиология взаимоотношений растения-хозяина и патогена: роль физиологически активных веществ 61

Александрова М.С. Интродукция вересковых из разных флористических областей в России 68

Плотникова Л.С., Якушина Э.И. Совершенствование ассортимента зеленых насаждений Москвы и их роль в оптимизации среды 72

Научные сообщения

Скворцов А.К. Энотера длиннотрубчатая (Oenothera longissima Rydb.) в природе и в интродукции .. 78

Русанович И.И. Тамариксы Нижнего Поволжья 80

Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н., Каплан В.М. Напочвенный покров старых усадебных парков, проблемы его охраны и реставрации 89

Макридин А.И., Беляева Ю.Е. Старинные усадебные парки Ярославской области как резерваты ценных древесных экзотов 94

Сендзюк Т.А., Духарев В.А. Сравнительное изучение полиморфизма в интродукционных популяциях Cytisus ruthenicus и C. aggregatus 99

Залукаева Г.Л. Возрастная и экологическая дифференциация корней эпифитных орхидных 106

Трофимова И.А. О таксономическом значении признаков проростков и всходов у представителей семейства Acanthaceae Juss. s. l. 116

Маслова В.А., Удачина Е.Г., Горбунов Ю.Н. Способность к размножению зелеными черенками интродуцированных сортов яблони 127

Кириченко Е.Б., Котова Л.М., Котов А.А., Кудрэ А. Изменение содержания индолилуксусной кислоты в узлах кущения пшеницы в процессе зимовки 132

CONTENTS

Andreev L.N. The 50 years of the Scientific Activities of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences 3

Golovkin B.N. The Basic Problems of the Introduction Search for New Useful Plants 11

Plothikova L.S. Main trends of Introduction of woody plants in Russia 18

Trulevich N.V. The Native Flora Plants Collections and Their Role in Optimizing the Vagetative Cover 23

Udachina E.G., Gorbunov Y.N. Introduction of Wild Fruit trees and Berries in the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences 27

Sinadsky Y.V., Kozarzhevskaya E.F., Matveeva M.F., Mukhina L.N., Plothikova J.M., Tkachenko O.B., Kashtanova O.A., Ovchinnikov I.M., Postnikova N.L., Shatilo V.I. Pathogens and Pests of Plants Introduced in the MBG RAS 33

Semenov V.I. Basic Branches of Research in Remote Hybridization 38

Poleva L.V., Lyubimova V.F. Remote Hybridization of Wheat and Elytrigia elongata (Host.) Nevski 48

Andreev L.N., Taliyeva M.N. The Physiology of Host-Pathogen Relationship: the Role of Physiologically Active Agents 61

Alexandrova M.S. Introduction of the Ericaceae Species in Botanic Gardens of Russia 68

Plotnikova L.S., Yakushina E.I. Assortment of Plants for Urban Landscaping in Moscow and its Role in Optimization of Urban Environment 72

Reports

Skvortsov A.K. Oenothera longissima Rydb. in Nature and Introduction 78

Rusanovich I.I. Tamarisks of the Lover Volga Region 80

Polyakova G.A., Rotov R.A., Shvetsov A.N., Kaplan B.M. Ground cover in Old Estate Pakr, Preservation and Reestablishment 89

Makridin A.I., Belyaeva Y.E. Old Estate Parks of Yaroslavl Province as Reservations of Valuable Woody exotics 94

Sendzyuk T.A., Duharev V.A. Comparative Studies of Polymorphism in Introduced Populations of Cytisus ruthenicus and C. aggregatus 99

Zalukayeva G.L. Ecological and Age Differentiation of Roots of Epiphytic Orchids 106

Trofimova I.A. On the Taxonomic Value of Seedling Features in the Acanthaceae Family 116

Maslova V.A., Udachina E.G., Gorbunov Y.N. The Capability of the Recently Introduced Apple Cultivars for Propagation by Softwood Cuttings 127

Kirichenko E.B., Kotova L.M., Kotov A.A., Kudre A. Dynamics of indoleacetic acid content in tillering nodes of Wheat during wintering 132

Научное издание

Бюллетень
Главного ботанического сада

Выпуск 171

Утверждено к печати
Главным ботаническим садом
им. Н.В. Цицина
Российской академии наук

Заведующая редакцией "Наука – биология, химия"
Е.В. Тихомирова
Редактор *Г.П. Панова*
Художественный редактор *Н.Н. Михайлова*
Технический редактор *О.Б. Черняк*
Корректор *Ф.Г. Сурова*

Набор выполнен в издательстве
на компьютерной технике

ИБ № 1497
Л.Р. № 020297 от 27.11.91

Подписано к печати 16.02.95. Формат 70×100 $^{1}/_{16}$
Гарнитура Таймс. Печать офсетная
Усл.печ.л. 11,7. Усл.кр.отт. 11,8. Уч.-изд.л. 13,6
Тип. зак. 584

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

ПРАВИЛА ПРЕДСТАВЛЕНИЯ РУКОПИСЕЙ В "БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

1. В "Бюллетене Главного ботанического сада" публикуются в основном оригинальные статьи, написанные по результатам законченных экспериментальных работ и выполненные в пределах тематики, разрабатываемой ботаническими садами. Обзорные статьи и материалы по истории науки к печати не принимаются.

2. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны. Их объем не должен превышать 12 страниц машинописного текста, включая таблицы, список литературы и иллюстрации.

3. К статье, направляемой в "Бюллетень", должны быть приложены необходимая документация и краткий реферат на английском языке (не более 0,5 страниц машинописного текста через два интервала). В реферате сжато излагаются существо работы и основные выводы.

4. В редколлегию "Бюллетеня" представляются два экземпляра рукописи, перепечатанных на пишущей машинке через два интервала.

5. Латинские названия растений, формулы и условные обозначения также должны быть напечатаны на машинке. Указывать авторов таксонов не обязательно, но в сноске необходимо привести источники, по которым даются латинские названия растений. Если авторы таксонов приводятся, то их следует указывать лишь при первом упоминании таксона в тексте или в таблице, содержащей перечень видов.

6. Ссылки на литературу в тексте даются цифрами, заключенными в квадратные скобки. Список литературы составляется в порядке упоминания источников в тексте и печатается на отдельном листе.

В библиографическом описании источника последовательно приводятся: порядковый номер; фамилия и инициалы автора; название книги или статьи (с указанием названия книги, сборника или журнала, в которых она опубликована). Для монографий, сборников указывается место издания (город); издательство или издание; год издания и общее число страниц; для статей из журналов – год, том, номер, выпуск и страница (от и до); для авторефератов диссертаций указывается также место защиты. Например:

1. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
2. Род Шафран – Crocus L. // Флора Европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 293–299.
3. Колобов Е.С. Экологическая дислокация шиповников Дагестана // Бюл. Гл. ботан. сада. 1982. Вып. 125. С. 34–40.
4. Габриэлян Э.Ц. Род Sorbus L. в Западной Азии и Гималаях: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван: БИН АН СССР, 1974. 40 с.

Описания депонированных работ и авторских свидетельств приводятся в следующем порядке, например:

Косых В.М., Голубев В.Н. Современное состояние редких и эндемичных растений Горного Крыма / Гос. Никитский ботан. сад. 1983. 119 с. Деп. в ВИНИТИ 03.06.83, № 3360–83.

А.с. 753386 (СССР). МКИ А050 8/10. Жатка зерновых культур / Ярмашев Ю.Н., Кукушкин В.И. Заявл. 07.10.77, № 2532810–15. Опубл. в Б.И. 1980, № 29. С. 30.

7. Картографический материал принимается только на контурных картах последних лет издания или в виде схем.

8. Повторение одних и тех же данных в тексте, графиках и таблицах не допускается.

9. Иллюстрации (рисунки, графики и фотографии) объединяются общей нумерацией в тексте и в "Описи рисунков". Все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к рисункам, которые следует максимально разгрузить от текста. В тексте обязательны ссылки на номера рисунков и таблиц.

10. Графики, чертежи и рисунки должны быть выполнены тушью на плотной бумаге, ватмане, кальке или миллиметровке и представляются в одном экземпляре. Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах, отпечатанных на белой глянцевой бумаге. Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при их воспроизведении не требовалось уменьшение более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации мягким карандашом без нажима делаются надписи – указываются номер рисунка по описи, автор и название статьи, отмечается верх и низ рисунка. Лицевая сторона одного из экземпляров фотографии не должна иметь пояснительных условных знаков. Подписи к рисункам и картам представляются на отдельном листе перепечатанными на машинке через два интервала.

11. Редколлегия оставляет за собой право делать в рукописи необходимые исправления, сокращения и дополнения. После рецензирования рукопись может быть возвращена автору для доработки. Копия отредактированного экземпляра направляется автору для окончательной проверки и подписи в печать. Этот экземпляр заменяет корректуру и должен быть срочно возвращен в редакцию без перепечатки. Невозвращение копии рукописи в срок не приостанавливает публикацию статьи.

12. При направлении рукописи в редакцию обязательно указывать почтовый индекс и телефон (домашний или служебный), фамилию, имя, отчество (полностью), специальность, должность и звание автора.

13. Рукописи следует направлять по адресу: 127276, Москва И-276, Ботаническая ул., 4, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, редакция Бюллетеня ГБС".

14. Статьи, составленные без соблюдения настоящих правил, редколлегией не рассматриваются и возвращаются авторам.

"Бюллетень ГБС" – безгонорарное издание, автор дает письменное согласие на публикацию материалов на данных условиях. Оттиски статей не изготавливаются; следует заказывать "Бюллетень ГБС" через систему магазинов "Академкнига".