I-120
111

ISSN 0366—502 X

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск 111

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

1979

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ГЛАВНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск 111

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1979

[illegible]

УДК 58(06)

В выпуске опубликованы материалы по характеристике древесных экзотов парков Белорусского Полесья, развитию древесных растений флоры Туркмении в культуре, особенностям сеянцев хвойных, выращенных из семян с разной степенью развития зародыша, приемам интродукции цингерии Биберштейна на Нижней Волге и мушмулы обыкновенной на Апшероне. Предлагается графический метод прогноза начала и конца вегетационного периода, описываются побеговая система и морфогенез ройены блестящей, тритонии и лаперузии, якорцев стелющихся и эфиромасличной розы, типы каулифлории у древесных растений в Крыму и аномалии развития интродуцированных луков в Казахстане. Приводятся данные физиолого-биохимического исследования плодов яблони, листовых форм бегонии, корольковии Севердова, полыни розоволистковой, опадающих листьев древесных интродуцентов, о наследовании витаминности ягод у гибридов смородины, особенностях дифференцировки клеток, кариотипе кипариса лузитанского, а также эмбриологии лапины крылоплодной и резухи кавказской. Сообщается о советской ботанической экспедиции в США и дается рецензия на книгу Е. Л. Кордюм «Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений».

Выпуск рассчитан на работников ботанических садов, биологов широкого профиля, озеленителей и любителей природы.

Ответственный редактор

академик *Н. В. Цицин*

Редакционная коллегия:

А. В. Благовещенский, В. Н. Былов, В. Ф. Верзилов, В. Н. Ворошилов, И. А. Иванова, Г. Е. Капинос (отв. секретарь), *З. Е. Кузьмин, П. И. Лапин* (зам. отв. редактора), *Л. И. Прилипко, Ю. В. Синадский, А. К. Скворцов*

Б 21006—059
055(02)—79 567—79

П93086

© Издательство «Наука», 1979 г.

БИБЛИОТЕКА
Киргиз. ССР
О. Э.

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

ДРЕВЕСНЫЕ ЭКЗОТЫ СТАРИННЫХ ПАРКОВ БЕЛОРУССКОГО ПОЛЕСЬЯ

А. Т. Федорук

Полесье является своеобразной физико-географической областью и занимает в Белоруссии более 6 млн. га. Лето здесь самое теплое и продолжительное, зима короче и мягче, чем в других районах республики. Средняя температура воздуха в июле изменяется от 18 до 19°, в январе — от −4,1 (на западе) до −7° (в восточных районах). Абсолютные минимумы температуры опускаются до −34, −38°. Среднегодовая сумма осадков составляет 500—650 мм [1].

Имеется значительный опыт по интродукции древесных видов в Полесье. Привлечение иноземных растений началось здесь еще во второй половине XVIII в. в связи с закладкой усадебных парков. Есть сведения, например, что Дубойский парк Брестской обл. с его прудами, фонтанами, цветниками и стрижеными аллеями был известен в начале XIX столетия (1810 г.). Парки закладывали в наиболее благоприятных почвенно-гидрологических условиях, и в свое время они являлись очагами интродукции. Коллекция деревьев и кустарников парка Борисовщина Гомельской обл. включала, например, около 300 таксонов [2]. Дендрологический состав парков значительно изменился в результате войн, суровых зим (1939/40 и 1955/56 гг.) и по другим причинам. Выпали многие уникальные для Белоруссии виды и формы: *Platanus acerifolia* Willd., *Ginkgo biloba* L., *Picea abies* 'Aurea', *Quercus robur* 'Purpurascens' и др. Коллекция древесных растений парка Борисовщина к 1929 г. сократилась примерно до 100 видов, а в настоящее время здесь отмечено только 50 таксонов.

Экзоты, сохранившиеся в парках, достигли возраста возмужалости, успешно перенесли воздействие разных неблагоприятных факторов внешней среды и несомненно представляют научный и практический интерес, так как наглядно демонстрируют результаты прямого опыта по интродукции.

Выявление, учет, изучение и охрана местных очагов интродукции составляют актуальную задачу ботаников. Некоторые парки, кроме того, представляют культурно-историческую ценность как памятники садово-паркового искусства.

Сведения по отдельным экзотам парков региона содержатся в работах разных авторов [2—8]. Инвентаризация и изучение видового состава деревьев и кустарников старинных усадебных парков и современных зеленых насаждений региона проводятся нами с 1965 г. Изучается рост растений в разных экологических условиях, цветение и плодоношение, посевные качества семян, декоративность, зимостойкость, проводятся таксационные замеры, устанавливается возраст растений и тип условий произрастания. При этом используется методика наблюдений, разработанная в ГБС АН СССР [9].

Видовой состав древесных экзотов старинных парков Белорусского Полесья

Вид, форма	Местонахождение	Число растений	Возраст, лет	Высота, м	Состояние	Зимостойкость
Abies alba Mill.	Дубой, Маньковичи	8	90–95	22–26	Сем	I
A. balsamea Mill.	Поречье	3	75	20–25	»	I
A. concolor (Gord.) Hoopes	Маньковичи, Брест, Борисовщина	5	40–80	12–22	»	I
A. c. 'Violacea'	Маньковичи, Скрыгалово, Борисовщина, Несвиж	11	40–80	8–22	»	I
A. nordmanniana (Stev.) Spach.	Маньковичи	2	70–80	13–16	»	I–II
A. sibirica Ledeb.	Несвиж	1	70–80	17	»	I
Acer campestre L.	Маньковичи	3	50	10	Пл	I
A. ginnala Maxim. *			10–50	3–9	»	I
A. negundo L. *			10–50	5–15	»	I
A. n. 'Auratum'	Несвиж	1	45	7	»	I
A. n. 'Aureo-variegatum'	Брест	1	30	10	»	I
A. platanoides 'Schwedleri'	Борисовщина	1	80	16	»	I
A. p. sp.	Поречье, Брест		80	15–18	»	I
Acer pseudoplatanus L. *			60–80	15–22	»	I
A. p. 'Purpurascens'	Бринев	1	30	6	»	I
A. saccharinum L. *			20–90	6–25	»	I
A. s. 'Subtrilobatum' *			20–90	6–25	»	I
A. s. 'Wieri'	Старые Пески	1	80	19	»	I
A. tataricum L. *			10–50	3–8	»	I
Aesculus hippocastanum L. *			20–90	7–26	»	I
A. h. 'Baumannii'	Брест	1	60–70	14	Цв	I
A. octandra Marsh.	Нача, Грушевка, Борисовщина, Бобовня	8	60–90	13–17	Пл	I
Chamaecyparis pisifera (Sieb. et Zucc.) Endl.	Грушевка	1	80	16	Сем	I–II
Cydonia oblonga Mill.	Брест, Несвиж		10–40	3	Пл	I–II
Elaeagnus angustifolia L.	Брест, Наровля		60–70	8–12	»	I–II
Fagus silvatica L.	Чахец, Грушевка, Поречье, Брест, Великорита	10	40–145	10–30	»	I
F. s. 'Atropunicea'	Поречье	1	60–70	18	»	I
Fraxinus excelsior 'Diversifolia'	Репихово	3	70–80	25	»	I
F. e. 'Pendula'	Наровля, Рудаков, Несвиж	3	60–70	6–8	»	I
F. lanceolata Borkh.	Брест, Дорошевичи, Наровля, Бринев		30–60	10–16	»	I
F. pensylvanica Marsh.	Брест, Борисовщина		40–60	10–15	»	I
F. p. 'Aucubaefolia'	Борисовщина, Погост	3	40–80	7–19	—	I
F. p. 'Albomarginata'	Борисовщина	1	80	19	—	I
F.×pensylvanica Marsh.	Дорошевичи	1	40	7	»	I

Продолжение

Вид, форма	Местонахождение	Число растений	Возраст, лет	Высота, м	Состояние	Зимостойкость
Gleditsia triacanthos L.	Брест, Несвиж	6	20–50	9–15	Пл	II
Juglans cinerea L.	Поречье	12	50	12–18	»	I
J.×cinerea L.	»	1	50	13	»	I
J. nigra L.	Нача	1	100	25	»	I
J. mandshurica Maxim.	Несвиж		25	8	»	I
J. ailanthifolia Carr.	Поречье	2	50	12	»	I
Larix decidua Mill. *			40–145	18–38	Сем	I
L. d. 'Pendulina'	Репихово, Совейки, Хойники		70–80	20–25	»	I
L. d. var. *polonica* (Racib.) Ostenf. et Syr.-Lars.	Чахец, Поречье, Несвиж		60–100	18–30	»	I
L. leptolepis (Sieb. et Zucc.) Gord.	Поречье, Маньковичи, Шемитовка, Хойники	28	60–100	15–26	»	I
L. sibirica Ledeb.	Альба	6	60–70	18–20	»	I
Liriodendron tulipifera L.	Поречье	5	70–80	15–18	Пл	I–II
Malus prunifolia (Willd.) Borkh.	Кобрин	1	20	7	»	I
Morus alba L.	Маньковичи, Нача, Брест, Наровля		40–70	8–12	»	III
Padus maackii (Rupr.) Kom.	Брест, Несвиж		20	7	»	I
P. mahaleb (L.) Borkh.	Брест		20	3–4	»	I
P. serotina (Ehrh.) Agardh.	Маньковичи, Чахец, Репихово	18	30–50	8–12	»	I
Phellodendron amurense Rupr.	Борисовщина	1	80	14	»	I
Picea abies 'Ohlendorffii'	Несвиж, Скрыгалово	2	60–70	8–14	Сем	I
P. a. 'Virgata'	Брест, Поречье	6	40–50	9–12	»	I
P. glauca (Moench) Voss	Поречье, Стошаны, Борисовщина	7	40–80	8–24	»	I
P. g. sp.	Поречье	1	40	1	»	I
P. g. 'Coerulea'	»	1	40	2	»	I
P. engelmannii 'Argentea'	Брест	2	40	4	Вег	I
P. e. 'Glauca'	Борисовщина	1	60–70	17	Сем	I
P. pungens Engelm. *			40–70	15–25	»	I
P. p. 'Glauca'	Маньковичи, Поречье		50–70	16–17	»	I
P. p. 'Viridis'	То же		50–70	15–19	»	I
Pinus banksiana Lamb.	Поречье		75	17	»	I
P. cembra L.	»	4	70	15–18	»	I
P. nigra Arn.	Маньковичи, Репихово, Брест	30	40–80	6–20	»	I
P. rigida Mill.	Поречье		70	15–17	»	I
P. sibirica Du Tour	»	7	45–50	11–13	Вег	I
P. strobus L. *			40–145	15–32	Сем	I
Populus balsamifera L.	Брест, Кобрин, Хойники		30–70	15–23	Пл	I

Продолжение

Вид, форма	Местонахождение	Число растений	Возраст, лет	Высота, м	Состояние	Зимостойкость
P.×berolinensis Dipp.	Брест, Барбаров		30–70	16–25	Пл	I
P.×canadensis Moench *			20–100	14–30	»	I
P. c. 'Marilandica' *			30–100	15–28	»	I
P. c. 'Serotina'	Несвиж, Альба		90–200	28–32	Цв	I
P. nigra 'Italica' *			10–90	8–28	»	I
P. simonii Carr.	Маньковичи, Хойники	130	70–80	16–25	»	I
P. s. 'Fastigiata'	Брест		20	10	»	I
P. suaveolens Fisch.	Погост, Хойники		60–70	12–22	Пл	I
P. sp.	Хойники	6	60–70	16–22	Цв	I
P. trichocarpa Torr. et Gray *			10–20	6–15	Пл	I
Prunus divaricata Ledeb.	Брест		50	8	»	I
Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco	Брест, Несвиж, Поречье	85	40–75	10–24	Сем	I
P. m. var. *glauca* Schneid.	Поречье, Маньковичи		75	16–22	»	I
P. m. 'Glauca Pendula'	Маньковичи, Несвиж	2	40–70	10–12	»	I
P. m. var. *viridis* (Schwer.) Schneid.	Брест	2	45	10	»	I
Pterocarya fraxinifolia (Lam.) Spach	Поречье, Бринев	13	60–70	7–12	Пл	III
Quercus borealis Michx. *			20–70	8–22	»	I
Q.×borealis Michx. f.	Поречье	5	60–70	20–22	»	I
Q. coccinea Muenchh.	Стошаны	1	60	17	»	I
Q. palustris Muenchh.	Поречье	2	70–75	15	»	I
Q. robur 'Fastigiata'	Старые Пески, Несвиж	2	70	11	»	I
Q. velutina Lam.	Поречье	1	70	18	»	I
Rhus typhina L.	Стошаны, Пинск	3	40	6	»	I
Robinia pseudoacacia L. *			10–90	6–22	»	I–II
R. luxurians (Dieck) C. K. Schneid.			10–50	6–12	»	I–II
Salix alba 'Chermesina'	Бринев	2	90	26–28	»	I
S. a. 'Sericea'	Брест		50	16–18	»	I
S. a. 'Tristis'	Брест, Кобрин, Несвиж		20–30	4–6	»	II
S. alba 'Vitellina'	Рудаков	10	90	12–16	»	I
S. fragilis 'Bullata'	Бобовня, Вольна-Чернихов		30–50	4–10	Цв	I
Taxodium distichum (L.) Rich.	Поречье	1	70	6,5	Вег	III
Thuja occidentalis L. *			20–60	4–12	Сем	I
T. o. 'Fastigiata' *			20–60	4–10	»	I
Tilia americana L.	Брест, Бринев	3	50–70	8–14	Пл	I
T. a. 'Laxiflora'	Брест	1	50	8	»	I
T. a. 'Macrophylla'	Вольна-Чернихов, Несвиж	5	60–80	10–17	»	I
T.×americana L. (?)	Брест	2	50	8	»	I

Окончание

Вид, форма	Местонахождение	Число растений	Возраст, лет	Высота, м	Состояние	Зимостойкость
T. caroliniana Mill.	Бринев, Маньковичи	4	60–80	14–26	Пл	I
T.×euchlora C. Koch	Репихово, Скрыгалово	2	70	8–14	»	I
T. sp.	Головчицы	1	100	22	»	I
T. platyphyllos Scop. *			40–80	14–18	»	I
T. p. 'Obliqua'	Несвиж	1	60–70	15	»	I
T. p. 'Vitifolia'	Маньковичи	3	60–70	11–13	»	I
T.×petiolaris DC.	Брест	3	50	8–10	»	I
T. tomentosa Moench	Маньковичи, Бринев	3	60–80	14–22	»	I
T.×europaea L. *			60–90	25–28	»	I
T.×p. 'Fastigiata'	Городище	1	80	20	»	I
Tsuga canadensis (L.) Carr.	Дубой	2	70	12–13	Сем	I
Ulmus×campestris L. (?)	Скрыгалово	7	70	12–22	Пл	I

* Вид встречается во многих парках.

По данным обследования в настоящее время наибольший интерес представляют 33 парка, где отмечено 118 таксонов древесных экзотов (таблица), которые относятся к 31 роду из 16 семейств. Среди экзотов имеются реликты, виды, ценные в хозяйственном отношении и весьма редкие в культуре: пихта кавказская, конский каштан восьмитычинковый, гледичия трехколючковая, тюльпанное дерево, лапина ясенелистная, дуб бархатистый, болотный кипарис обыкновенный, липа каролинская и др. Интродукция растений шла стихийно из разных районов естественного ареала, поэтому виды представлены многими географическими расами и биотипами.

Представляют ценность оригинальные садовые формы, гибриды и особенно гибриды старинной селекции: *Acer platanoides* 'Schwedleri', *Aesculus hippocastanum* 'Baumannii', *Fagus silvatica* 'Atropunicea', *Fraxinus pensylvanica* 'Aucubaefolia', *F. p.* 'Albomarginata', *Picea abies* 'Ohlendorffii', *P. a.* 'Virgata' и др. (см. таблицу).

Наиболее разнообразен состав рода Tilia — 14 таксонов, среди которых имеются межвидовые гибриды. Липы отличаются красивой кроной, декоративной листвой, обильным и продолжительным цветением. Уникальны, например, *Tilia platyphyllos* 'Fastigiata' с узоколонновидной кроной и плакучими ветвями и неизвестный гибрид липы с золотистыми листьями.

Успех интродукции вида, как известно, определяется его устойчивостью в местных климатических условиях и прежде всего зимостойкостью. Многолетние наблюдения показали, что растения 106 таксонов (90,0%) являются достаточно зимостойкими в местных условиях. Растения небольшого числа видов (6,0%) повреждаются морозом в отдельные зимы. Часто обмерзают в разной степени растения пяти видов (см. таблицу). Следует отметить, что почти все виды перенесли ряд суровых зим, когда температура воздуха в Полесье неоднократно понижалась до −34 −36°.

В результате длительного отбора идет процесс выделения особей, наиболее приспособленных к местным условиям. Отбор в ряде семенных поколений экзотов выполняет функцию формообразования [10].

Высокая степень зимостойкости положительно сказывается на характере цветения и плодоношения растений. Растения всех видов достигли возраста плодоношения, цветут и плодоносят 89,0% растений.

Цветут, но плодов не приносят в основном по причине стерильности или двудомности растения семи таксонов. У двух садовых форм плодоношение не отмечено. Плодоносящие экзоты приносят семена хорошего и удовлетворительного качества [11]. Регулярно цветут и плодоносят некоторые реликты: лапина ясенелистная, тюльпанное дерево, доброкачественность семян которых равна соответственно 2—46 и 7%. У 11 видов (пихта белая, клен ясенелистный и татарский, конский каштан обыкновенный, бук лесной, лиственница европейская и японская, сосна веймутова и Банкса, лжетсуга Мензиеза, дуб северный) отмечен самосев.

Плодоносящие экзоты представляют большую ценность. Необходимы работы по отбору среди маточников лучших фенотипов с последующей генетической их проверкой по потомству.

Культивируемые экзоты имеют преимущественно возраст старше 40—50 лет. Примерно 70% видового состава представлено экземплярами в возрасте 60—80 лет и более, что позволяет объективно судить об итогах интродукции вида. Высота самого старого экземпляра (в возрасте около 200 лет) в республике тополя канадского позднего (Несвиж) 32 м, диаметр ствола 215 см. Примерно столетние деревья (Несвиж, Альба) имеют высоту 26—30 м при диаметре ствола до 100 см. Старейшее дерево лиственницы европейской в парке Чахец Брестской обл., растущее на пылевато-песчанистом суглинке, имело в возрасте 136 лет среднюю высоту 37,1 м, диаметр ствола 59,8 см, запас древесины составлял 851,3 м³/га. Хороший рост в местных условиях наблюдался также у растений многих других таксонов (см. таблицу). Однако большинство деревьев не достигает в этих условиях возможных естественных размеров, некоторые заметно меняют свой габитус и недостаточно долговечны.

Из числа изученных экзотов 106 таксонов перспективны для целей озеленения. Однако большинство из них не получило широкого распространения в культуре. Особенно плохо используются садовые формы и гибриды. Для дальнейшего обогащения и улучшения ассортимента зеленых насаждений республики необходимы полный учет, охрана и рациональное использование интродуцентов. Некоторые виды представляют также интерес для испытания в лесных культурах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агроклиматический справочник. Минск: Урожай, 1970.
2. *Антипов В. Г.* Парки Белоруссии. Минск: Урожай, 1975.
3. *Георгиевский С. Д.* О некоторых ценных древесных породах, произрастающих в западных областях Белорусской ССР.— Научные труды Ин-та биологии АН БССР, 1950, вып. 1, с. 101.
4. *Иванова Е. В.* Семенные маточники интродуцированных хвойных пород, произрастающих на территории БССР.— Изв. АН БССР, 1952, № 2, с. 126.
5. Интродуцированные деревья и кустарники Белорусской ССР. Вып. 1—3. Минск: Изд-во АН БССР, 1959—1961.
6. *Антипов В. Г.* Редкие древесные декоративные формы и экзоты юго-западной Белоруссии.— Бюл. Глав. ботан. сада, 1962, вып. 45, с. 22.
7. *Антипов В. Г., Вакула В. С.* Декоративные формы древесных пород Белоруссии.— Бюл. Глав. ботан. сада, 1967, вып. 67, с. 46.
8. *Шкутко Н. В.* Хвойные экзоты Белоруссии и их хозяйственное значение. Минск: Наука и техника, 1970.
9. Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР. М.: Наука, 1975.
10. *Некрасов В. И.* Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М.: Наука, 1973.
11. *Федорук А. Т.* Интродуцированные деревья и кустарники западной части Белоруссии. Минск: Изд-во БГУ, 1972.

Центральный ботанический сад
АН Белорусской ССР
Минск

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ ТУРКМЕНИИ В КУЛЬТУРЕ

Л. Е. Ищенко

Основным фактором, определяющим зонально-географическое распространение растений, является климат и в первую очередь показатели температуры и влажности.

Формирование большинства видов растений флоры Туркмении происходило в условиях ксерического климата области Древнего Средиземья, а также частично в более влажном климате Гималаев или даже области Гинкго. Поэтому водный режим местообитания и его изменения на протяжении современного геологического периода имеют первостепенное значение для образования у аборигенных растений отдельных экологических типов.

Располагая сведениями об экологических условиях произрастания интродуцентов в природе, мы подразделили их на основные экологические группы по характеру местообитания: мезофиты, ксеромезофиты, галоксерофиты, галоксеромезофиты, ксерофиты [1].

Как видно из таблицы, большая часть видов древесных и полудревесных растений флоры Туркмении относится к ксерофитам и мезоксерофитам, меньше среди них мезофитов, ксеромезофитов, галоксеромезофитов и галоксерофитов.

Понятие о мезофильности, как указывал А. П. Шенников [1], включает отношение растения не только к водным условиям местообитания, но и к другим экологическим факторам, влияющим на водный режим растений, — теплу, химизму и плодородию почв.

Древесные и кустарниковые заросли в ущельях гор Копетдага, Большого Балхана, Кугитанга и тугаях Амударьи, Мургаба и Теджена в основном состоят из 36 мезофитных видов [*Fraxinus syriaca* Boiss., *Swida meyeri* (Pojark.) Sojak и др.]. Эти растения могут расти и развиваться в местах с близкими к поверхности грунтовыми водами, доступными для их корневых систем. Некоторые из них (гигромезофиты: *Populus pruinosa* Schrenk, *Platanus orientalis* L., *Rubus sanguineus* Friv., *Solanum persicum* Willd. ex Roem. et Schult, *Salix triandra* L., *S. aegyptica* L., *S. acmophylla* Boiss., *S. songarica* Anderss.) произрастают в долинах рек, у оросителей, по берегам ручьев, горных родников, на сильно увлажненных почвах.

Одни из этих видов являются представителями мезофитной широколиственной флоры, им свойственны широкие листья (платан восточный, орех грецкий, виноград лесной), другие — несколько ксероморфизированные (лох восточный и узколистный). Последние виды более устойчивы к атмосферной засухе, чем широколиственные. Ксероморфизм у них обнаруживается в структуре листьев — более мелких и кожистых.

В. К. Василевская [2] при изучении мезофитов зарегистрировала у большинства видов древесных растений флоры Туркмении в условиях ухудшенного водоснабжения уменьшение площади листа и величины клеток эпидермиса, а также увеличение числа устьиц на единицу площади. В условиях сильной почвенной засухи количество устьиц уменьшается.

А. К. Скворцов [3] отмечает, что листья ив из аридных областей имеют множество устьиц не только на нижней, но и на верхней стороне; сеть жилок густая, но жилки погружены в толщу паренхимы. На микроскопическом препарате листа видно, что число клеточных слоев увеличено, все слои плотные, мало различаются по высоте, форма клеток приближается

[1] При этом мы придерживались экологических типов, выделенных А. П. Шенниковым [1], с последующей их детализацией.

Экологическая характеристика древесных и полудревесных растений флоры Туркмении, испытанных в культуре (Ашхабад) (1936 — 1976 гг.)

Жизненная форма	Экологический тип (число видов)								
	Мезофиты			Ксеромезофиты			Мезоксерофиты		
	В природе	Испытано в культуре	Освоено	В природе	Испытано в культуре	Освоено	В природе	Испытано в культуре	Освоено
Деревья	20	18	10	9	9	8	7	7	7
Кустарники	16	5	1	9	9	4	22	21	16
Кустарнички	—	—	—	—	—	—	2	1	1
Полудеревья	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Полукустарники	—	—	—	3	2	2	2	—	—
Полукустарнички	7	—	—	10	4	—	61	35	—
Всего видов	43(8,9)*	23(4,7)	11(2,2)	31(6,4)	24(5,0)	14(2,8)	94(19,3)	64(13,1)	24(5,0)

Жизненная форма	Экологический тип (число видов)								
	Ксерофиты			Галоксеромезофиты			Галоксерофиты		
	В природе	Испытано в культуре	Освоено	В природе	Испытано в культуре	Освоено	В природе	Испытано в культуре	Освоено
Деревья	6	6	6	—	—	—	—	—	—
Кустарники	22	22	9	11	11	4	4	4	3
Кустарнички	45	40	28	—	—	—	—	—	—
Полудеревья	6	6	—	—	—	—	1	1	1
Полукустарники	45	37	20	1	1	1	2	2	—
Полукустарнички	147	132	66	12	6	—	16	11	2
Всего видов	271(55,7)	243(50,0)	129(25,5)	24(5,0)	18(3,7)	5(1,0)	23(4,7)	18(3,7)	6(1,2)

* В скобках — данные в процентах.

к палисадному типу, а вся анатомическая структура листа — к изолатеральной.

К ксеромезофитам по общему характеру листовой поверхности и условиям существования можно причислить следующие виды древесных и кустарниковых растений: *Pyrus turcomanica* Maleev, *P. boissieriana* Buhse, *Mespilus germanica* L., *Vitex agnus-castus* L., *Rosa canina* L., *R. corymbifera* Borkh., *R. iberica* Stev., *Crataegus nikitinii* Essenova и др.; всего 18 видов. Вследствие того, что их ассимилирующие органы подвержены влиянию высокой летней температуры и сухости воздуха, большинство из них имеют черты большей или меньшей ксерофитизации. Например, у *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss листья мелкие с кожистой, блестящей поверхностью, имеются колючки. По данным В. К. Василевской [2], лист этого вида многослойный и изопалисадный, с верхней и нижней его стороны расположено три слоя столбчатой ткани, разделенных двумя слоями округлых клеток, более бедных хлоропластами.

Мезоксерофиты (*Acer turcomanicum* Pojark., *Colutea gracilis* Freyn et Sint. ex Freyn, *Crataegus turcomanica* Pojark., *C. pseudomelanocarpa* M. Pop., *Rosa lacerans* Boiss. et Buhse и др.) произрастают в полупустынных предгорьях и сухостепном поясе гор, в относительно сухих открытых и хорошо освещаемых местообитаниях, характеризуются более выраженной ксероморфной структурой. Для многих из них характерно развитие колючек [*Lycium kopetdaghi* Pojark., *Berberis integerrima* Bunge var. *turcomanica* (Kar. et Ledeb.) Schneld.].

Ксерофитные виды [*Halimiphyllum atriplicoides* (Fisch. et Mey.) Boriss., *Crataegus pontica* C. Koch, *Rosa blinovskyana* Kult., *R. bungeana* Boiss. et Buhse, *Prunus turcomanica* (Pojark.) Gilli, *Amygdalus turcomanica* Lincz. и др.; всего 28 видов], произрастающие на щебенчато-мелкоземистых каменистых и глинистых почвах, в сухих местообитаниях равнинных пустынь и в полупустынных предгорьях, характеризуются ксероморфизмом побегов, мощной корневой системой и другими признаками ксероморфной структуры.

Кустарнички в большинстве ксерофиты (см. таблицу). Большая часть кустарничков предгорной и горной зоны приурочена к каменистым и щебнистым сухим склонам южной и восточной экспозиции (виды родов Tragacantha, Onobrychis). Они являются эдификаторами фитоценозов нагорноксерофитной растительности. Кустарнички равнинных и горных местообитаний имеют очень мелкие, жесткие листья и хорошо развитые колючки [*Lagonychium farctum* (Banks et Soland.) Bobr., *Atraphaxis spinosa* L., *A. replicata* Lam.]. Многие из них доминируют на равнине в условиях глинистой и каменистой пустыни.

Все полудеревья Туркмении ксерофиты (за исключением галоксерофита саксаула черного).

Полукустарники, широко распространенные в равнинной части Туркмении, особенно в песчаной пустыне, в большинстве своем ксерофиты. Для многих полукустарников-ксерофитов характерна способность в течение 1—2 мес формировать все основные части растения (побеги, листья, цветки и плоды) и заканчивать вегетацию к наступлению сухого и жаркого времени года (*Smirnowia turkestana* Bunge, *Astragalus longipetiolatus* M. Pop., *A. turcomanicus* Bunge, *A. unifoliolatus* Bunge, *A. paucijugus* C. A. Mey. и др.).

У некоторых полукустарников-ксерофитов в наиболее сухое и жаркое время года жизненные процессы сильно подавлены; осенью они плодоносят и заканчивают вегетацию.

Для полукустарников-ксерофитов так же, как и для полудеревьев того же экологического типа, характерно сокращение испаряющей поверхности или полная афиллия и передача ассимиляционных функций стеблям. Так, аммодендроновые астрагалы имеют мелкие, кожистые листья (у некоторых видов астрагала листья опушенные, частично заменены колючками), которые опадают в период высоких летних температур. Верхушки годичных побегов у них также в этот период начинают засыхать. Весьма высоким ксероморфизмом отличаются виды Ephedra, имеющие редуцированные листья и жесткие, покрытые восковым налетом ассимилирующие побеги, верхние части которых также опадают в летний период.

Полукустарнички-ксерофиты произрастают во всех горных поясах (от горной степи до полупустыни низких предгорий и в песчаной пустыне). Это растения наиболее сухих местообитаний, выработавшие в процессе эволюции некоторые анатомо-морфологические признаки и физиологические свойства, позволяющие им противостоять засухе. Ксерофитизм выражается в опушенности и в уменьшении размера листовых пластинок, одревеснении побегов, в мощном развитии корневой системы. Растения обладают сравнительно высокой жароустойчивостью: некоторые из них сокращают транспирацию путем сбрасывания всех или большей части листьев в начале или в середине лета [*Sophora lehmannii* (Bunge) Jakovl., *Astra-*

galus podolobus Boiss. et Hohen., *A. spinescens* Bunge]. Растения многих видов имеют длительный вегетационный период, цветут и плодоносят во вторую половину лета либо в начале осени (*Perovskia abrotanoides* Kar.). Весьма характерными представителями этой группы являются нагорные ксерофиты Средней Азии (виды Acantholimon, Acanthophyllum).

Полукустарнички-мезоксерофиты встречаются во всех высотных поясах гор: от наиболее высоких склонов гор и их водоразделов до подгорной равнины и в пустыне. В горах они произрастают большей частью на сухих открытых местах с каменисто-щебенчатым субстратом, реже мелкоземистым, а в равнинных пустынях — на лессовых суглинках. К этой экологической группе относятся виды, имеющие общие черты с семитрагакантовыми астрагалами (*Astragalus raddei* Basil., *A. curvipes* Trautv.). Их особенностью является склероморфизм листьев и стеблей. По ритму развития это эфемероиды с продленным вегетационным периодом, заканчивающимся в середине — конце лета.

Следует отметить, что не всегда экологический тип мезоксерофитов достаточно четко отграничен от ксерофитов, а поэтому границы между ними весьма условные. Одни ксерофиты приспособлены к сухому, но относительно прохладному климату верхнего пояса гор, где распространены нагорные ксерофиты (виды Cousinia, Astragalus, Dianthus), другие — к сухому и жаркому климату низких предгорий и равнинных пустынь (виды Anabasis).

Полукустарнички-ксеромезофиты произрастают, как правило, в верхней части гор (горная степь). Они приурочены к сухим местам (*Astragalus sumbari* M. Pop., *Rubia florida* Boiss.).

Полукустарнички-ксеромезофиты имеют облик мезофитного растения и лишены морфологических и анатомических признаков, свойственных ксерофитам. Им присуща нежароустойчивость, быстрый весенне-летний ритм развития, окончание вегетации в условиях прохладного климата верхней части гор — в конце весны и в начале лета, в низких предгорьях и в равнинной пустыне — в первой половине мая. Их можно рассматривать как эфемероиды. В условиях культуры на поливных землях у некоторых из них несколько удлиняется вегетация [*Fibigia suffruticosa* (Vent.) Sweet, *Hymenocrater bituminosus* Fisch. et Mey.].

Горные полукустарнички-мезофиты обычно растут на северных склонах, менее прогреваемых и более влажных, с мощными гумусными темными почвами либо по дну ущелий, часто под деревьями и крупными кустарниками.

Устойчивость интродуцентов в новых, несвойственных для них условиях во многом зависит от степени приспособления растений к экологическим условиям среды.

На опытных участках Центрального ботанического сада АН ТССР среди 250 интродуцированных древесных и полудревесных растений преобладают ксерофиты (155 видов — 62% от общего количества видов интродуцентов). Другие экологические группы представлены следующим образом: мезоксерофиты — 41 вид (16,4%), ксеромезофиты — 18 видов (7,2%), мезофиты — 18 видов (7,2%), галоксеромезофиты — 11 видов (4,4%), галоксерофиты — 7 видов (2,8%). Сравнение успешно освоенных видов из различных экологических групп позволило обоснованно оценить их интродукционные возможности. В наших опытах процент успешно освоенных видов[1] наиболее высок у ксерофитов (26,5), значительно меньший — у мезоксерофитов (5,0), у ксеромезофитов (2,8) и у мезофитов (2,6) и самый низкий — у галоксерофитов (1,2) и у галоксеромезофитов (1,0) (см. таблицу).

Как известно, факторами, лимитирующими интродукцию растений в Ашхабаде, являются: чрезвычайно высокая летняя температура, низкая

[1] Процент от общего количества успешно освоенных видов в Ашхабаде.

относительная влажность воздуха, высокая солнечная радиация, низкая температура воздуха в зимний период, скачкообразные изменения температуры, влажности, ветра и других метеоэлементов при прохождении атмосферных фронтов в зимний период. Недостаток атмосферных осадков компенсируется в Ботаническом саду АН ТССР поливом растений в летний период (через каждые 7—10 дней). При поливе растения-ксерофиты в Ашхабаде достигают высоты, свойственной им в природе, а иногда превышают ее, быстро растут, обильно цветут и хорошо плодоносят: *Crataegus pontica, Ziziphus jujuba* Mill., *Pistacia vera* L., *Prunus turcomanica* и др.; всего 129 видов. Многие ксерофиты вступают в репродуктивную фазу на первом году жизни: *Acantholimon avenaceum* Bunge, *Astragalus fuhsii* Freyn et Sint., *Rosa bungeana* и др.; всего 22 вида.

Следовательно, сочетание высокой летней температуры воздуха и почвы и искусственного полива ускоряет развитие многих ксерофитов, которые в большинстве своем являются термофильными представителями флор аридных областей.

Однако растения, узко специализированные по отношению к механическому составу почвы, в новых условиях растут и развиваются плохо и нередко не приживаются. К ним относятся горные растения, растущие на скалах, каменисто-щебенчатых склонах верхнего и среднего поясов гор [*Cotoneaster ovatus* Pojark., *C. multiflora* Bunge, *Caragana grandiflora* (Bieb.) DC., *Gypsophila aretioides* Boiss. и др.; всего 26 видов], а также растения, растущие только на сыпучих барханных и грядовых песках (*Eremosparton flaccidum* Litv., *Ammodendron eichwaldii* Ledeb. и др.; всего 88 видов). Некоторые из этих видов хорошо приживаются в культуре при создании почвенных условий, близких к естественным. Так, псаммофиты, посеянные на песчаных грядах (мощность слоя песка не менее 1,0—1,5 м), при ограниченном поливе (три-четыре полива в зимнее время) превышают свойственную им высоту, обильно цветут и плодоносят (виды родов Calligonum, Astragalus, Artemisia, *Ammodendron conollyi* Bunge ex Boiss., *Haloxylon persicum* Bunge ex Boiss., *Ephedra strobilacea* Bunge и др.).

Многолетние наблюдения за мезоксерофитами выявили, что они несколько хуже чувствуют себя в засушливых и жарких условиях подгорной равнины Копетдага, чем ксерофиты. Из 64 испытанных видов этой экологической группы успешно освоено 24 (*Crataegus turcomanica, C. pseudomelanocarpa, C. pseudoambigua* Pojark., *Acer turcomanicum, Cercis griffithii* Boiss., *Cerasus blinovskii* Tocz., *Rosa lacerans* Boiss. et Buhse и др.), плохо растут 17 (*Stachys turcomanica* Trautv., *S. lavandulifolia* Vahl, *Astragalus curvipes, A. maculatus* Bunge, *Lonicera bracteolaris* Boiss. et Buhse и др.), не прижились 23 вида (*Rubia pauciflora* Boiss., *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit. и др.). Нормальному росту и развитию многих мезоксерофитов в новых условиях препятствует приуроченность их к определенному субстрату (щебенка, скалы, песок и т. д.).

Ксеромезофиты заметно уступают мезоксерофитам по числу успешно освоенных видов (см. таблицу). По-видимому, условия местопроизрастания этих видов в природе в ряде случаев отличаются от условий, которые они встречают в культуре. Это часто обусловливает плохую приживаемость ксеромезофитов, растущих в горной степи: *Rubia florida, Astragalus sumbari, Lonicera persica* Jaub. et Spach., *Hymenocrater bituminosus*. Неоднократные попытки ввести в культуру шесть видов ксеромезофитов [*Mespilus germanica* L., *Satureja mutica* Fisch. et Mey., *Fibigia suffruticosa* (Vent.) Sweet., *Rosa maracandica* Bunge и др.] окончились неудачей.

Уход за растениями (полив, прополка сорняков, рыхление почвы) способствует хорошему росту и развитию ксеромезофитов в Ашхабаде (*Crataegus nikitinii, Pyrus boissieriana, P. turcomanica* и др.; всего испытано 14 видов).

При анализе результатов переселения растений мезофитов в условия культуры в Ашхабад обращает на себя внимание плохая приживаемость

видов, обитающих в очень влажных и прохладных горных ущельях. В более засушливых условиях они страдают от жары и сухости почвы и воздуха. Многие из них могут расти и развиваться только при создании особого микроклимата (посадка под пологом деревьев и кустарников, усиленные поливы и т. д.). Из 23 видов, прошедших испытания в Ашхабаде, прижились 18, из них 11 видов особенно хорошо (*Rubus sanguineus, Fraxinus syriaca, Salix exelsa* S. G. Gmel., *S. aegyptiaca* и др.).

Некоторые мезофиты в условиях культуры даже на поливных землях угнетены, плохо растут, слабо цветут и плодоносят [*Solanum persicum* Willd. ex Roem. et Schult., *Vitis silvestris* J. F. Gmel., *Juglans regia* L., *Ampelopsis vitifolia* (Boiss.) Planch. и др.; всего семь видов]. Не прижились совсем пять видов [*Sorbus persica* Hedl., *S. turkestanica* (Franch.) Hedl., *Acer pubescens* Franch. и др.]. Причиной этого является несоответствие равнинно-пустынных ксерофильных условий подгорной равнины мезофильной природе этих растений.

Самыми малочисленными группами среди интродуцентов в Ашхабаде оказались галоксеромезофиты и галоксерофиты. Причиной плохого роста и развития этих растений в новых условиях, очевидно, является их узкая экологическая специализация. Галоксеромезофиты обитают на солончаках, периодически сильно увлажняемых весенним поднятием грунтовых вод. В летний период вслед за спадом и испарением воды с поверхности пересыхают не только верхние горизонты субстрата, но и наиболее глубокие. В жаркое и сухое время растения существуют за счет грунтовых засоленных вод, находящихся на глубине 2—7 м. При переносе в культуру на среднесуглинистые незасоленные орошаемые светлые сероземы растения многих видов этой группы плохо росли и развивались (*Tamarix elongata* Ledeb., *T. androssowii* Litw. и др.; всего 13 видов), а некоторые погибали в первый год жизни [*Suaeda microphylla* Pall., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb. и др.; всего семь видов]. Хорошо росли в новых условиях только *Nitraria schoberi* L., *Tamarix florida* Bunge, *T. laxa* Willd., *T. ramosissima* Ledeb., *T. karelinii* Bunge.

Консерватизм экологических требований галоксерофитов в наибольшей степени выражен у 11 видов, не прижившихся в культуре (*Colutea atabaevii* B. Fedtsch., *Nitraria komarovii* Iljin et Lava, *Reaumuria badhysi* Korov. и др.). Однако растения, не имеющие выраженной приуроченности к засоленным почвам, росли в этих же условиях хорошо [*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, *Anabasis aphylla* L., *Salsola dendroides* Pall., *Aellenia subaphylla* (C. A. Mey.) Aell. и др.; всего шесть видов], за исключением *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth., рост которого был угнетен.

Таким образом, сравнительный анализ данных о приживаемости в Ашхабаде (на поливных землях) растений флоры Туркмении выявил, что наилучшими показателями в этом отношении отличаются ксерофиты. Следовательно, растения этой экологической группы представляют здесь наибольший интерес для интродукции.

Менее перспективна интродукция в Ашхабаде ксеромезофитов, мезофитов и особенно галоксеромезофитов и галоксерофитов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Шенников А. П.* Экология растений. М.: Советская наука, 1950.
2. *Василевская В. К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954.
3. *Скворцов А. К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968.

Центральный ботанический сад
АН Туркменской ССР
Ашхабад

РОСТ И УСТОЙЧИВОСТЬ СЕЯНЦЕВ ХВОЙНЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ, ВЫРАЩЕННЫХ ИЗ СЕМЯН РАЗНОЙ СТЕПЕНИ РАЗВИТИЯ

И. А. Смирнов

Получение устойчивого полноценного потомства из семян местной репродукции играет важную роль при интродукции растений. В связи с этим установление зависимости между определенными характеристиками семян и показателями роста сеянцев позволило бы производить отбор высококачественного семенного материала.

При изучении семеношения хвойных была поставлена задача — выявить связь между степенью развития зародыша, характером прорастания семян и ростом полученных из них сеянцев. В эксперименте использованы семена хвойных, собранные в двух географических пунктах: Главном ботаническом саду (Москва) и Лесостепной опытно-селекционной станции (ЛОСС, Липецкая обл.).

Перед посевом качество семян проверяли рентгенографическим методом [1]. Рентгенограммы дешифрировали путем глазомерной оценки степени развития зародыша, семена разделяли по классам и замачивали в дистиллированной воде в течение 24 ч. Затем семена раскладывали в чашки Петри и устанавливали в холодильник для стратификации (*Pinus banksiana* — на 10 дней, *Abies concolor, Picea canadensis, P. pungens* — 30 дней, *Pinus strobus, P. peuce* — 35 дней). Проращивали в термостате при переменной температуре 30—20°. Проростки высаживали в пластмассовые стаканчики в перлит с учетом класса развития зародыша.

В зависимости от степени развития зародыша семена имеют различную всхожесть. Как видно из данных табл. 1, семена IV класса всех изученных видов имеют наилучшую всхожесть, значительно ниже показатели всхожести у семян III и, особенно, II класса. Семена II класса сосны веймутовой и сосны румелийской вообще всходов не дали. Проращивание семян этих видов, полученных из различных географических пунктов, показало, что семена, собранные на Лесостепной станции, во всех случаях дают более высокий процент проросших, чем семена репродукции ГБС; это, по-видимому, свидетельствует о более благоприятных на ЛОСС условиях для формирования семян этих видов.

Степень развития зародыша влияет не только на всхожесть, но и на скорость прорастания семян, у большинства видов семена IV класса начинали прорастать через 3—4 сут. Исключение составляли семена *Abies concolor*, прорастающие через 8 дней, *Pinus strobus* — через 12 дней, *Pinus peuce* — 30—35 дней. Семена III класса прорастали в течение более продолжитель-

Таблица 1

Лабораторная всхожесть семян хвойных (*в* %)

Вид	Место сбора семян	Класс развития семян		
		II	III	IV
Abies concolor (Gord.) Hoopes	ЛОСС	2	5	40
Picea canadensis Britt.	»	26	52	80
То же	ГБС	25	40	76
P. pungens Engelm.	ЛОСС	12	30	68
Pinus banksiana Lamb.	»	37	79	99
То же	ГБС	21	63	90
P. peuce Gris.	ЛОСС	0	3	38
P. strobus L.	»	0	5	40

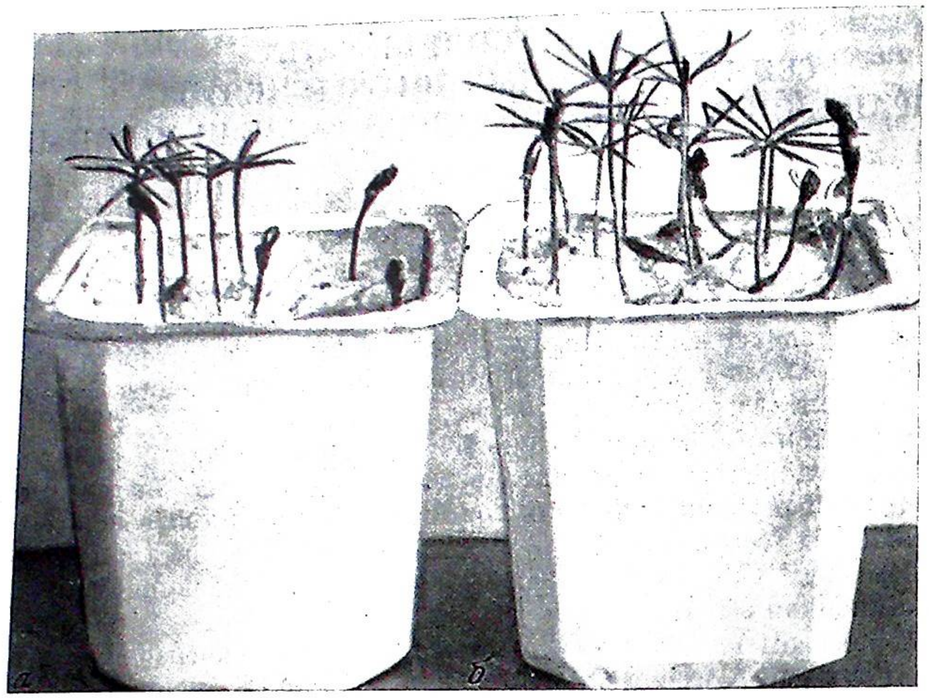


Рис. 1. Сеянцы пихты одноцветной, выращенные из семян III (*а*) и IV (*б*) классов (высажено 17.III.77 г.)

ного времени: у *Pinus banksiana* — на 4—5-й день, видов *Picea* — на 7—8-й день, *Abies concolor* — на 10-й день, *Pinus strobus* — на 18—20-й и *P. peuce* — только на 40-й день. Наименьшей скоростью прорастания обладали семена II класса: у *P. banksiana* семена прорастали через 6—8 дней, видов *Picea* — 10—15 дней и *Abies concolor* — через 25 дней.

Сеянцы, полученные из семян IV класса, характеризовались лучшими показателями роста (рис. 1) и превосходили сеянцы, выращенные из семян III и II классов, по высоте, весу, длине гипокотиля, длине корня (табл. 2). Сеянцы из семян IV класса имели меньший отпад в процессе роста, чем сеянцы из семян III и II классов. Так, у сеянцев *Abies concolor*, выращенных из семян IV класса, отпад составлял 14,4%, а из семян II класса — 100%. Значительный отпад (28,7%) отмечен у сеянцев *Picea canadensis*, выращенных из семян II класса, в то время как у сеянцев из семян III и IV классов отпад составлял соответственно 8,2 и 8,6% (табл. 3).

Можно считать, что зародыши, лучше развитые морфологически, дают более развитые и более жизнеспособные всходы.

Сеянцы ели канадской и сосны Банкса, выращенные из семян репродукции ЛОСС, несколько превосходили сеянцы этих видов, полученные из семян, собранных в ГБС, по всем показателям роста, а также имели меньший отпад.

Кроме диагносцирования количественных показателей растений в раннем возрасте, большое значение имеет выяснение их устойчивости к действию неблагоприятных факторов. Например, ранние осенние и поздние весенние заморозки часто являются причиной гибели сеянцев, особенно в первый вегетационный сезон [2].

Как показано в работах [2—4], устойчивость сеянцев хвойных к пониженным температурам во многом зависит от возраста растений, температуры и продолжительности периода охлаждения. Устойчивость сеянцев может быть повышена путем предварительного закаливания [4—6].

Для оценки нарушений, вызванных влиянием отрицательной температуры, в последнее время применяют биофизические методы, позволяющие объективно характеризовать степень повреждения растений. Наиболее распространенными методами являются измерение электропроводности вы-

Таблица 2

Показатели роста сеянцев хвойных, выращенных из семян разных классов развития

Вид	Место сбора семян	Класс семян	Сырой вес сеянца, мг	Длина гипокотиля, мм	Длина корня, мм
Abies concolor	ЛОСС	IV	71±2,17	40±1,18	18±1,41
		III	64±2,54	37±1,27	18±1,43
		II	51±2,74	21±1,30	13±1,57
Picea pungens	»	IV	53±2,05	33±1,42	76±1,70
		III	46±2,13	27±1,59	69±1,95
		II	41±2,37	26±1,95	65±2,09
P. canadensis	»	IV	49±2,12	34±1,26	73±1,78
		III	47±2,28	30±1,34	72±1,84
		II	40±2,34	24±1,32	66±1,97
	ГБС	IV	46±2,29	35±1,37	70±1,94
		III	44±2,26	33±1,49	68±2,20
		II	31±2,41	22±1,72	64±2,43
Pinus banksiana	ЛОСС	IV	57±1,75	32±1,19	53±2,11
		III	50±1,90	31±1,30	52±2,24
		II	44±2,27	21±1,38	51±2,56
	ГБС	IV	55±1,43	29±1,27	48±2,32
		III	46±1,61	27±1,49	42±2,44
		II	40±1,99	19±1,56	39±2,50
P. peuce	ЛОСС	IV	112±1,26	51±1,38	67±1,24
		III	101±1,39	43±1,55	34±1,44
P. strobus	»	IV	116±1,17	57±1,19	83±1,75
		III	107±1,40	46±1,26	35±1,89

Таблица 3

Отпад сеянцев, выращенных из семян разных классов развития (в %)

Вид	Место сбора семян	Класс зародыша			Вид	Место сбора семян	Класс зародыша		
		II	III	IV			II	III	IV
Abies concolor	ЛОСС	100,0	22,4	14,4	*Pinus banksiana*	ЛОСС	5,7	2,0	0,0
						ГБС	12,1	3,6	0,0
Picea canadensis	»	28,0	7,8	2,3	*P. peuce*	ЛОСС	–	16,0	3,4
	ГБС	28,7	8,6	8,2	*P. strobus*	»	–	10,8	0,0
P. pungens	ЛОСС	23,2	10,7	6,6					

тяжки стебля [7], измерение электрического сопротивления (в Ом) тканей растений переменному электрическому току [8, 9].

В нашей работе использован метод измерения электрического сопротивления (в Ом). О достоверности получаемых результатов можно судить по высоким коэффициентам корреляции (0,68—0,81) между выживаемостью растений при промораживании и электрическим сопротивлением их тканей [8].

Изучение действия отрицательной температуры проводили на сеянцах месячного возраста, когда они находились в фазе «развернутых семядолей». Эксперименты ставили в следующих вариантах.

1. Промораживание сеянцев быстрым охлаждением. Растения, находившиеся при температуре 20°, сразу помещали в холодильную камеру с заранее установленной пониженной температурой.

2. Промораживание сеянцев постепенным охлаждением. Сеянцы помещали сперва в камеру с положительной температурой 2—3°, затем в течение часа температуру снижали до 0° или —2, —5, —10°.

Центральная научная
БИБЛИОТЕКА

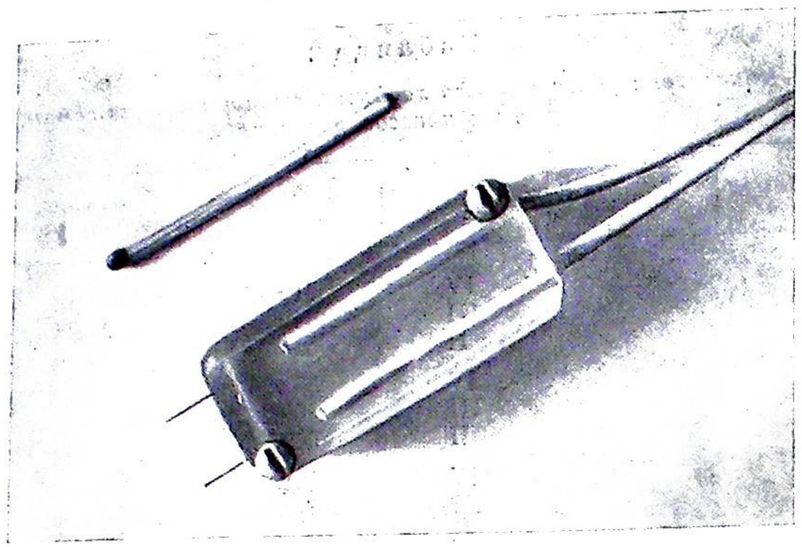


Рис. 2. Электроды для снятия показаний

3. Промораживание растений с предшествующей недельной закалкой при следующем режиме: восьмичасовой фотопериод+низкие положительные температуры (2—3°) ночью (аналогично методу, описанному в [4]). Опыт проводили только при постепенном охлаждении растений.

Степень повреждаемости сеянцев устанавливали по значению электрического сопротивления тканей, определяемому с помощью моста переменного тока Р-577 на частоте 1000 Гц. Для снятия показаний использовали тонкие электроды (0,13 мм) с расстоянием между иглами 10 мм (рис. 2).

До начала промораживания у сеянцев устанавливали сопротивление тканей, которое являлось исходным показателем. В процессе эксперимента измерения проводили после каждого из указанных в табл. 4 временных промежутков.

Определение электрического сопротивления сеянцев до охлаждения показало, что разные виды имеют определенный, характерный для данного вида, показатель сопротивления тканей. При воздействии пониженной температурой показатели электрического сопротивления изменяются в определенных пределах. Для каждого вида установлены пределы, при которых сеянцы сохраняют жизнеспособность: для сосны веймутовой — от 160±1,86 до 292±2,72 кОм, для сосны румелийской — от 160±1,64 до 314±3,76, для пихты одноцветной — от 185±3,56 до 355±3,64, для ели колючей — от 258±3,11 до 600±4,09, для ели канадской — от 264±3,06 до 657±4,15 кОм. Изменение сопротивления тканей за этими пределами указывало на полную повреждаемость растений отрицательными температурами.

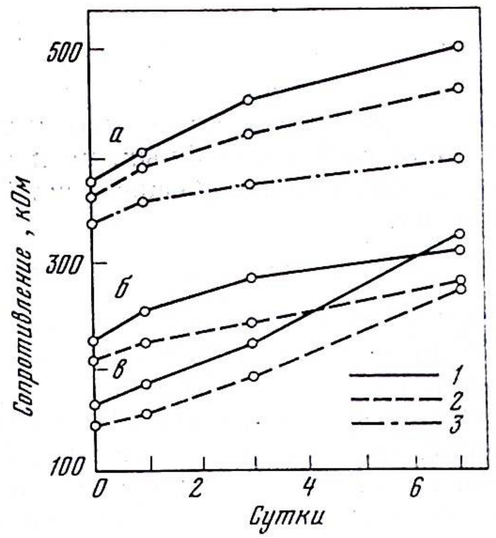
При измерении электрического сопротивления сеянцев, выращенных из семян разных классов, установлено, что они имеют различия по этому показателю. Лучше развитые сеянцы, выращенные из семян IV класса, как правило, имели более высокий показатель сопротивления, а сеянцы, полученные из семян других классов,— меньший показатель. Было установлено, что растения с большим показателем электрического сопротивления более устойчивы к действию отрицательной температуры.

Повреждаемость растений отрицательными температурами в значительной мере зависела от скорости снижения температуры. При быстром изменении температуры от 20° до —5° и последующей шестичасовой экспозиции погибло значительное количество сеянцев *Abies concolor*, *Pinus banksiana, P. strobus, P. peuce* (см. табл. 4). В меньшей степени повреждались растения *Picea canadensis* и *Pinus banksiana* из семян репродукции ЛОСС.

Рис. 3. Динамика электросопротивления тканей сеянцев под влиянием закаливания

Сопротивление сеянцев из семян: *1* — IV класса, *2* — III класса, *3* — II класса.

Сеянцы: *а* — *Picea canadensis* (ЛОСС), *б* — *Abies concolor* (ЛОСС), *в* — *Pinus strobus* (ЛОСС)



При медленном снижении температуры до 0 и —2° растения почти не повреждались, при —5° у большинства видов повреждались только сеянцы, выращенные из семян III и II классов. Охлаждение до —10° независимо от режима снижения температуры вызывало гибель всех сеянцев *Abies concolor, Pinus peuce* и *P. strobus,* кроме 15% сеянцев, выращенных из семян IV класса. У других видов при медленном снижении температуры до —10° растения повреждались в меньшей степени, чем при быстром.

Чем меньше была экспозиция, тем меньшее число растений повреждалось. Медленное снижение температуры до —5° при 60-минутной экспозиции вызвало повреждения только у *Abies concolor* и *Pinus peuce.*

Предварительное закаливание заметно повышало устойчивость сеянцев. Наибольшую устойчивость после закалки приобрели сеянцы, полученные из семян IV класса. Так, на рис. 3 видно, что у сеянцев *Picea canadensis,* выращенных из семян IV класса, после 7 дней закаливания сопротивле-

Таблица 4

Количество сеянцев, поврежденных при различных режимах охлаждения (в %)

Вид	Место сбора семян	Класс развития зародыша	Экспозиция, 60 мин						Экспозиция, 6×60 мин					
			—2°		—5°		—10°		—2°		—5°		—10°	
			б*	м	б	м	б	м	б	м	б	м	б	м
Abies concolor	ЛОСС	IV	0	0	35	0	50	15	0	0	52	15	100	100
		III	0	0	50	10	75	40	10	0	75	30	100	100
Picea canadensis	ГБС	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	90	60
		III	0	0	0	0	15	0	0	0	20	0	100	80
		II	0	0	0	0	55	30	5	0	50	10	100	100
	ЛОСС	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	35	20
		III	0	0	0	0	0	0	0	0	50	20	60	20
		II	0	0	0	0	40	0	0	0	50	50	100	80
Pinus banksiana	ГБС	IV	0	0	0	0	5	0	0	0	15	0	100	70
		III	0	0	10	0	20	10	0	0	55	5	100	75
		II	0	0	50	0	35	25	0	0	75	40	100	100
	ЛОСС	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	75	60
		III	0	0	15	0	25	0	0	0	45	5	100	95
		II	0	0	35	0	40	15	15	0	65	15	100	100
P. strobus	»	IV	0	0	10	0	30	15	0	0	65	20	100	85
		III	0	0	15	0	65	35	6	0	100	45	100	100
P. peuce	»	IV	0	0	30	10	55	15	10	0	85	70	100	100
		III	0	0	50	25	65	20	25	0	100	100	100	100

* Охлаждение: б — быстрое, м — медленное.

ние тканей повысилось до 517 кОм, у сеянцев из семян II класса — только до 396 кОм. Как было установлено, растения с большим сопротивлением тканей обладали и большей устойчивостью.

Таким образом, степень развития зародыша влияет не только на показатели роста сеянцев хвойных, но и на их устойчивость к неблагоприятным факторам, а также обеспечивает бóльшую устойчивость под влиянием закаливания.

ВЫВОДЫ

Условия места произрастания маточных растений оказывают большое влияние на рост и устойчивость сеянцев, репродуцируемых из их семян.

Семена IV класса развития зародыша у изученных видов хвойных прорастают лучше, чем семена III и II классов.

Сеянцы, выращенные из семян IV класса, по сравнению с сеянцами из семян II и III классов характеризуются лучшими показателями роста, устойчивости к действию отрицательных температур и более высокой жизнеспособностью.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Müller-Olsen S., Simak H., Gustafsson A.* Germination analysis by the X-ray method; Picea abies (L.) Karst.— Medd. Statens Skogsforskningsinstitut, 1956, Bd. 46, N 1.
2. *Seidel K. W.* Freezing resistance of hardened and unhardened Grand Fir seedlings.— Northwest Sci.. 1974, v. 48, N 3, p. 195.
3. *Cochran P. B., Carl M. Berntsen.* Tolerance of londepole and ponderosa pine seedlings to low night temperatures.— Forest Sci., 1973, v. 19, p. 272.
4. *Christersson Lars.* Frost hardiness development in rapid and slow-growing Norway spruce seedlings.— Can. J. Forest. Res., 1975, v. 5, N 2, p. 340.
5. *Worrall J., Timmis R.* Environmental control of cold acclimation in Douglas fir during germination, active growth and rest.— Can. J. Forest Res., 1975, v. 5, N 3, p. 446.
6. *Yasuomi T.* Increasing cold hardiness of conteiner grown Douglas fir seedlings.— J. Forest., 1974, v. 72, N 6, p. 349.
7. *Wilner J.* Relative and absolute electrolytic conductans tests for frost hardiness of apple varieties.— Can. J. Plant Sci., 1960, v. 40, N 4, p. 630.
8. *Van den Driesche R.* Influence of moisture supply, temperature and light on frost-hardiness changes in Douglas-fir seedlings.— Can. J. Bot., 1969, v. 47, N 11, p. 1765.
9. *Мельников В. К., Кузьмин Г. А.* Динамика низкочастотного электрического сопротивления однолетних побегов яблони и использование ее для сравнительной оценки зимостойкости.— Труды Центр. генетич. лаборатории им. И. В. Мичурина, 1970, т. 11, с. 143.

Главный ботанический сад
АН СССР

ИНТРОДУКЦИЯ ЦИНГЕРИИ БИБЕРШТЕЙНА НА НИЖНЕЙ ВОЛГЕ

Г. Е. Сафонов

В работах акад. Н. В. Цицина неоднократно подчеркивалась необходимость углубленного изучения полезных свойств дикорастущих видов и разработки приемов введения их в культуру [1, 2]. Для аридных районов Нижней Волги, где культурные растения требуют большого ухода, это положение имеет особенное значение. Наша флора относительно бедна, однако в числе ее представителей имеется немало видов, заслуживающих введения в культуру. В данном сообщении приводятся результаты пятилетней интродукции (в понимании П. И. Лапина [3]) цингерии Биберштейна — *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn.[1] Это чрезвычайно редкий злак, имеющий минимальное основное число хромосом, равное двум [5], и образующий в период цветения очень красивую вуалевидную раскидистую метелку, благодаря чему вид с успехом может использоваться в декоративных целях, а также как объект для цитогенетических исследований.

[1] Латинские названия растений приводятся по [4].

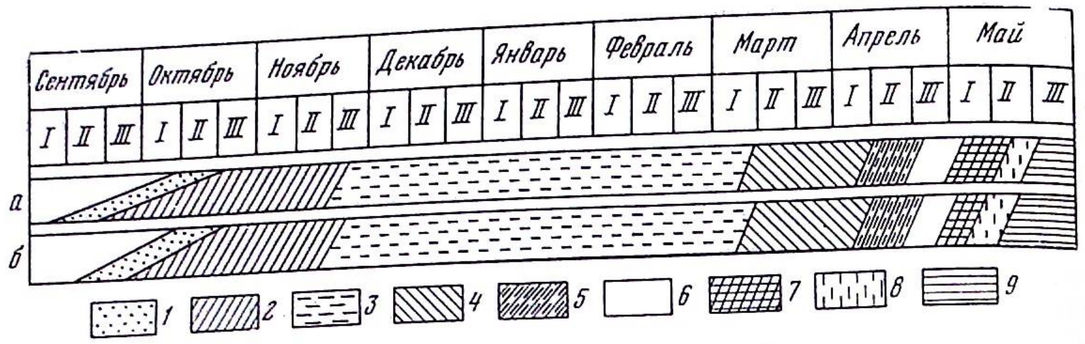
В диком состоянии цингерия Биберштейна произрастает на границе Волгоградской и Астраханской обл. в окрестностях сел. Райгорода, Сарепты, Ушаковки, Солодников, Каменного Яра в увлажняемых западинах.

Растительность, окружающая западины, представлена белополынными (*Artemisia lercheana*) и чернополынными (*A. pauciflora*) формациями. По ландшафтному подразделению данный район относится к полупустыням [6] с континентальным климатом. Количество осадков непостоянно и колеблется от 150 до 300 мм в год. Значительная часть их выпадает осенью в виде дождя и мокрого снега. Массовое развитие цингерии Биберштейна зависит от количества осадков, выпадающих в осенний и весенний периоды.

В течение 5 лет мы высевали семена цингерии Биберштейна на опытном участке Астраханского педагогического института. Посевной материал собирали на севере области, близ сел. Ушаковка и Солодники. Для посевов выбирали пониженные участки, близкие к естественным, где значительно дольше задерживается влага. Цингерия прекрасно растет на местных луговых и ильменных почвах. Для улучшения механического состава ильменных почв на 1 м² верхнего горизонта глубиной до 10 см добавляли одно ведро песку. Можно делать посевы на бурых супесчаных почвах, но в этом случае в верхний горизонт на глубину до 10—12 см необходимо внести органическое удобрение из расчета одно ведро на 1 м². Менее подходящи бурые суглинки, однако при обогащении их органическими веществами (1 ведро перегноя на 1 м² верхнего горизонта) и песком (0,5 ведра на 1 м²) цингерия может и на них хорошо расти. На черноземных почвах культивирование цингерии дало отличные результаты. Отметим, что цингерия отрицательно реагирует даже на слабое засоление почв.

Посев семян проводили с последней декады августа до конца первой декады октября; наиболее оптимальным сроком является период с конца августа по первую декаду сентября. В середине сентября проходят первые теплые осенние дожди, после которых устанавливается мягкая погода, что благоприятствует прорастанию семян и вегетации растений. Даже при относительно сухой погоде контрастность суточных температур способствует конденсации паров воздуха в ночное время, оказывающих положительное влияние на развитие растений. Однако в отдельные годы осенние дожди запаздывают (осенью 1976 г. первый дождь выпал 27 сентября), почва высыхает и всходы долго не появляются. В условиях культуры после посева семян желательно обильно полить участок. Зерновки хорошо прорастают под водой, а молодые проростки без ущерба переносят длительное затопление.

Семена цингерии Биберштейна отличаются высокой всхожестью (лабораторная всхожесть равна 95—97%), но имеют период покоя, длительность которого обусловлена экологической приспособленностью растения к условиям аридного климата. Это предохраняет семена от прорастания в неблагоприятное время года. Сухой период на Нижней Волге наступает очень рано, и растения, испытывая дефицит влаги, быстро высыхают, зародыш не успевает полностью созреть. Только во время периода покоя происходит его окончательное дозревание. Минимальный период покоя зерновок цингерии Биберштейна длится 68—70 дней после полного усыхания надземной части растения. Наивысший процент всхожести семян отмечается обычно на второй и третий год после высева. Положительное влияние на созревание зародыша оказывают повышенные (до 40°) летние температуры. Семена, оставшиеся после усыхания растения на поверхно-



Феноспектры цингерии Биберштейна

а — в культуре; *б* — в природе; *1* — всходы; *2* — осеннее кущение; *3* — зимний покой; *4* — весеннее кущение; *5* — выход в трубку; *6* — выметывание; *7* — цветение; *8* — плодоношение; *9* — усыхание растений

сти почвы, подвергающейся в течение лета действию высоких температур, прорастают значительно быстрее. При 18—25° зерновки прорастают в течение 4—5 дней. С понижением температуры период прорастания затягивается до 8—10 дней. Зерновка может прорастать даже при температуре 1—2°, но оптимальной температурой следует считать 20—25°.

Глубину заделки семян можно изменять в зависимости от погоды. В условиях систематического полива и в дождливую погоду хорошие всходы появляются при посеве семян на поверхности слегка разрыхленной почвы с последующим прикатыванием. Однако в сухую погоду или при отсутствии ухода верхний слой почвы быстро иссушается, семена прорастают медленно, а часть всходов погибает. Хорошие результаты дает посев семян на глубину 1—2 см. Заделка на глубину 3 см снижает процент всхожести почти наполовину, а на 4 см и более — является губительной для всех проростков.

В фазе появления первого листочка, когда первичный корешок развит еще слабо, проростки нуждаются в хорошем увлажнении. Во время развития двух-трех листочков у проростка формируется узел кущения, от которого в дальнейшем отходят вторичные корешки. При благоприятных условиях узел кущения дает до семи генеративных побегов. С понижением температуры кущение замедляется и при 2° приостанавливается: наступает зимний покой.

Всходы цингерии можно пересаживать (при загущенных посевах). Пересадку мы рекомендуем проводить в два срока: осенью, в конце октября и начале ноября (в период осеннего кущения), и весной, в марте при появлении первых молодых листочков (в начальной фазе весеннего кущения). Перед пересадкой посевы обильно поливают. Узким лезвием ножа выкапывают часть загущенной дерновинки, затем разделяют ее на несколько частей (по два-три побега), высаживают в подготовленную увлажненную лунку и обильно поливают в течение двух-трех дней. Наиболее эффективна осенняя пересадка сеянцев — при влажной погоде принимаются все пересаженные растения. Кроме того, осенняя пересадка не влияет на период весеннего кущения, от длительности которого зависит урожайность.

В состоянии зимнего покоя цингерия Биберштейна хорошо переносит низкие температуры, особенно при наличии снежного покрова, под которым растения сохраняют зеленый цвет. При температуре —5—7° листочки складываются вдоль и приобретают темно-зеленую окраску. Более низкие температуры вызывают омертвение кончиков листьев. Отрицательное действие на цингерию оказывает также ветер в сочетании с сильными морозами, при которых верхний слой почвы высыхает. Чтобы спасти растения от гибели, необходимо увлажнить почву путем полива или прикрыть участок снегом.

Вегетация цингерии начинается в первой декаде марта, когда температура почвы поднимается до 3—4°. Период весеннего кущения и нарастания молодых листочков длится около месяца, затем наступает фаза выхода в трубку. Стебель нарастает очень быстро — в течение 10—15 дней развивается пять междоузлий. Каждое последующее междоузлие длиннее предыдущего. Обильное водоснабжение в этот период положительно влияет на развитие надземной части растения. Одновременно с развитием стебля формируется соцветие — метелка, которое растет внутри влагалища верхнего листа. Фаза выметывания длится 9—12 дней, а спустя два-три дня после выхода метелки из влагалища верхнего листа наступает цветение. Вначале раскрываются цветки в верхней части метелки, затем в средней и нижней. Цветки раскрываются в 5 ч утра, цветение длится всего 1,5—2 ч, после чего распускание цветков прекращается до следующего утра. Известны случаи, когда некоторые колоски зацветали в 18 ч.

Цветки цингерии Биберштейна анемофильные, перекрестноопыляемые; верхние почти всегда бесплодные, так как они распускаются рано утром, когда стоит тихая безветренная погода; пыльца высыпается из пыльников, подсыхает на солнцепеке и теряет жизнеспособность. Метелка в целом цветет 7—12 дней. Вследствие образования множества мелких колосков и тонких колосковых веточек в крупной метелке цингерии создается впечатление, что соцветие покрыто вуалью. Декоративные свойства сохраняются очень долго; даже после усыхания растения не теряют ажурности и красоты и могут быть использованы для создания долголетних сухих букетов. Следовательно, цингерия Биберштейна обладает высокой декоративностью не только в живом, но и в высохшем состоянии.

В конце цветения усыхают нижние листочки. Для созревания зерновки требуется всего 7—10 дней. Полностью усыхают растения во второй половине мая. В условиях культуры при поливе вегетация несколько удлиняется (рисунок).

ВЫВОДЫ

Благодаря высокой декоративности соцветий цингерия Биберштейна может быть рекомендована для украшения газонов в весенний период, а также для украшения балконов и приготовления зимних букетов.

Пятилетние наблюдения показали, что цингерия Биберштейна относится к озимым эфемерам. Ее фенология сходна с фенологией таких злаков, как костер кровельный [*Anisantha tectorum* (L.) Nevski], костер растопыренный (*Bromus squarrosus* L.), мортук пшеничный [*Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski] и др.

В связи с тем, что это растение очень редкое и занесено в «Красную книгу» дикорастущих видов флоры СССР, нуждающихся в охране, крайне желательно культивировать цингерию Биберштейна на коллекционных участках ботанических садов в целях сохранения генофонда.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Цицин Н. В.* О развитии поиска, испытания и введения в культуру хозяйственно-ценных растений природной флоры.— Бюл. Глав. ботан. сада, 1972, вып. 83, с. 3.
2. *Цицин Н. В.* Роль ботанических садов в охране растительного мира.— Бюл. Глав. ботан. сада, 1976, вып. 100, с. 6.
3. *Лапин П. И.* О терминах, применяемых в исследованиях по интродукции и акклиматизации растений.— Бюл. Глав. ботан. сада, 1972, вып. 83, с. 10.
4. *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964.
5. *Цвелев Н. Н., Жукова П. Г.* О наименьшем основном числе хромосом в сем. Poaceae.— Бот. журн., 1974, т. 59, № 2, с. 265.
6. *Левина Ф. Я.* Растительность полупустыни Северного Прикаспия и ее кормовое значение. М.; Л.: Наука, 1964.

Астраханский
государственный педагогический институт
им. С. М. Кирова

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА

Г. Н. Зайцев

Продолжительность вегетационного периода, которая складывается в результате действия многих экологических факторов среды, является важнейшей биогеографической характеристикой каждой конкретной местности и имеет большое народнохозяйственное значение, так как определяет возможность ведения рентабельного сельского хозяйства и его основные направления.

Поэтому разработка методов точного определения средней продолжительности, начала и конца вегетационного периода представляет собой актуальную задачу.

Подобно тому, как это было сделано нами при определении пространственного оптимума жизненной формы короткодневных фанерофитов [1], можно найти теоретический период хронологического оптимума (или вегетационный период) для сочетания двух важнейших факторов: среднемесячной температуры воздуха и долготы дня, с которыми так или иначе коррелятивно связаны многие другие метеорологические факторы. В таблице приведены: средняя температура воздуха за 1948—1971 гг. в Москве и долгота дня двадцатого числа каждого месяца в 1976 г. На рисунке на осях y и z были взяты равные отрезки и градуированы точно в диапазоне изменения этих двух факторов в пределах года. Одному градусу на оси y соответствует 3,7 мм, а одному часу на оси z — 10 мм, одной минуте — 0,167 мм.

Средняя температура воздуха и долгота дня в Москве

Месяц	Температура воздуха, °С	Долгота дня 20 числа, ч, мин	Месяц	Температура воздуха, °С	Долгота дня 20 числа, ч, мин
Январь	−9,7	7.52	Июль	18,2	16.42
Февраль	−8,8	10.00	Август	16,7	14.42
Март	−4,0	12.12	Сентябрь	10,9	12.22
Апрель	5,4	14.33	Октябрь	5,2	10.06
Май	12,5	16.35	Ноябрь	−1,9	8.01
Июнь	16,9	17.33	Декабрь	−6,2	7.01

Построение кривой *1* велось по ординатам, восстановленным из середин месячных отрезков на оси x, диапазон изменения этой функции — от −9,7° (январь) до 18,2° (июль). Кривая *2* построена по нисходящим значениям долготы дня, т. е. в восходящем направлении она отражает долготу ночи (величину никтопериода), область определения этой функции — от 7 ч 01 мин (самый короткий день в году) до 17 ч 34 мин (самый продолжительный день в году на широте Москвы).

Примененный нами метод встречных кривых основан на новом способе совместного графического решения двух уравнений, у которых одинаково изменяется один и тот же аргумент. При этом также графически приравниваются интервалы областей определения обеих функций, инвариантом для чего служит один и тот же интервал области определения аргумента.

Кривые *1* и *2* пересеклись против дат 3 апреля и 6 октября, что можно считать началом и концом (на графике H и K) теоретического среднего вегетационного периода в Москве, который начинается при переходе температуры воздуха выше 1,4°, долготе дня больше 13 ч 18 мин и заканчи-

1 — средняя температура воздуха по месяцам (по многолетним данным);
2 — продолжительность дня двадцатого числа каждого месяца на широте Москвы;
x — месяцы;
y — температура воздуха (в °С);
z — долгота дня;
H — начало вегетационного периода,
K — конец вегетационного периода

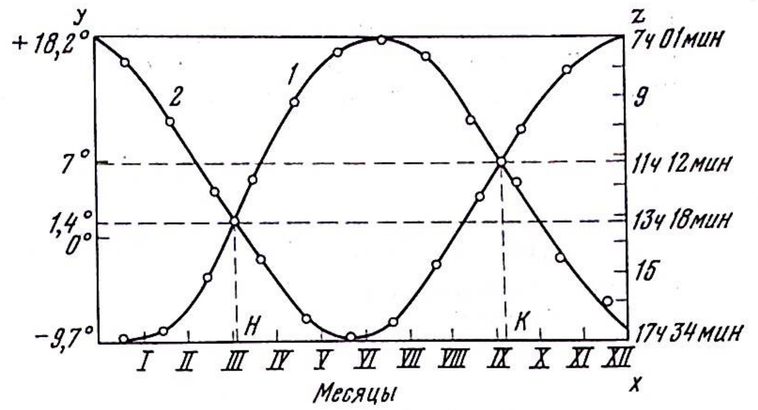


График встречных кривых для определения показателей вегетационного периода в г. Москве

вается при температуре воздуха ниже 7° и долготе дня 11 ч 12 мин. Эти даты близко соответствуют переходу среднесуточной температуры через 0°, который наступает в Москве 5 апреля, и средней дате выпадения первого снега — 3 октября (по данным гидрометеообсерватории при ТСХА за 1881—1953 гг.).

Таким образом, переход среднесуточной температуры через 0° весной и выпадение первого снега осенью могут служить приблизительными указателями начала и конца вегетационного периода на широте Москвы.

Пик кривой долготы дня (*2*) наступает около 20 июня, т. е. раньше на месяц, чем у кривой температуры (*1*), у которой пик наблюдается около 20 июля. Так и должно быть, принимая во внимание, что увеличение долготы дня — основная причина повышения температуры воздуха в это время. Период с 20 июня по 20 июля обеспечивает максимальное количество одновременно и света, и тепла в Москве.

Как показало специальное изучение, ход фенофаз травянистых многолетников в Главном ботаническом саду АН СССР (г. Москва) связан с критическими точками графика встречных кривых: массовое отрастание видов многолетников по средним данным начинается в первых числах апреля, что соответствует первой точке пересечения кривых (H); максимум числа цветущих видов наблюдается около 20 июня, что соответствует экстремуму кривой фотопериода (*2*). В начале октября начинается резкое снижение числа видов, проходящих фенофазу созревания семян, что соответствует второй точке пересечения (K) кривых *1* и *2* (см. рисунок).

Подобный график с целью определения параметров вегетационного периода может быть построен для любой местности, находящейся в умеренной зоне. При этом требуется знать лишь многолетнюю среднемесячную температуру воздуха по всем месяцам года и продолжительность дня на двадцатое число каждого месяца для данной широты. График встречных кривых фотопериода и температуры дает также некоторые возможности прогноза показателей вегетационного периода. Для этого следует начиная с января наносить на ранее построенный по усредненным данным график среднемесячные данные по температуре воздуха текущего года в виде точек. Кривая фотопериода изменяется от года к году очень незначительно, поэтому ее можно принять за постоянную. По расположению точек температуры воздуха текущего года относительно усредненной кривой температуры и кривой фотопериода можно судить о тенденции отклонения показателей вегетационного периода данного года и предвидеть, где пересекутся кривые и где они достигнут максимума.

В субтропической и особенно в тропической зонах Земли продолжительность дня колеблется около 12 ч, изменяясь слишком мало для того, чтобы можно было построить двускатную кривую такого же типа, как на рисунке. Кривые температуры воздуха и фотопериода в указанных зонах

пересекутся вне реальных интервалов областей определения этих обеих функций, из чего следует, в частности, что вегетационный период в субтропиках теоретически может продолжаться круглый год.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Зайцев Г. Н.* Зона комфорта фанерофитов короткого дня в северном полушарии.— Докл. отделений и комиссий ГО СССР, 1968, вып. 6. Фенология, с. 113.

Главный ботанический сад
АН СССР

МУШМУЛА ОБЫКНОВЕННАЯ НА АПШЕРОНЕ

К. М. Кулиев

Род Mespilus L. содержит один вид *Mespilus germanica* L.— мушмула обыкновенная (кавказская, германская). Кустарник или деревце 1,5—6,0 м высотой со стволом до 20 см в диаметре. Распространена на Кавказе, в Средней Азии (Копетдаг) и в Крыму [1—4]. В культуре известна в Ташкенте, Ашхабаде, Нальчике, Латвии, Крыму, Москве, Молдавии [3, 5—7].

В естественных условиях произрастает от предгорного пояса до 1800 м над ур. моря, а на Кавказе — до 2050 м, в различных экспозициях, к почвам не требовательна.

Таким образом, мушмула имеет широкий экологический диапазон, что дает возможность культивировать ее не только в южных районах Советского Союза, но и в районах с умеренным климатом.

Плоды мушмулы содержат много полезных веществ. Плоды культурных сортов широко используются населением в пищу в различных районах Азербайджана, однако дикорастущая мушмула в условиях Апшерона не культивировалась.

В ботанический сад Института ботаники АН АзССР дикорастущие растения были привезены из лесов Азербайджана в 1960 г. М. А. Али-заде, а в 1971 г. и другими сотрудниками ботанического сада.

В 1967 г. нами из Средней Азии (ущелье Гюен Копетдага Туркменской ССР) были завезены трехлетние дички мушмулы. Растения были высажены на экспозиционном участке дендрофлоры Средней Азии.

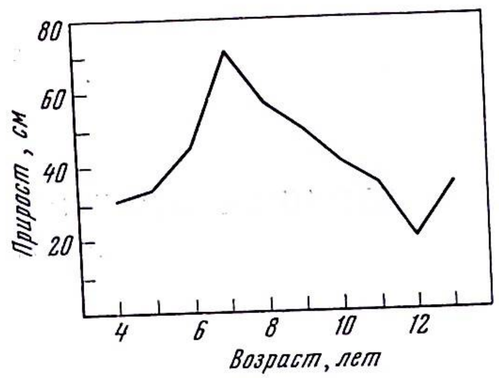
Фенологические наблюдения показали, что почки мушмулы начинают набухать в первой декаде марта, листья распускаются во второй и третьей декадах апреля. Облиствение растений завершается к 18—26 мая. Фазы бутонизации и начала цветения наблюдаются в третьей декаде апреля, массовое цветение — 3—7 мая. Плоды обычно созревают после уборки в лежке. Осенняя раскраска листьев начинает появляться во второй—третьей декаде октября (17—24.X), окрашивание всех листьев отмечается в первой декаде ноября (2—10.XI). Листопад начинается в конце ноября и завершается во второй декаде декабря, но отдельные листья на побегах текущего года сохраняются до конца декабря.

Таким образом, мушмула обыкновенная в условиях Апшерона вегетирует около 283 дней (считая от времени набухания листовых почек до полного листопада). За этот период даже при недостатке поливной воды в течение месяца никогда не наблюдалось повреждения и сбрасывания листьев.

Мушмула хорошо размножается семенами, прививкой и отводками. Лучший срок для посева семян мушмулы на Апшероне ноябрь и декабрь. Для размножения отводками также благоприятен осенний период. Успешность укоренения отводков зависит от степени увлажненности почвы,

в которую прикапываются отводки. Желательно оставлять отводки прикопанными в течение двух лет, затем после листопада можно их выкопать и пересадить на постоянное место. За два года у них формируется хорошо развитая корневая система и несколько побегов.

Изучение динамики роста мушмулы на Апшероне показало, что наиболее интенсивно она растет в мае—июне, затем рост замедляется, но не прекращается до конца августа. Ход прироста растений по годам (начиная с четырехлетнего возраста) показан на рисунке.



Динамика годичного прироста побегов мушмулы обыкновенной

Из графика видно, что прирост растений в высоту происходит до семилетнего возраста, затем падает. В 1976 г. у 13-летних растений отмечен скачок в приросте по сравнению с предыдущими годами, по-видимому, в связи с условиями вегетационного периода.

В тринадцатилетнем возрасте деревца достигли высоты 4,1 м, а диаметр основания центрального ствола — 9 см, при диаметре кроны (СЮ×ЗВ) — 2,8×2,7 м. Стволы слабо очищаются от сучков. От корневой шейки до кроны (на расстоянии до 1,5 м) на стволе насчитывалось от 30 до 51 порослевого побега разного возраста, 32—235 см длиной, с диаметром у оснований 0,6—2,2 см.

Дички, привезенные из различных районов Азербайджана, в ботаническом саду хорошо растут, цветут и плодоносят. Семнадцатилетние растения имеют высоту 5,2 м, при диаметре центрального ствола 11 см, и образуют густые кроны. По своему развитию и биоэкологическим особенностям они не отличаются от растений, привезенных на Апшерон из Копетдага.

Мушмула очень декоративна в цветах, в плодах и облиственном состоянии, но имеет колючий ствол. В связи с этим ее следует сажать в парках и скверах с таким расчетом, чтобы стволы были задекорированы другими растениями.

Полив взрослых растений достаточно производить два раза в месяц в период с апреля по сентябрь.

Наши десятилетние наблюдения показали, что мушмула обыкновенная при поливе хорошо растет на Апшероне и устойчива в аридных почвенно-климатических условиях. Плодоношение и образование полноценных семян свидетельствуют о том, что она полностью акклиматизировалась в условиях ботанического сада. Это дает возможность рекомендовать мушмулу обыкновенную для озеленительных работ, а также для создания лесов на Апшеронском полуострове.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Соколов С. Я., Связева О. А.* География древесных растений СССР. М.; Л.: Наука, 1965.
2. *Прилипко Л. И.* Род мушмула.— В кн.: Флора Азербайджана, т. 5. Баку: Изд-во АН АзССР, 1954, с. 65.
3. Деревья и кустарники Туркменского Ботанического сада. Ашхабад: Ылым, 1972.
4. *Полетико О. М.* Род мушмула.— В кн.: Деревья и кустарники СССР, т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 511.
5. *Русанов Ф. Н.* Ботанический сад АН УзССР. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1963.
6. Деревья и кустарники Северного Кавказа. Нальчик, 1967.
7. Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР. М.: Наука, 1975.

Институт ботаники им. В. Л. Комарова
АН Азербайджанской ССР
Баку

БИОМОРФОЛОГИЯ

ЕДИНИЦЫ СТРУКТУРЫ И ПОБЕГОВАЯ СИСТЕМА РОЙЕНЫ БЛЕСТЯЩЕЙ

Е. С. Смирнова

В Южной Африке встречается вечнозеленое дерево — *Royena lucida* L. (Ebenaceae). Этот вид входит в состав лавровых и маслинных лесов юго-западного Капланда [1]. Древесина его не имеет значительной хозяйственной ценности, чаще виды ройены используются в парковых насаждениях [2]. В зависимости от экологических условий растения в природе широко варьируют от высоких тридцатиметровых [3] тонкоствольных деревьев с пониклой кроной до более низких, не превышающих 1 м [4].

Морфологический тип ройены блестящей — плейомонохазиальное длиннометамерное дерево [5]. Это растение очень интересно с биоморфологической точки зрения следующими особенностями: 1) симподиальное ветвление побеговой системы при пазушном расположении цветков и соцветий; 2) функциональная и морфологическая разнокачественность метамеров однопорядкового побега; 3) коллатеральность пазушных почек.

Побеговая система ройены является хорошей моделью для понимания симподиального способа ветвления особи при пазушном расположении цветков и соцветий. У любого растения легко распознать симподиальное ветвление при терминальном положении генеративных органов. Так, каждый однопорядковый побег тропического дерева *Plumeria rubra* L. либо вегетативный, либо генеративный [6]. На верхушке однопорядкового вегетативного побега у дерева, перешедшего в генеративную фазу, развивается мощное соцветие. Пазушная почка, лежащая под соцветием, дает начало вегетативному побегу следующего морфологического порядка. Перевершинивание побегов при формировании ствола и кроны у ройены блестящей происходит иначе. Ствол и основные скелетные ветки ройены «комплектуются» длинными побегами с большим числом метамеров. Каждый однопорядковый побег оканчивается подсохшей верхушкой стебля, отклонившейся и принявшей положение, супротивное листу, а ближайшая пазушная почка продолжает рост ветви. В тех случаях, когда лишь одна пазушная почка продолжает развитие побега, а остальные остаются спящими, имеет место монохазиальное ветвление (нарастание). Но чаще однопорядковые побеги ройены ветвятся плейохазиально. В целом в побеговой системе сочетаются плейо- и монохазиальный способы ветвления, поэтому ветвление вегетативной сферы этого дерева следует считать плейомонохазиальным (рис. 1). Итак, перевершинивание побеговой системы ройены происходит в результате отмирания верхушки стебля, а цветки или соцветия располагаются пазушно.

Для сравнения напомним плюмерию, всю вегетативную сферу которой образуют метамеры единственного типа — лист с прилежащим укороченным междоузлием. Для вегетативного побега ройены характерны иные структурные единицы. Прежде всего необходимо отметить, что они функционально и морфологически разнотипны и их четыре. Листорасположение очередное. В нижней части каждого однопорядкового побега развивается 6—8 низовых чешуевидных листьев, быстро опадающих (они же почечные чешуи) (рис. 2, *а*). Выше располагаются две брактеи (реже одна) (рис. 2, *б*). Над брактеями развивается почти округлый лист, как правило, один (иногда два) (рис. 2, *в*), далее следуют более крупные обычные эллиптические листья (рис. 2, *г*). Их число на побеге колеблется от 3 до 70 и более в зависимости от возраста особи и характера ветви. Пока дерево молодое и ростовые процессы преобладают, ствол и крона формируются длинными побегами с большим количеством листьев и вегетативных пазушных почек. По мере взросления растения увеличивается число коротких обрастающих веточек (с пять-шестью нормально развитыми листьями) и все больше пазушных почек развивается в соцветия. Последние представляют собой совсем короткий побег с несколькими почечными чешуями и двумя брактеями, т. е. соцветие образуется в результате механического укорочения обычного побега. Таким образом, в половозрелую фазу развития особи под влиянием физиологических факторов процесс подсыхания верхушки стебля смещается гораздо ближе к его основанию и она отсыхает над брактеями.

На вегетативных и вегетативно-генеративных побегах генетически закреплено наличие четырех типов листьев (почечные чешуи, брактеи, почти округлый лист, нормальные эллиптические листья) и их местоположение по длине побега. На генеративных побегах оказываются листья лишь двух типов: почечные чешуи и брактеи.

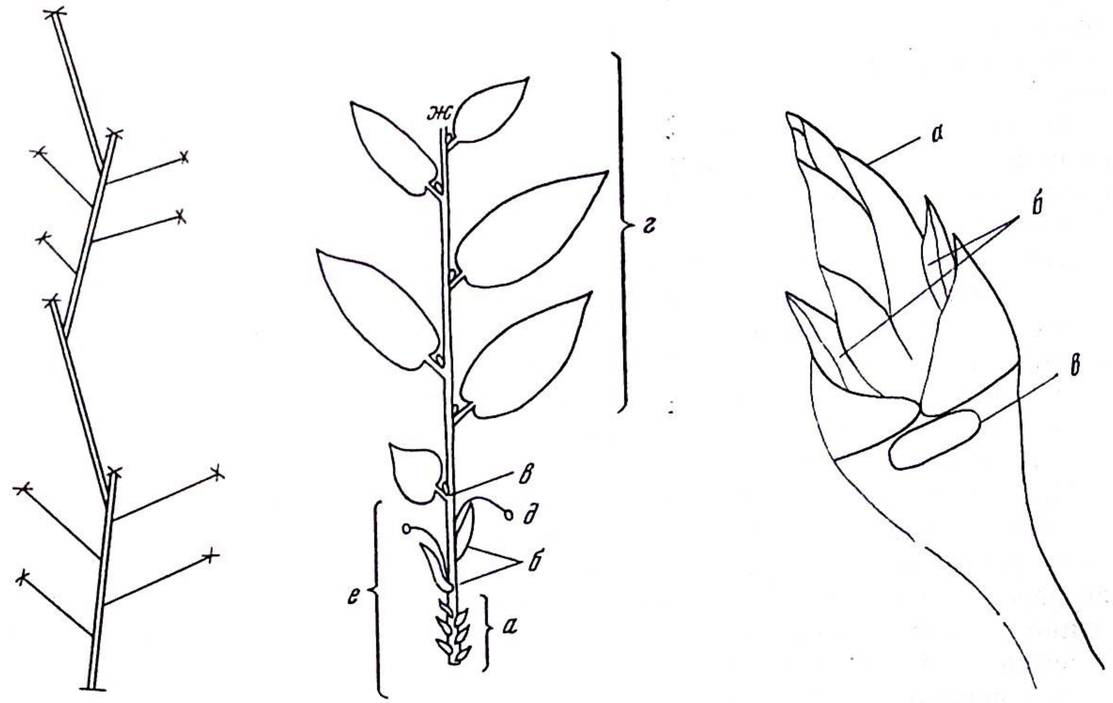


Рис. 1. Схема плейомонохазиального ветвления побеговой системы ройены

Рис. 2. Структурные элементы вегетативно-генеративного побега

а — низовые чешуевидные листья (= почечные чешуи); *б* — брактеи; *в* — почти округлый лист; *г* — нормальные эллиптические листья; *д* — соцветие; *е* — побег, у которого верхушка может засохнуть чуть выше брактей, функционально является генеративным; *ж* — засохшая верхушка стебля

Рис. 3. Коллатеральные пазушные почки ройены блестящей

а — центральная почка; *б* — боковая почка; *в* — листовой рубец

Цветки ройены могут развиваться одиночно, но чаще они собраны в малоцветковое (2—4) щитковидное соцветие. У молодых особей цветочные почки закладываются, главным образом, в пазухах брактей. По мере взросления дерева зона цветения распространяется вверх по побегу и захватывает все большее число пазушных почек. Соцветия закладываются в пазухах почти округлых листьев и в пазухах нормальных эллиптических листьев, т. е. у взрослого дерева подавляющее большинство пазушных почек дифференцируется как генеративные, в связи с чем в период массового цветения наблюдается необыкновенно много цветков и соцветий. Обилие побегов в кроне ройены усугубляется еще и коллатеральностью пазушных почек. Из пазухи одного листа часто развивается два или три побега. Пазушная почка ройены достаточно крупная (6—7 мм). К моменту полной дифференциации (август) в пазухах двух низовых ее чешуй образуется еще по одной почке почти того же размера, дающих побеги наравне с центральной (рис. 3). Кажется, что интенсивность семенного воспроизведения у этого вида должна быть необычайно велика. Однако в условиях оранжереи цветки, соцветия и завязи опадают и не развивается ни единого плода. В редких случаях околоплодник разрастается, но он оказывается пустым. Причины полной стерильности ройены при столь обильном цветении пока неясны. Возможно, что одновременное развитие многих пазушных почек при недостаточности минерального питания приводит к массовому сбрасыванию завязей. В этом случае решающая роль в обеспечении плодоношения принадлежит целенаправленной обрезке и разработке рациональных сроков, доз и форм подкормок. Нарушение процессов макро- и микроспорогенеза в связи с отсутствием оптимальных экологических условий также может быть причиной отсутствия плодов у ройены, но это требует специального изучения.

Разнообразие побегов ройены по количеству метамеров

Показатель	Номер однопорядкового побега				
	1	2	3	4	5
Длина побега, см	5	56	1	168	4
Общее число метамеров	15	40	6	78	12
почечных чешуй	8	8	4	8	6
брактей	2	2	2	2	2
почти округлых листьев	1	1	–	1	1
нормальных эллиптических листьев	4	29	–	67	3

Предварительные наблюдения показали, что в сентябре длина цветочных почек ройены (будущего года цветения) не превышает 0,3 мм. В течение сентября формируются первые бугорки околоцветника. Процесс дифференциации очень медленно протекает в течение осени и зимы. К середине января высота генеративной почки достигает 5 мм, а бутон увеличивается до 1 мм. В таком бутоне можно обнаружить вполне сформированные чашелистики, лепестки и тычинки. Таким образом, развитие цветка и, следовательно, микро- и макроспорогенез протекают в осенне-зимний, самый неблагоприятный по экологическим факторам, период, когда интенсивность естественного света и температура воздуха низкие, в связи с чем в этот период исключаются всякие минеральные подкормки, столь необходимые для нормального развития генеративной сферы дерева. И наконец, отсутствие плодоношения у ройены может быть обусловлено более сложными генетическими причинами.

В любом случае для успешного выращивания ройены блестящей в условиях оранжереи необходима тщательная прореживающая и формирующая обрезка дерева.

В таблице показана вариабельность структуры однопорядковых побегов ройены. Далее приводим краткую характеристику модельных побегов по состоянию на апрель 1976 г.

№ 1. Одна из многих коротких конечных веточек прироста 1976 г., развившаяся из спящей почки, возникшей в 1974 г. Почки в пазухах низовых чешуй не видны невооруженным глазом. В пазухах брактей и почти округлого листа (узлы № 8—10) — по одиночному цветку. В пазухах нормальных листьев (узлы № 11—15) — покоящиеся пазушные почки. Верхушка побега засохла выше узла № 15.

№ 2. Типичный пониклый кронообразующий побег. В пазухах низовых чешуй почки не видны. Пазушные почки 11 вышележащих метамеров — покоящиеся (в пазухах брактей, почти округлого листа и восьми нормальных листьев). В пазухах 21 нормального листа развились всевозможные варианты цветущих побегов с разным числом цветков и соцветий.

№ 3. Очень короткий малоцветковый побег. В пазухах чешуевидных листьев почки не видны. По одному цветку образовалось в пазухах брактей, выше которых — отсохшая верхушка побега.

№ 4. Очень длинная, висящая, кронообразующая, многометамерная ветвь, образованная одним (седьмым) морфологическим порядком.

№ 5. Типичный короткий малометамерный побег с генеративными пазушными почками.

У ройены блестящей оказались взаимосвязаны два таких свойства, как специализация структур на уровне метамеров (четыре функционально разных листа) и отсутствие специализации на уровне побегов (качественная равнозначность однопорядковых побегов). Побеговая система этого вида ройены — наглядный пример возможных путей перехода от чисто вегетативных побегов к чисто генеративным.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Knapp R.* Die vegetation von Africa. Jena, 1973, p. 539.
2. *Gomese Sousa A.* Dendrologia de Moçambique.— Im. nat. Moç. L. Marques, 1967, v. 11, p. 633.
3. *Engler A., Prantl K.* Die naturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897, v. 4, N 1, p. 154.
4. *Thiselton-Dyer W. T.* Flora Capensis. London, 1909, v. 4, N 1, p. 446.
5. *Смирнова Е. С.* Морфологические типы и формирование облика растений.— Бюл. Глав. ботан. сада, 1974, вып. 93, с. 49.
6. *Смирнова Е. С.* К морфологии и интродукции плюмерии (Plumeria Tourn.).— Бюл. Глав. ботан. сада, 1976, вып. 101, с. 70.

Главный ботанический сад
АН СССР

МОРФОГЕНЕЗ НЕКОТОРЫХ ЮЖНОАФРИКАНСКИХ КЛУБНЕЛУКОВИЧНЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ СЕМЕЙСТВА IRIDACEAE

И. И. Андреева

Клубнелуковичные растения представляют собой основную группу жизненных форм семейства Ирисовых. Их морфогенез изучен сравнительно мало [1—9] и, главным образом, у видов флоры СССР. Побегообразование у клубнелуковичных ирисовых, происходящих из других районов земного шара, почти не изучено. Между тем, многие из этих растений обладают прекрасными декоративными качествами, но пока не получили у нас широкого распространения в культуре.

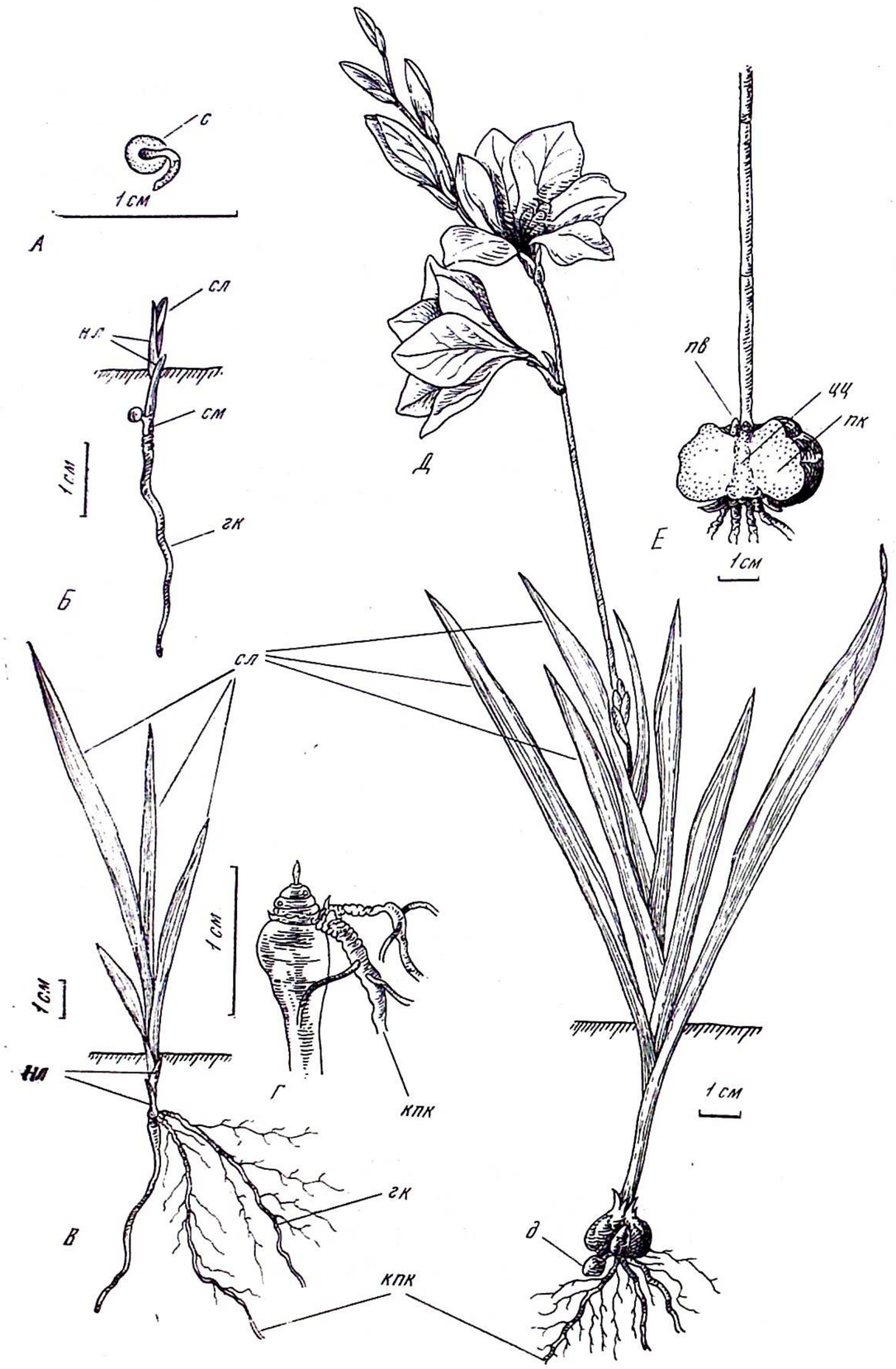


Рис. 1. Растение *Tritonia crocata* (L.) Ker.-Gawl. первого года жизни

А — проросток; *Б* — сеянец в фазе третьего листа; *В* — сеянец в фазе шестого листа; *Г* — подземная часть растения, находящегося в фазе шестого листа (листья удалены); *Д* — фаза начала цветения; *Е* — продольный разрез клубнелуковицы в фазе начала цветения (листья удалены); *гк* — главный корень; *кпк* — контрольные придаточные корни; с — семя, *см* — семядоля; *нл* — низовые листья; *сл* — срединные листья; *пв* — почка возобновления; *цц* — центральный цилиндр; *пк* — первичная кора; *д* — детка

Кроме того, сравнительный анализ онтогенеза у представителей родственных таксонов позволит в дальнейшем познать пути трансформации жизненных форм в процессе эволюции таксона, а также правильнее классифицировать клубнелуковичные многолетники в системе жизненных форм покрытосеменных.

В настоящем сообщении излагаются результаты изучения побегообразования у *Tritonia crocata* (L.) Ker.-Gawl. и *Lapeyrousia cruentha* Baker в течение двух первых лет жизни растений. Эти виды относятся к трибе Ixieae сем. Iridaceae, и ареалы их ограничены Тропической и Южной Африкой. Исследования проводили в 1970—1971 гг. на живых растениях, выращенных из семян, в оранжерее и открытом грунте ботанического сада Тимирязевской сельскохозяйственной академии (Москва).

Tritonia crocata (L.) Ker.-Gawl. (тритония шафранная) — многолетнее травянистое растение, произрастает на склонах гор и холмах прибрежного района Капской флористической области. Семена тритонии шафранной шаровидные, 0,2 см в диаметре, семенная кожура коричневая, гладкая, блестящая, с гребневидным придатком, прорастают через две недели после посева. Тип прорастания семян подземный, начинается с положительно геотропического роста влагалища семядоли, благодаря чему зародышевый корень и почечка углубляются в почву (рис. 1, *А*). Первые 10—15 дней проросток ведет подземный образ жизни, его зародышевый корень удлиняется, давая начало вертикально углубляющемуся главному корню. Семядоля, лишенная хлорофилла, дифференцируется на короткое (0,3—0,4 см) замкнутое влагалище, очень короткий (0,1—0,2 см) черешок и грушевидный гаусторий. Влагалище семядоли закрывает почечку, которая, тронувшись в рост, прорывает его верхушку.

Массовые всходы появляются через месяц после посева. Первые два листа низовые, трубчатые (рис. 1, *Б*), бесцветные и возвышаются над поверхностью земли всего на 0,2—1,0 см. Их функция — защита побега в период подземного роста. Третий лист — срединный, ассимилирующий, с замкнутым влагалищем и линейной зеленой пластинкой (длина 5 см, ширина 0,4 см). Жилкование листа параллельное, средняя жилка более толстая. Листорасположение двурядное. Гипокотиль, эпикотиль, а также междоузлия между низовыми и ассимилирующими листьями остаются короткими.

В фазе третьего листа неветвящийся главный корень у проростков достигает длины 3 см. На базальной части образуются поперечные складки, т. е. обнаруживается его контрактильная деятельность.

Через месяц после появления всхода семядоля подсыхает и отваливается. В возрасте 2,5 мес сеянцы имеют пять или шесть листьев (рис. 1, *В*). К этому времени базальная часть главного побега разрастается — формируется зачаток будущей клубнелуковицы (диаметр 0,2 см, высота 0,15 см) (рис. 1, *Г*) с тремя-четырьмя метамерами и равномерно разросшимися междоузлиями. Сначала разрастается третье междоузлие, находящееся выше первого ассимилирующего листа (или пятое). Клубнелуковица покрывается пожелтевшими и подсохшими основаниями низовых листьев, разорвавшимися под давлением растущего побега. В пазухе каждого листа заложено по одной почке, представленной еще недифференцированным бугорком высотой менее 0,1 см. В терминальной почке сформирован зачаток седьмого листа длиной 0,1—0,2 см.

Корневая система в это время состоит из главного корня, разветвленного до III порядка, и двух придаточных. Первый придаточный корень формируется на гипокотиле, он разветвлен до II порядка и в базальной части имеет поперечные складки. Второй придаточный корень формируется на эпикотиле, он не ветвится и занимает вертикальное положение, сдвигая вбок главный и первый придаточный корни. Основание его гладкое и на протяжении 0,5 см утолщено. Все корни тритонии функционально являются питающими и контрактильными.

В течение последующих двух месяцев у растений клубнелуковица продолжает расти, удлиняются ассимилирующие листья, нижние подсыхают и формируются новые листья. Основания всех ассимилирующих листьев замкнутые. Низовые листья отмирают.

В фазе восьми листьев на главном побеге формируются зачатки цветков. В начале цветения растения имеют следующее строение (рис. 1, *Д*, *Е*): вегетативная часть главного побега представлена клубнелуковицей, достигшей предельных размеров (диаметр 1,5—2,0 см, высота 1 см). Она имеет семь-восемь метамеров. Длина трех-четырех междоузлий между верхними срединными листьями более или менее одинакова, междоузлия между нижними срединными и низовыми листьями остаются укороченными. Один-два первых срединных листа (третий и четвертый листья побега) к этому времени отмирают, а их замкнутые плотные сухие кроющие основания превращаются в покровные чешуи клубнелуковицы. Основания последующих, расположенных выше на клубнелуковице листьев тонкие, пленчатые, белые. Почки в пазухах низовых листьев представлены недифференцированными бугорками менее 0,1 см высотой. Почки в пазухах двух-трех сближенных нижних срединных листьев развиваются в детки, имеющие такое же строение, как детки шпажника гибридного [10].

В пазухах верхних трех—пяти срединных листьев клубнелуковицы находятся почки возобновления (0,1—0,3 см высотой) с одним-двумя листовыми зачатками в виде бесцветных прозрачных колпачков.

Репродуктивная часть главного побега достигает длины 35—40 см, на ней формируются три-четыре срединных листа. В соцветии шесть цветков. В пазухе верхнего листа может развиться цветущий побег II порядка, в пазухах других листьев почки остаются недифференцированными.

Корневая система на этой стадии развития растения представлена четырьмя—шестью придаточными контрактильными корнями, разветвленными до III порядка; их верхушки начинают подсыхать и отмирать.

Цветение продолжается три недели. По окончании цветения подсыхает и отмирает репродуктивная часть главного побега, желтеют и отмирают пластинки срединных листьев.

Строение покоящейся клубнелуковицы сходно с описанным выше для фазы зацветания. Отличие заключается в том, что основания всех отмерших срединных листьев клубнелуковицы становятся сухими, шуршащими, приобретают коричневый цвет; в почках возобновления — всего три зачатка, т. е. сформирована лишь часть вегетативной сферы побега будущего года. Наиболее крупной и развитой является пазушная почка самого верхнего срединного листа на клубнелуковице.

Клубнелуковица шаровидной формы, уплощенная, высота ее меньше диаметра, верхушка и основание слегка вогнуты.

Таким образом, главный побег тритонии шафранной развивается по моноциклическому типу. Вегетативная часть его представлена клубнелуковицей, на которой образуется всего семь-восемь листьев (два низовых и пять-шесть срединных), репродуктивная часть представлена стеблем с тремя-четырьмя срединными листьями и верхушечным соцветием.

Ветвление растений второго года жизни симподиальное. В рост одновременно трогаются две-три или более боковые почки возобновления в пазухах верхних срединных листьев клубнелуковицы, т. е. растение одновременно и ветвится, и вегетативно размножается, так как вместо одной материнской особи образуются несколько дочерних (рис. 2).

На основании побегов II порядка находятся два-три сближенных низовых листа, следующие пять-шесть листьев — срединные. Как и в первый год жизни, новая клубнелуковица формируется в результате разрастания междоузлий трех-четырех срединных листьев. На репродуктивной части побега развиваются три-четыре срединных листа и шесть цветков. В почках возобновления заложено два-три листовых зачатка.

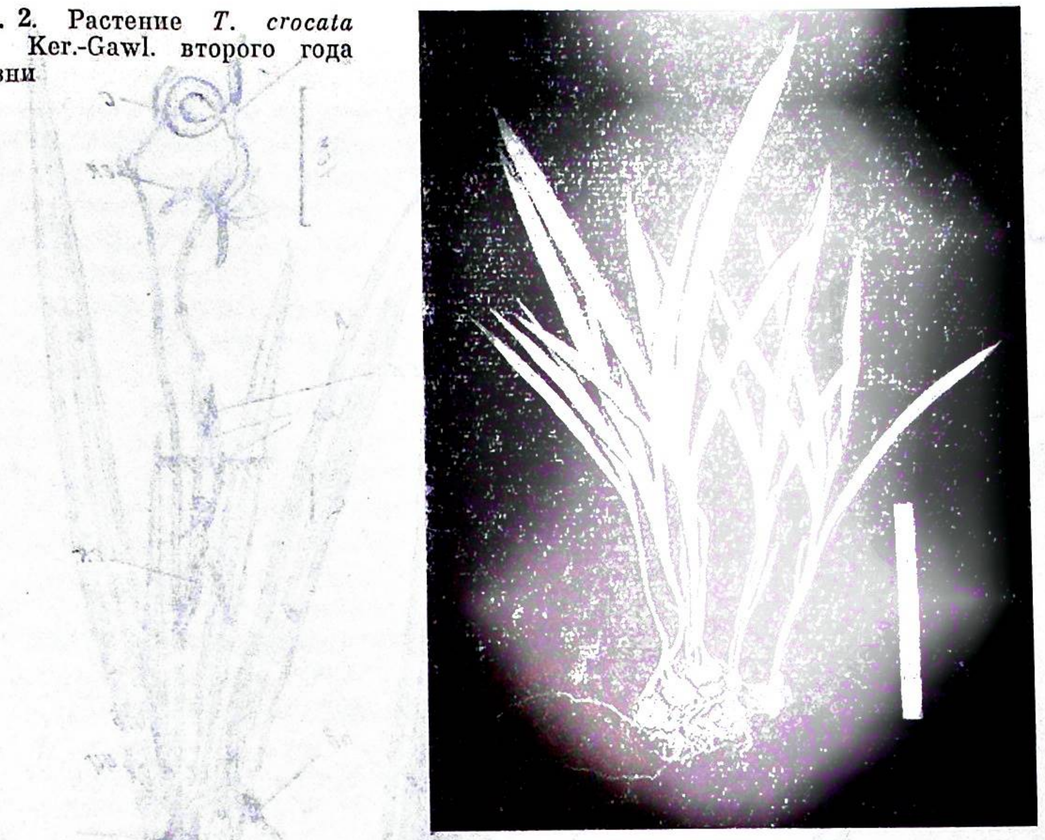


Рис. 2. Растение *T. crocata* (L.) Ker.-Gawl. второго года жизни

Таким образом, структура побегов II порядка такая же, как и у главного побега, но величина клубнелуковиц несколько меньше (диаметр 1,0—1,5 см, высота 0,6—0,8 см).

Корневая система придаточная и состоит из 10—12 тонких разветвленных питающих корней, образующихся кольцом вокруг основания прошлогодней клубнелуковицы, и трех-четырех контрактильных корней, которые формируются на основании клубнелуковиц текущего года.

Lapeyrousia cruentha Baker (лаперузия окровавленная) — многолетнее травянистое растение, произрастающее в Южной Африке на сухих открытых склонах гор.

Строение и прорастание семян, а также морфология проростков у лаперузии такие же, как у тритонии шафранной (рис. 3, *А*, *Б*), т. е. два первых листа низовые, третий — срединный с замкнутым влагалищем; листорасположение двурядное. В фазе четвертого листа начинает формироваться зачаток будущей клубнелуковицы.

Через 4 мес после посева растения лаперузии зацветают. В начале цветения (рис. 3, *В*, *Г*) конусовидная клубнелуковица достигает предельных размеров (1,0—1,2×1,2—1,5 см). Она образована семью или девятью метамерами. Междоузлия шестого-седьмого срединных листьев неравномерно разрастаются — сперва удлиняется междоузлие между первым и вторым срединными листьями, затем последующие. Самыми длинными являются четвертое, пятое и шестое междоузлия. Длина междоузлий, лежащих выше и ниже, постепенно уменьшается, а междоузлия между нижним срединным и низовыми листьями остаются укороченными. Верхушка и основание клубнелуковицы благодаря этому становятся немного вогнутыми. В углублении на верхушке клубнелуковицы в пазухах двух верхних срединных листьев находятся две почки возобновления с двумя-тремя листовыми зачатками 0,2—0,3 см длиной. Некоторые авторы [9] полагают, что это является своеобразным механизмом, регулирующим глубину залегания клубнелуковицы. Два низовых листа к началу цветения отмирают. Пластинка третьего листа побега пожелтела, сухое светло-коричневое

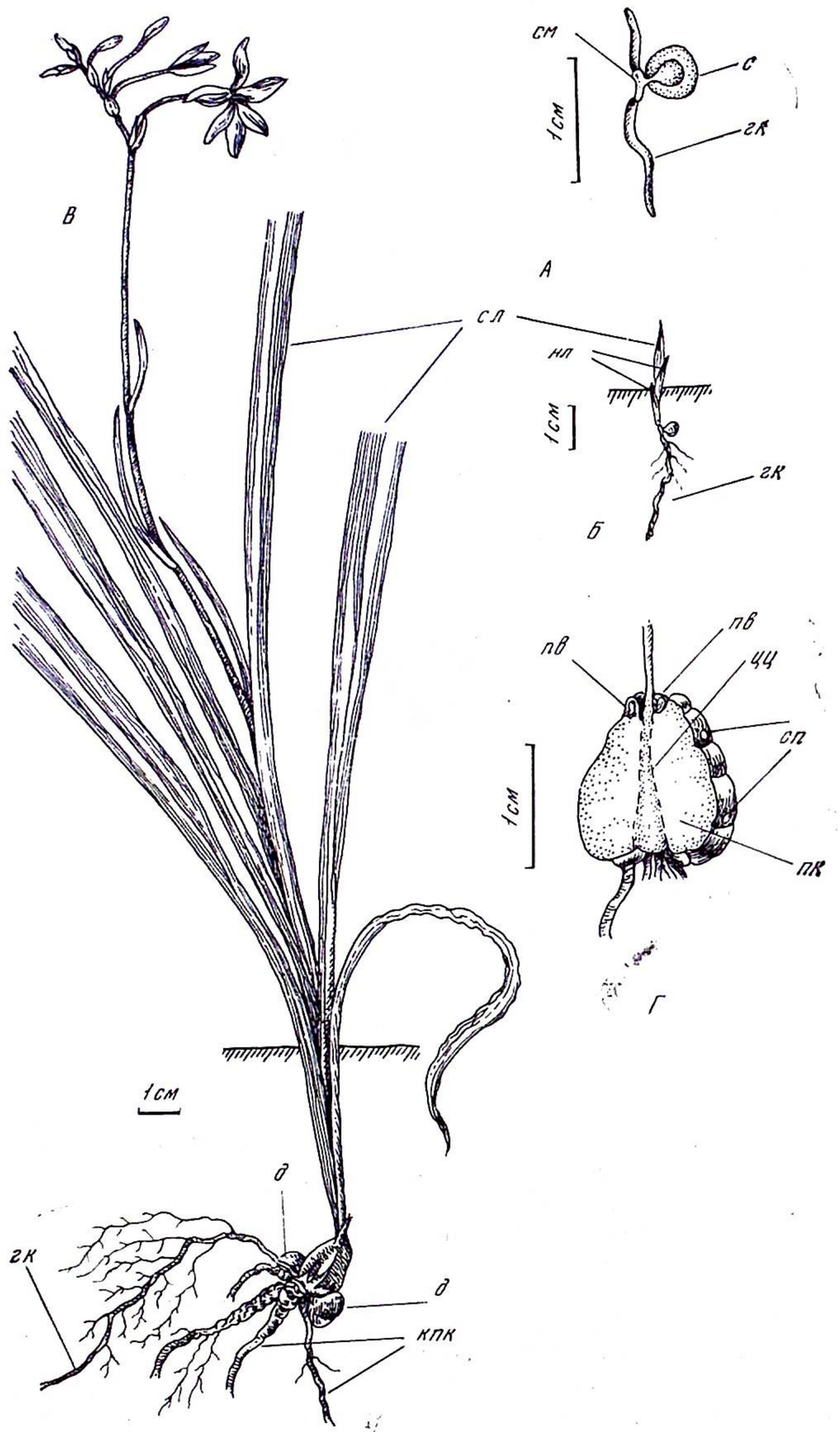


Рис. 3. Растение *Lapeyrousia cruentha* Baker первого года жизни

А — проросток; *Б* — сеянец в фазе третьего листа; *В* — фаза начала цветения; *Г* — продольный срез клубнелуковицы в фазе начала цветения; *сп* — спящая почка.
Обозначения те же, что на рис. 1

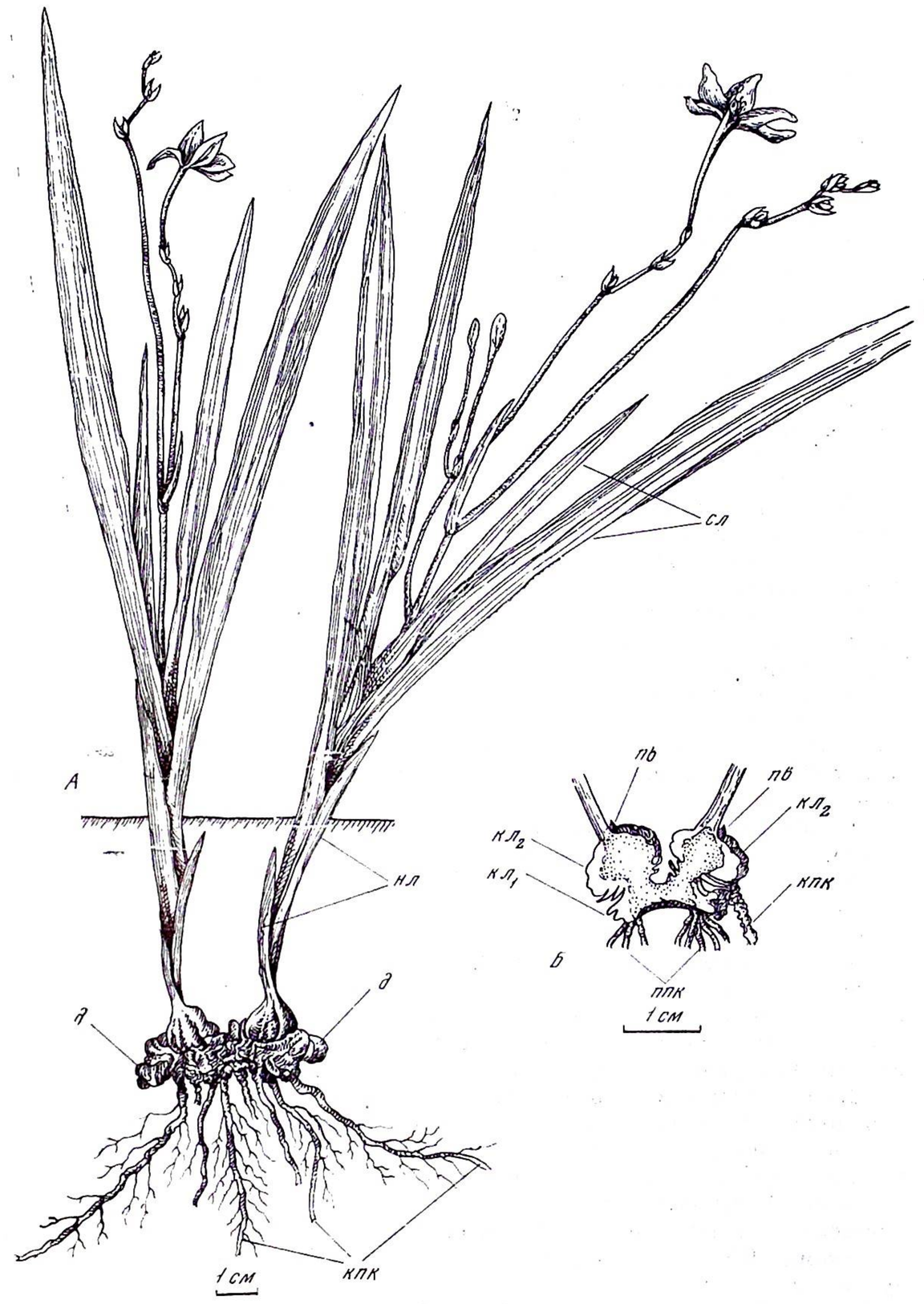


Рис. 4. Растение *L. cruentha* Baker второго года жизни

А — общий вид; *Б* — продольный разрез клубнелуковиц; $кл_1$ — клубнелуковица первого года; $кл_2$ — клубнелуковица второго года; *ппк* — питающие придаточные корни.
Остальные обозначения те же, что на рис. 1

основание его покрывает клубнелуковицу. В пазухах отмерших низовых листьев развиваются ветвящиеся детки, верхушками обращенные вниз.

Детки по размеру близки к материнской клубнелуковице (1,0×1,5 см). Зрелую детку образуют пять-восемь метамеров, длина междоузлий которых более или менее одинакова. Иногда междоузлия двух-трех нижних метамеров остаются укороченными. Все листья детки низовые, сухие, тонкие, пленчатые, золотистого цвета, короткие — они прикрывают только одно-два лежащих выше междоузлия. На конусе нарастания они закладываются в виде замкнутых колпачков, а затем разрываются под давлением растущей детки. В пазухах листьев деток, в свою очередь, формируются новые пазушные почки III порядка. Две-три нижние почки дифференцируются в мелкие (0,2—0,4 см) детки, покрытые двумя-тремя сухими низовыми листьями. Верхние пазушные почки детки представлены недифференцированными бугорками 0,1 см длиной. Детки легко отделяются от материнского растения. Пазушные почки пяти—семи срединных листьев материнской клубнелуковицы представлены недифференцированными бугорками менее 0,1 см высоты.

Репродуктивная часть главного побега во время цветения достигает 47—52 см длины, на ней формируются три—пять листьев и соцветие из четырех—шести цветков. В пазухах верхних листьев могут развиваться цветущие побеги II порядка. По окончании цветения репродуктивная часть отмирает.

Корневая система растений в конце сезона вегетации придаточная, из пяти-шести контрактильных корней, три из них разветвлены до II порядка, а два-три не ветвятся. Благодаря их деятельности клубнелуковица втягивается в почву на глубину 5—6 см.

Таким образом, главный побег лаперузии окровавленной моноциклический. На клубнелуковице образуются девять-десять листьев (два-три низовых и шесть-семь срединных), на цветоносном стебле — три-четыре листа. В целом до соцветия формируются 12—14 листьев.

Возобновление растений на второй год симподиальное. В рост одновременно трогаются две боковые почки в пазухах двух верхних срединных листьев клубнелуковицы (рис. 4, *А*, *Б*).

На основании побегов II порядка имеются два—четыре сближенных низовых листа, последующие три листа — срединные. Структура клубнелуковиц на второй год меняется. Метамеров образуется меньше (от пяти до семи), разрастаются лишь междоузлия срединных листьев, а междоузлия низовых листьев остаются укороченными, что обусловливает и изменение формы клубнелуковиц — они становятся плоскими, их высота в два раза меньше диаметра (диаметр 1,2—1,3 см, высота 0,6—0,7 см).

Число метамеров репродуктивной части побега до соцветия уменьшается до двух-трех, число цветков в соцветии сокращается до двух—четырех.

Органы возобновления в конце второго года жизни представлены деткаами в пазухах низовых листьев (их структура такая же, как и в первый год жизни), недифференцированными почками в пазухах срединных листьев клубнелуковицы и одной почкой возобновления с двумя листовыми зачатками (0,2 см длиной) в пазухе верхнего срединного листа клубнелуковицы.

Таким образом, структура побегов II порядка отличается от структуры главного побега меньшим числом метамеров и органов возобновления, а также измененной формой клубнелуковиц.

Корневая система растений лаперузии окровавленной второго года жизни придаточная и имеет такое же строение, как корневая система растений второго года жизни тритонии шафранной.

ВЫВОДЫ

Морфогенез клубнелуковичных растений из семейства Iridaceae, выращенных из семян, в течение двух первых лет жизни характеризуется следующими общими чертами: 1) тип прорастания семян подземный; 2) семядоля дифференцирована на влагалище, короткий черешок и гаусторий; 3) первые один—четыре листа проростка низовые, трубчатые; 4) листорасположение у проростков двухрядное, как и у взрослых растений; 5) ветвление симподиальное с ежегодной сменой клубнелуковиц; 6) главный побег и побеги II порядка развиваются по моноциклическому типу; 7) в почках возобновления формируется лишь часть вегетативной сферы побега будущего года; 8) уже на первом году жизни растения способны вегетативно размножаться с помощью специализированных органов — деток.

Наряду с этим изученные нами виды имеют отличия в структуре побегов разных порядков и интенсивности вегетативного размножения.

Все побеги тритонии шафранной имеют одинаковую структуру; у лаперузии окровавленной структура главного побега и побегов II порядка различная. Вегетативное размножение у тритонии шафранной более интенсивное, чем у лаперузии окровавленной.

В связи с тем, что растения тритонии и лаперузии зацветают в первый год жизни, для выращивания их в декоративных целях можно рекомендовать как вегетативное размножение (деткаами и замещающими клубнелуковицами), так и семенное размножение.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Артюшенко З. Г.* Амариллисовые (Amaryllidaceae Jaume St.-Hilaire) СССР. Л.: Наука, 1970.
2. *Ахвердов А. А.* Биология некоторых декоративных геофитов флоры Армении.— Бюл. Ботан. сада АН АрмССР, 1956, вып. 15, с. 5.
3. *Капинос Г. Е.* Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне. Баку: Изд-во АН АзССР, 1965.
4. *Непорожный Г. Д.* Гладиолус. М.: Сельхозгиз, 1950.
5. *Седова Е. А.* Морфологические особенности жизненного цикла гладиолуса (*Gladiolus hybridus* hort.) в условиях различных световых режимов: Автореф. канд. дис. М., 1967.
6. *Сысина И. А.* Морфогенез гладиолуса: Автореф. канд. дис. М., 1953.
7. *Шорина Н. И.* Жизненный цикл безвременника великолепного в условиях субальпийских лугов Западного Закавказья.— Научные докл. высшей школы, 1964. Биол. науки, вып. 1, с. 113.
8. *Шорина Н. И.* Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья— В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967, с. 70.
9. *Шорина Н. И.* Возрастные биоморфологические признаки особей шафранов в ценопопуляциях высокогорий Западного Закавказья.— В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1974, с. 225.
10. *Андреева И. И.* Жизненный цикл шпажника гибридного (*Gladiolus × hybridus* hort.).— Бот. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 1183.

Тимирязевская
сельскохозяйственная академия
Москва

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СОРТОВ ЭФИРОМАСЛИЧНОЙ РОЗЫ

Л. Г. Назаренко

В эфиромасличном производстве и селекционной работе в качестве исходных форм наряду со старыми (Казанлыкская Розовая, Крымская Красная) используются и новые сорта эфиромасличной розы (Таврида, Мичуринка, Фестивальная и др.). Морфобиологическая характеристика существующих сортов приведена во многих работах ([1, 2] и др.). Однако в них при описании сортов или вовсе не приводятся экспериментальные данные, или они используются в основном только для характеристики отдельных показателей.

В данной статье рассматриваются лишь те сортовые признаки, которые недостаточно полно освещены в литературе и по которым мы располагаем экспериментальными данными.

По большинству морфобиологических показателей оценку сортов проводили в коллекционном питомнике на десяти растениях, привитых на шиповнике *Rosa canina* L. и высаженных при площади питания 2,5×1,25 м. Некоторые данные получены при изучении сортов в конкурсном сортоиспытании. Опытные участки расположены в центральном производственном хозяйстве ВНИИ эфиромасличных культур (Крым, Белогорский район). Сорта оценивались по ряду морфобиологических признаков и свойств.

Таблица 1

Шиповатость ростовых побегов розы (средние данные за 1975–1976 гг.)

Сорт	Шиповатость однолетних побегов, балл	Число шипов на побеге длиной 20 см	в том числе		
			крупные	средние	мелкие
Казанлыкская Розовая	4	131	12	27	92
Крымская Красная	2	12	7	3	2
Пионерка	3	46	3	10	33
Мичуринка	3	57	12	15	30
Фестивальная	2	6	4	2	0
Кооператорка	4	74	11	15	48
Белая	2	4	3	1	0
Таврида	3	24	11	4	9
Украина	2	4	3	1	0
Весна	4	105	9	29	67
Новинка	5	180	16	42	122
Букурия	4	100	13	20	67
Кавказская Красная	3	49	8	12	29
Молдавская Красная 1	4	72	12	12	48
Джалита	4	121	19	28	74
Вилена	5	212	19	28	165
Июльская	3	53	19	11	23
Ароматная	4	133	16	32	85
Прима Розовая	5	534	16	55	463
Прима Красная	5	526	25	70	431

Примечание. Побеги розы 'Таврида' несут треугольно-удлиненные шипы, 'Прима Розовая' и 'Прима Красная' — щетинистые. У всех остальных изученных сортов шипы крючковидно-изогнутые.

Таблица 2

Характеристика сортов розы по способности образовывать цветущие побеги из дочерних почек в случае повреждения трех верхних почек (средние данные за 1972–1975 гг.)

Сорт	Ослеплено верхушечных почек, шт.	Образовалось побегов, %	в том числе цветочных побегов		
			всего, шт.	% от числа ослепленных верхушечных почек	% от числа образовавшихся побегов
Казанлыкская Розовая	126	48,3	2	1,6	2,5
Крымская Красная	123	58,8	35	28,4	43,8
Пионерка	138	42,0	54	39,1	57,7
Мичуринка	135	72,1	28	20,7	27,5
Фестивальная	123	50,0	32	26,0	50,2
Кооператорка	144	76,3	34	23,6	33,2
Белая	141	68,7	63	44,7	57,6
Таврида	126	41,1	17	13,5	25,3
Украина	138	66,7	38	27,5	37,1
Букурия	129	53,3	22	17,0	29,6
Кавказская Красная	135	51,2	22	16,3	27,9
Молдавская Красная 1	162	36,0	27	16,6	52,1
Джалита	135	70,0	32	27,3	33,0
Июльская	132	44,4	23	17,4	33,5

Таблица 3

Образование генеративных побегов из боковых почек у эфиромасличной розы в случае удаления всех центральных почек на побеге (средние данные за 1972–1975 гг.)

Сорт	Ослеплено центральных почек, шт.	Образовалось побегов, %	В том числе цветочных побегов		
			всего, шт.	% от количества ослепленных центральных почек	% от количества образовавшихся побегов
Казанлыкская Розовая	147	49,1	2	1,4	2,3
Крымская Красная	150	57,8	38	25,3	42,8
Пионерка	135	68,8	56	41,5	57,8
Мичуринка	129	55,5	28	21,7	31,5
Фестивальная	156	42,4	34	21,8	51,8
Кооператорка	138	64,8	27	19,6	29,2
Белая	147	57,6	49	33,3	54,5
Таврида	141	40,3	12	8,5	25,9
Украина	138	60,5	34	24,6	33,6
Букурия	147	44,2	20	13,6	27,8
Кавказская Красная	147	46,8	27	18,4	23,4
Молдавская Красная 1	141	27,9	20	14,2	49,4
Джалита	120	54,6	29	24,2	45,8
Июльская	129	45,5	21	16,3	31,3

Таблица 4

Характеристика цветков основных сортов эфиромасличной розы

Сорт	Тип цветка	Окраска лепестков	Вес цветка, г	Число лепестков, шт.	Вес лепестков, % от веса цветка	Содержание эфирного масла на сырую массу, %	Продолжительность периода от раскрытия цветка до осыпания лепестков, дни
В среднем за 1964–1974 гг.							
Казанлыкская Розовая	Полумахровый	Бледно-розовая	2,4	34	78,0	0,1528	4
Крымская Красная	Махровый	Ярко-красная	3,1	78	81,7	0,0865	6
Кооператорка	Полумахровый	Розовая	1,9	28	70,6	0,1233	4
Мичуринка	Махровый	»	3,0	85	83,5	0,1852	4
Фестивальная	»	Розово-красная	2,7	75	81,9	0,1357	4
Пионерка (контроль)	Полумахровый	Ярко-розовая	2,0	36	79,2	0,1727	5
В среднем за 1971–1974 гг.							
Белая	Полумахровый	Белая	3,3	38	77,0	0,0518	4
Таврида	Махровый	Бледно-розовая	4,0	64	80,8	0,1200	6
Украина	Густо-махровый	»	6,8	107	87,7	0,0839	8
Весна	Полумахровый	Розовая	3,7	40	79,2	0,0994	4
Новинка	»	Светло-розовая	2,0	30	72,5	0,1490	3
Букурия	Махровый	Розовая	3,2	62	84,1	0,1531	4
Кавказская Красная	Густо-махровый	Ярко-красная	7,7	164	79,2	0,0787	6
Молдавская Красная 1	Махровый	Темно-красная	6,2	77	81,5	0,0544	4
Джалита	Полумахровый	Розовая	3,9	42	77,4	0,1366	4
Вилена	Меньше махрового	Светло-красная	5,7	57	84,6	0,1413	6
Июльская	Махровый	»	5,4	68	90,3	0,0702	5
Ароматная	Густо-махровый	Нежно-розовая	5,7	96	78,4	0,1148	6
Прима Розовая	Полумахровый	Розовая	4,3	28	73,3	0,1362	–
Прима Красная	»	Красная	6,1	24	68,1	0,1092	–
Пионерка (контроль)	»	Ярко-розовая	2,6	29	78,0	0,1585	5

Средний вес и число лепестков цветка определяли по принятой во ВНИИЭМК методике селекции эфирномасличных культур [3], содержание эфирного масла в цветках – методом интерферометрии [4]. Степень поражения основными болезнями учитывали в момент их максимального развития по общепринятой методике [5]. Остальные изучаемые признаки определяли биометрически или визуально по пятибалльной шкале (балл 5 – максимальное, балл 1 – минимальное проявление изучаемого признака).

Ветви и побеги розы почти всегда покрыты шипами. Величина, форма и плотность расположения шипов на побегах различны в зависимости от вида и сорта. С целью оценки сортообразцов эфиромасличной розы по шиповатости побегов, кроме визуального определения их количества (в баллах) и описания формы, было подсчитано число шипов и учтена их

Таблица 5

Вес цветка розы в зависимости от положения в соцветии (в среднем за 1975–1976 гг.)

Сорт	Вес цветка, г			Сорт	Вес цветка, г		
	центрального	на разветвлении первого порядка	на разветвлении второго порядка		центрального	на разветвлении первого порядка	на разветвлении второго порядка
Казанлыкская Розовая	3,2	2,5	2,3	Весна	4,3	4,0	3,0
Крымская Красная	5,5	3,8	2,7	Новинка	2,4	2,0	1,5
Пионерка	3,7	2,5	1,8	Букурия	3,6	3,3	2,5
Мичуринка	5,1	4,0	2,7	Кавказская Красная	9,3	8,7	6,4
Фестивальная	4,2	2,9	2,0	Молдавская Красная 1	9,0	7,0	5,0
Кооператорка	2,7	2,6	1,7	Джалита	4,0	3,0	2,7
Белая	4,5	3,1	2,9	Вилена	4,8	3,8	3,2
Таврида	5,4	3,9	Отсутствовали	Ароматная	6,5	4,4	Отсутствовали
Украина	7,8	4,0	Бутоны не раскрылись				

Таблица 6

Характеристика устойчивости сортов розы к низким температурам и к поражению болезнями

Сорт	Морозоустойчивость, балл	Степень поражения, %			Сорт	Морозоустойчивость, балл	Степень поражения, %		
		ржавчиной	черной пятнистостью	мучнистой росой			ржавчиной	черной пятнистостью	мучнистой росой
В среднем за 1964–1974 гг.					*В среднем за 1971–1974 гг.*				
Казанлыкская Розовая	4	80	38	0	Новинка	5	70	40	0
Крымская Красная	5	0,3	47	13	Букурия	5	70	41	0
Мичуринка	5	80	37	0	Кавказская Красная	5	31	48	20
Фестивальная	5	47	46	2	Молдавская Красная 1	5	24	10	27
Кооператорка	5	80	30	0	Джалита	5	18	4	2
Пионерка (контроль)	4	60	60	0	Вилена	3	70	0	0
В среднем за 1971–1974 гг.					Июльская	5	7	32	8
Белая	5	2	11	0	Ароматная	5	41	65	0
Таврида	5	81	40	0	Прима Розовая	5	0	0	0
Украина	5	75	56	3	Прима Красная	5	0	0	0
Весна	5	39	42	18	Пионерка (контроль)	5	50	41	0

Таблица 4

Характеристика цветков основных сортов эфиромасличной розы

Сорт	Тип цветка	Окраска лепестков	Вес цветка, г	Число лепестков, шт.	Вес лепестков, % от веса цветка	Содержание эфирного масла на сырую массу, %	Продолжительность периода от раскрытия цветка до осыпания лепестков, дни
		В среднем за 1964–1974 гг.					
Казанлыкская Розовая	Полумахровый	Бледно-розовая	2,4	34	78,0	0,1528	4
Крымская Красная	Махровый	Ярко-красная	3,1	78	81,7	0,0865	6
Кооператорка	Полумахровый	Розовая	1,9	28	70,6	0,1233	4
Мичуринка	Махровый	»	3,0	85	83,5	0,1852	4
Фестивальная	»	Розово-красная	2,7	75	81,9	0,1357	4
Пионерка (контроль)	Полумахровый	Ярко-розовая	2,0	36	79,2	0,1727	5
		В среднем за 1971–1974 гг.					
Белая	Полумахровый	Белая	3,3	38	77,0	0,0518	4
Таврида	Махровый	Бледно-розовая	4,0	64	80,8	0,1200	6
Украина	Густо-махровый	»	6,8	107	87,7	0,0839	8
Весна	Полумахровый	Розовая	3,7	40	79,2	0,0994	4
Новинка	»	Светло-розовая	2,0	30	72,5	0,1490	3
Букурия	Махровый	Розовая	3,2	62	84,1	0,1531	4
Кавказская Красная	Густо-махровый	Ярко-красная	7,7	164	79,2	0,0787	6
Молдавская Красная 1	Махровый	Темно-красная	6,2	77	81,5	0,0544	4
Джалита	Полумахровый	Розовая	3,9	42	77,4	0,1366	4
Вилена	Меньше махрового	Светло-красная	5,7	57	84,6	0,1413	6
Июльская	Махровый	»	5,4	68	90,3	0,0702	5
Ароматная	Густо-махровый	Нежно-розовая	5,7	96	78,4	0,1148	6
Прима Розовая	Полумахровый	Розовая	4,3	28	73.3	0,1362	–
Прима Красная	»	Красная	6,1	24	68,1	0,1092	–
Пионерка (контроль)	»	Ярко-розовая	2,6	29	78,0	0,1585	5

Средний вес и число лепестков цветка определяли по принятой во ВНИИЭМК методике селекции эфирномасличных культур [3], содержание эфирного масла в цветках — методом интерферометрии [4]. Степень поражения основными болезнями учитывали в момент их максимального развития по общепринятой методике [5]. Остальные изучаемые признаки определяли биометрически или визуально по пятибалльной шкале (балл 5 — максимальное, балл 1 — минимальное проявление изучаемого признака).

Ветви и побеги розы почти всегда покрыты шипами. Величина, форма и плотность расположения шипов на побегах различны в зависимости от вида и сорта. С целью оценки сортообразцов эфиромасличной розы по шиповатости побегов, кроме визуального определения их количества (в баллах) и описания формы, было подсчитано число шипов и учтена их

Таблица 5

Вес цветка розы в зависимости от положения в соцветии (в среднем за 1975–1976 гг.)

Сорт	Вес цветка, г			Сорт	Вес цветка, г		
	центрального	на разветвлении первого порядка	на разветвлении второго порядка		центрального	на разветвлении первого порядка	на разветвлении второго порядка
Казанлыкская Розовая	3,2	2,5	2,3	Весна	4,3	4,0	3,0
				Новинка	2,4	2,0	1,5
				Букурия	3,6	3,3	2,5
Крымская Красная	5,5	3,8	2,7	Кавказская Красная	9,3	8,7	6,4
Пионерка	3,7	2,5	1,8	Молдавская Красная 1	9,0	7,0	5,0
Мичуринка	5,1	4,0	2,7				
Фестивальная	4,2	2,9	2,0	Джалита	4,0	3,0	2,7
				Вилена	4,8	3,8	3,2
Кооператорка	2,7	2,6	1,7	Ароматная	6,5	4,4	Отсутствовали
Белая	4,5	3,1	2,9				
Таврида	5,4	3,9	Отсутствовали				
Украина	7,8	4,0	Бутоны не раскрылись				

Таблица 6

Характеристика устойчивости сортов розы к низким температурам и к поражению болезнями

Сорт	Морозоустойчивость, балл	Степень поражения, %			Сорт	Морозоустойчивость, балл	Степень поражения, %		
		ржавчиной	черной пятнистостью	мучнистой росой			ржавчиной	черной пятнистостью	мучнистой росой
	В среднем за 1964–1974 гг.					*В среднем за 1971–1974 гг.*			
Казанлыкская Розовая	4	80	38	0	Новинка	5	70	40	0
					Букурия	5	70	41	0
Крымская Красная	5	0,3	47	13	Кавказская Красная	5	31	48	20
Мичуринка	5	80	37	0	Молдавская Красная 1	5	24	10	27
Фестивальная	5	47	46	2	Джалита	5	18	4	2
Кооператорка	5	80	30	0	Вилена	3	70	0	0
Пионерка (контроль)	4	60	60	0	Июльская	5	7	32	8
					Ароматная	5	41	65	0
	В среднем за 1971–1974 гг.				Прима Розовая	5	0	0	0
Белая	5	2	11	0	Прима Красная	5	0	0	0
Таврида	5	81	40	0					
Украина	5	75	56	3	Пионерка (контроль)	5	50	41	0
Весна	5	39	42	18					

Таблица 4

Характеристика цветков основных сортов эфиромасличной розы

Сорт	Тип цветка	Окраска лепестков	Вес цветка, г	Число лепестков, шт.	Вес лепестков, % от веса цветка	Содержание эфирного масла на сырую массу, %	Продолжительность периода от раскрытия цветка до осыпания лепестков, дни
В среднем за 1964–1974 гг.							
Казанлыкская Розовая	Полумахровый	Бледно-розовая	2,4	34	78,0	0,1528	4
Крымская Красная	Махровый	Ярко-красная	3,1	78	81,7	0,0865	6
Кооператорка	Полумахровый	Розовая	1,9	28	70,6	0,1233	4
Мичуринка	Махровый	»	3,0	85	83,5	0,1852	4
Фестивальная	»	Розово-красная	2,7	75	81,9	0,1357	4
Пионерка (контроль)	Полумахровый	Ярко-розовая	2,0	36	79,2	0,1727	5
В среднем за 1971–1974 гг.							
Белая	Полумахровый	Белая	3,3	38	77,0	0,0518	4
Таврида	Махровый	Бледно-розовая	4,0	64	80,8	0,1200	6
Украина	Густо-махровый	»	6,8	107	87,7	0,0839	8
Весна	Полумахровый	Розовая	3,7	40	79,2	0,0994	4
Новинка	»	Светло-розовая	2,0	30	72,5	0,1490	3
Букурия	Махровый	Розовая	3,2	62	84,1	0,1531	4
Кавказская Красная	Густо-махровый	Ярко-красная	7,7	164	79,2	0,0787	6
Молдавская Красная 1	Махровый	Темно-красная	6,2	77	81,5	0,0544	4
Джалита	Полумахровый	Розовая	3,9	42	77,4	0,1366	4
Вилена	Меньше махрового	Светло-красная	5,7	57	84,6	0,1413	6
Июльская	Махровый	»	5,4	68	90,3	0,0702	5
Ароматная	Густо-махровый	Нежно-розовая	5,7	96	78,4	0,1148	6
Прима Розовая	Полумахровый	Розовая	4,3	28	73,3	0,1362	–
Прима Красная	»	Красная	6,1	24	68,1	0,1092	–
Пионерка (контроль)	»	Ярко-розовая	2,6	29	78,0	0,1585	5

Средний вес и число лепестков цветка определяли по принятой во ВНИИЭМК методике селекции эфирномасличных культур [3], содержание эфирного масла в цветках — методом интерферометрии [4]. Степень поражения основными болезнями учитывали в момент их максимального развития по общепринятой методике [5]. Остальные изучаемые признаки определяли биометрически или визуально по пятибалльной шкале (балл 5 — максимальное, балл 1 — минимальное проявление изучаемого признака).

Ветви и побеги розы почти всегда покрыты шипами. Величина, форма и плотность расположения шипов на побегах различны в зависимости от вида и сорта. С целью оценки сортообразцов эфиромасличной розы по шиповатости побегов, кроме визуального определения их количества (в баллах) и описания формы, было подсчитано число шипов и учтена их

Таблица 5

Вес цветка розы в зависимости от положения в соцветии (в среднем за 1975–1976 гг.)

Сорт	Вес цветка, г			Сорт	Вес цветка, г		
	центрального	на разветвлении первого порядка	на разветвлении второго порядка		центрального	на разветвлении первого порядка	на разветвлении второго порядка
Казанлыкская Розовая	3,2	2,5	2,3	Весна	4,3	4,0	3,0
Крымская Красная	5,5	3,8	2,7	Новинка	2,4	2,0	1,5
Пионерка	3,7	2,5	1,8	Букурия	3,6	3,3	2,5
Мичуринка	5,1	4,0	2,7	Кавказская Красная	9,3	8,7	6,4
Фестивальная	4,2	2,9	2,0	Молдавская Красная 1	9,0	7,0	5,0
Кооператорка	2,7	2,6	1,7	Джалита	4,0	3,0	2,7
Белая	4,5	3,1	2,9	Вилена	4,8	3,8	3,2
Таврида	5,4	3,9	Отсутствовали	Ароматная	6,5	4,4	Отсутствовали
Украина	7,8	4,0	Бутоны не раскрылись				

Таблица 6

Характеристика устойчивости сортов розы к низким температурам и к поражению болезнями

Сорт	Морозоустойчивость, балл	Степень поражения, %			Сорт	Морозоустойчивость, балл	Степень поражения, %		
		ржавчиной	черной пятнистостью	мучнистой росой			ржавчиной	черной пятнистостью	мучнистой росой
В среднем за 1964–1974 гг.					*В среднем за 1971–1974 гг.*				
Казанлыкская Розовая	4	80	38	0	Новинка	5	70	40	0
Крымская Красная	5	0,3	47	13	Букурия	5	70	41	0
Мичуринка	5	80	37	0	Кавказская Красная	5	31	48	20
Фестивальная	5	47	46	2	Молдавская Красная 1	5	24	10	27
Кооператорка	5	80	30	0	Джалита	5	18	4	2
Пионерка (контроль)	4	60	60	0	Вилена	3	70	0	0
В среднем за 1971–1974 гг.					Июльская	5	7	32	8
Белая	5	2	11	0	Ароматная	5	41	65	0
Таврида	5	81	40	0	Прима Розовая	5	0	0	0
Украина	5	75	56	3	Прима Красная	5	0	0	0
Весна	5	39	42	18	Пионерка (контроль)	5	50	41	0

Таблица 7

Характеристика плодоношения основных эфиромасличных сортов розы (средние данные за 1975–1976 гг.)

Сорт	Плодоношение при свободном опылении	Вес 100 гипантиев, г	Размеры гипантия, мм		Индекс размера (Н/Д)	Число семян в гипантии		Вес 1000 семян, г	Вес семян, % от веса гипантия
			диаметр (Д)	высота (Н)		среднее	от — до		
Казанлыкская Розовая	Среднее	206	13	27	2,1	2,9	1–10	62,3	8,6
Крымская Красная	Очень слабое	77	10	14	1,4	2,1	1–7	27,7	7,3
Пионерка	Хорошее	146	12	17	1,4	8,7	1–19	31,1	18,5
Мичуринка	Очень слабое	126	11	17	1,5	5,3	1–26	42,0	15,6
Фестивальная	Среднее	180	13	19	1,5	5,1	1–18	34,4	10,1
Кооператорка	Обильное	193	13	23	1,7	12,8	2–30	29,6	21,3
Белая	»	230	15	22	1,5	1,7	1–7	67,0	5,1
Таврида	Слабое	138	12	20	1,7	7,8	1–20	22,9	13,0
Украина	Очень слабое	121	13	18	1,4	4,4	1–18	30,6	11,2
Весна	Хорошее	261	14	25	1,8	11,5	1–26	33,1	14,4
Новинка	Обильное	152	14	19	1,4	11,0	1–27	29,2	20,8
Букурия	Среднее	122	12	16	1,3	3,5	1–10	38,6	10,7
Кавказская Красная	Не плодоносит	–	–	–	–	—	–	–	–
Молдавская Красная 1	Среднее	267	16	21	1,3	9,3	1–25	33,3	11,3
Джалита	Хорошее	170	14	18	1,3	4,1	1–12	53,4	13,8
Вилена	»	170	13	28	2,1	5,9	0–19	36,5	12,2
Июльская	Слабое	72	8	20	2,5	2,0	0–7	30,3	8,8
Ароматная	Очень слабое	148	12	24	2,0	1,3	1–3	66,6	6,0
Прима Розовая	То же	306	20	16	0,8	27,0	4–70	13,8	11,9
Прима Красная	»	510	25	15	0,6	–	–	–	–

величина на двадцати черенках, длиной 20 см, заготовленных из средней части однолетнего ростового побега (табл. 1).

Почки эфиромасличной розы сложные и состоят из верхушечной и двух боковых (дочерних) почек. Последние являются органами замещения. В случае гибели верхушечной почки из боковых могут развиться новые побеги [6] — ростовые или репродуктивные (цветочные). Соотношение между числом тех и других типов побегов в значительной мере зависит от условий выращивания и биологических особенностей сорта.

Известно, что у 'Казанлыкской Розовой' в случае гибели центральной почки из боковых, как правило, образуются только ростовые побеги, у 'Крымской Красной' в обычных условиях развития из дочерних почек образуется значительное число цветочных побегов [7].

В связи с тем, что большинство эфиромасличных сортов не изучено по этому показателю, мы в течение 1972—1975 гг. провели специальные исследования, цель которых — определить способность основных сортов эфиромасличной розы образовывать цветочные побеги из боковых почек в случае гибели центральных.

Работа выполнялась следующим образом. В начале периода весеннего роста растений розы на однолетнем побеге после его подрезки осторожно удаляли («ослепляли») в одном варианте только три верхние центральные почки как наиболее подверженные гибели под влиянием внешних неблагоприятных факторов и механических повреждений, в другом варианте удаляли почки по всей длине побега. Всего по каждому сорту ослепляли более 120 почек (по 40—50 в каждой из трех повторностей). Результаты

подсчета побегов, которые впоследствии образовались из дочерних почек, приведены в табл. 2 и 3.

Установлено, что у 'Казанлыкской Розовой' из дочерних почек появляются в основном только ростовые побеги, в то время как у других сортов образуются как вегетативные, так и цветочные. Наибольшее число генеративных побегов (в % от числа ослепленных центральных почек) образуется у роз 'Пионерка' и 'Белая'.

Эти данные имеют практическое значение, так как позволяют в какой-то степени прогнозировать возможность получения урожая цветков по сортам в случае гибели верхушечных почек.

Цветки у эфиромасличных роз собраны в щитковидные соцветия, число цветков в которых сильно колеблется. Соцветия роз 'Прима Красная', 'Прима Розовая', 'Ароматная' содержат в среднем один—три, 'Букурия', 'Джалита', 'Крымская Красная', 'Пионерка' — 10—11 цветков. Отдельные соцветия сортов Джалита и Украина имеют более 30 бутонов.

У разных сортов эфиромасличной розы цветки отличаются по весу, числу и окраске лепестков, содержанию эфирного масла и соотношению составных частей его. Сорта отличаются и по длительности периода от распускания цветка до осыпания всех лепестков (табл. 4).

Вес цветков в соцветии также различается. Наибольший вес имеют центральные цветки, несколько легче цветки, образовавшиеся на разветвлениях первого и последующих порядков (табл. 5). Кроме того, цветки на разветвлениях разных порядков отличаются по числу лепестков.

Определяли также зимостойкость растений, устойчивость к основным болезням, изучали способность сортов образовывать плоды при свободном опылении и проводили измерения плодов. Полученные данные приведены в табл. 6 и 7.

Таким образом, установлено, что по изученным признакам и свойствам основные сорта эфиромасличной розы значительно различаются.

ВЫВОДЫ

Наименьшее число шипов на единицу длины однолетнего ростового побега имеют сорта Крымская Красная, Фестивальная, Белая и Украина. 'Казанлыкская Розовая' в обычных условиях произрастания формирует из дочерних почек, как правило, ростовые побеги. Максимальное количество генеративных побегов из боковых почек образуется у сортов Пионерка и Белая. Наиболее крупными и густомахровыми цветками характеризуются розы 'Украина' и 'Кавказская Красная'. Цветки оцениваемых сортов отличаются также по содержанию эфирного масла, окраске венчика и продолжительности периода жизни цветка. К группе наиболее высокомасличных сортов принадлежат 'Мичуринка' и 'Пионерка'.

Большинство эфиромасличных роз высокозимостойкие, менее устойчивы к неблагоприятным условиям перезимовки 'Вилена', 'Казанлыкская Розовая' и 'Пионерка'. В отличие от других сортов розы 'Прима Красная' и 'Прима Розовая' не поражаются ржавчиной, черной пятнистостью и мучнистой росой. Розы 'Белая', 'Кооператорка', 'Новинка' очень хорошо плодоносят в условиях свободного опыления цветков. Очень крупные гипантии при свободном опылении образуются у роз 'Прима Красная', 'Прима Розовая', 'Молдавская Красная 1', 'Весна' и 'Белая'.

Полученные экспериментальные данные оценки эфиромасличных сортов розы по морфобиологическим показателям могут быть использованы в научно-производственной практике и особенно в селекционной при подборе исходных форм.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Алексеева Е. И.* Новые высокопродуктивные сорта эфиромасличной розы.— В кн.: IV Междунар. конгресс по эфирным маслам, т. 2. Тбилиси: Пищевая промышленность, 1968, с. 5.
2. *Машанов В. И.* Основные методы и результаты интродукции и селекции эфиромасличных культур в Никитском саду.— Труды Гос. Никитского ботан. сада, 1969, т. 40, с. 197.
3. Методика селекции эфиромасличных культур. Симферополь: ВНИИЭМК, 1970.
4. *Карпачева А. Н.* Новый метод ускоренного определения содержания эфирного масла в розе.— Масложировая промышленность, 1964, № 5, с. 27.
5. Методика выявления и учета болезней плодовых и ягодных культур. М.: Колос, 1971.
6. *Челядинова А. И., Никитская К. И.* Органогенез и особенности роста и развития годичных побегов и цветочных почек у разных типов древесных и кустарниковых растений.— В кн.: Морфогенез растений. М.: Изд-во МГУ, 1964, с. 197.
7. *Невструева Р. И., Новомлинченко А. Ф.* К биологии цветения эфиромасличных роз.— Агробиология, 1960, № 6, с. 943.

Всесоюзный
научно-исследовательский институт
эфиромасличных культур
Симферополь

О ТИПАХ КАУЛИФЛОРИИ У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СУБТРОПИКАХ КРЫМА

И. В. Голубева, Р. В. Галушко

Каулифлория — оригинальная способность древесных растений образовывать цветки непосредственно на стволе или старых ветках. Для древесных пород тропических дождевых лесов каулифлория — явление обыкновенное [1]. Для растений умеренного климата она почти не характерна, а у реликтов Закавказья — лапины и гледичии каспийской — носит затухающий характер [2]. Г. М. Левин [3] в Туркмении наблюдал каулифлорию у растений 15 видов. Он определяет каулифлорию как модификацию морфогенетической периодичности, когда при развитии из спящей или придаточной почки происходит выпадение цикла роста побегов при обилии ассимилятов. Тукович [4], наблюдая появление соцветий на стволах и ветвях *Malus floribunda* Sieb., интродуцированной из Японии, рассматривает это явление как атавизм и более примитивный тип цветения.

Милдбрэд [5] определил шесть типов каулифлории у растений тропического дождевого леса. Цветки образуются в любом месте ствола и кроны — простая каулифлория; только на крупных ветках и сучьях — рамифлория; на главном стволе — транкифлория; у основания ствола — базифлория. Пятый и шестой типы каулифлории — идиокладантия и флагеллифлория — характеризуются развитием цветков на длинных безлистных побегах, в первом случае отрастающих от ствола или нижней части олиственных ветвей, во втором — лежащих на поверхности почвы.

У растений субтропиков Крыма мы выделяем простую, простую затухающую, ложную и ложную затухающую каулифлории.

Простая каулифлория в субтропической зоне свойственна видам рода Cercis, имеющего крайне специализированные генеративные побеги (рис. 1).

Данные по морфогенезу генеративных почек *Cercis siliquastrum* L. позволяют нам объяснить природу простой каулифлории. *C. siliquastrum* — вид, широко натурализовавшийся на Южном берегу Крыма. По мнению

Т. Д. Водопьяновой [6] и Мейзеля [7], в Крыму он находится в пределах своего естественного ареала. По ритму цветения относится к группе весенне-раннелетнецветущих. Возможно вторичное цветение осенью (в 1973 г. он цвел вторично с 13.IX по 1.X). Почки и листья распускаются одновременно с цветками, но листовые пластинки в этот период растут очень медленно, поэтому создается впечатление безлистного цветения. У *C. siliquastrum* генеративные побеги развиваются из аксилярных почек. Соцветие — рыхлая кисть с 6—16 цветками. В пазухе листа на однолетнем побеге закладываются унисериально пять-восемь почек (рис. 2, *А*). Первая и вторая аксилярные почки закладываются еще в материнской почке (рис. 2) [8], остальные — в течение вегетационного периода. В это же время происходит закладка и дифференциация вегетативных элементов. На следующий год первая почка часто дает начало вегетативному побегу, остальные остаются спящими на различных стадиях дифференциации вегетативной сферы (рис. 2, *Б—Г*). По мере старения побега спящие почки, как правило, развиваются в генеративные, закладывая и формируя элементы цветков в год, предшествующий цветению. По данным 1972—73 гг., чашечка закладывается и формируется с 1.VII по 20.II, лепестки, тычинки и пестик — с 10.VII по 30.X. Пыльца созревает в конце марта. К этому времени вегетативная часть генеративного побега редуцируется: листья сухо мацерируются, прилистники превращаются в чешуи и прицветники (рис. 2, *Д*).

Рис. 1. Каулифлория у *Cercis siliquastrum* L. (23.IV.73 г.)

Следовательно, крайне специализированный генеративный побег в процессе морфогенеза почки имеет вегетативную фазу. Это, по-видимому, свидетельствует о том, что предки современных видов Cercis имели неспециализированные генеративные побеги. Деятельность пазушной меристемы сохраняется на протяжении всей жизни дерева на ветвях всех порядков и на старых участках ствола, хотя ежегодное развитие почек из одного аксилярного комплекса совершенно необязательно, так же, как и одновременное развитие нескольких генеративных почек. Иногда участок меристемы разрастается настолько, что превращается в наплыв — «кап». В отдельные годы на этих «капах» наблюдается обильное цветение. Сильная подрезка дерева вызывает массовое развитие спящих почек в основании ствола и скелетных ветвей. Такое обильное цветение «пеньков» часто используется в декоративном садоводстве за рубежом [9, 10].

Простая затухающая каулифлория наблюдается у растений с пазушными крайне специализированными генеративными побегами, образующимися только на ветвях в зоне двухлетнего прироста, редко трех-, четырехлетнего.

Примерами могут служить листопадные *Ficus carica* L., *Prosopis velutina* Woot., вечнозеленые *Ilex aquifolium* L., *I. perado* Ait. и виды рода Osmanthus. В крайне засушливом для Южного берега Крыма 1971 г. у *Ilex perado* наблюдалось цветение на пятилетнем приросте. A priori мож-

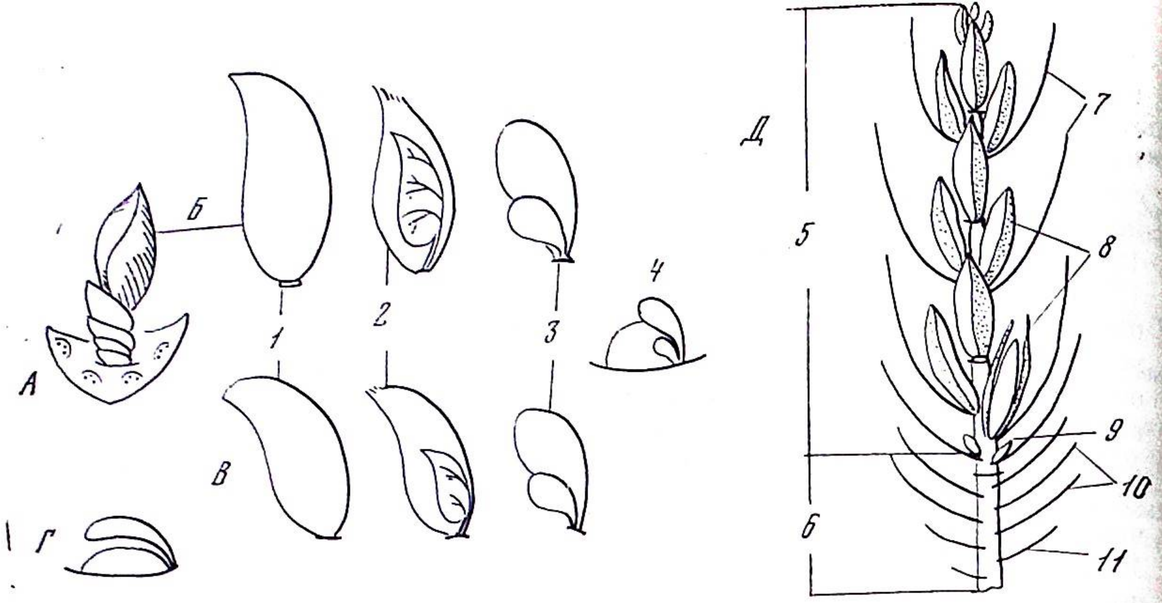


Рис. 2. Схема строения почек *C. siliquastrum* L.

А — унисериальные почки на однолетнем побеге; *Б* — вегетативная почка; *В* — вегетативная сфера будущей генеративной почки; *Г* — спящая почка; *Д* — генеративная почка; *1* — чешуи; *2* — листья с дифференцированной листовой пластинкой и прилистники; *3* — зачаточные листья; *4* — конус роста с примордием листа; *5* — генеративная сфера почки; *6* — редуцированная вегетативная сфера почки; *7* — большие прицветники; *8* — малые прицветники; *9* — неразвившиеся цветки; *10* — прилистники, метаморфизированные в чешуи; *11* — чешуи

но расширить список растений с каулифлорией этого типа, включив в него виды с крайне специализированными генеративными побегами дицикли-ческого ритма развития [например, *Laurus nobilis* L., *Laurocerasus lusitanica* (L.) Roem., *L. officinalis* Roem., *Buxus balearica* Lam. и др.].

Простая и простая затухающая каулифлории имеют некоторое сходство с первыми двумя типами каулифлории Милдбрэда (простая и рамифлория). Однако у растений умеренно теплого климата она всегда связана с развитием цветков и соцветий из аксилярного комплекса, тогда как у тропических растений этого ограничения нет.

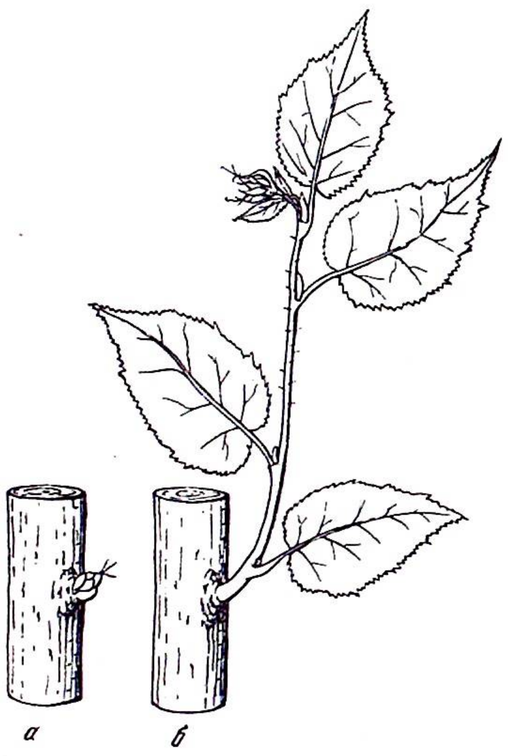


Рис. 3. *Corylus avellana* L.

а — женское соцветие на многолетнем участке ветви (10.III.73 г.); *б* — неспециализированный побег с соплодием (8.IV.73 г.)

Ложная каулифлория наблюдается у *Corylus avellana* L. Женские соцветия, находясь в окружении почечных чешуй, зацветают на двухлетних побегах и довольно часто на многолетних ветвях. После отцветания распускаются расположенные ниже листья и побег начинает удлиняться; соплодие, таким образом, оказывается на верхушке уже олиственного побега (рис. 3).

Ложная затухающая каулифлория представлена у некоторых видов родов Malus, Prunus, Gleditsia, *Punica granatum* L., *Coriaria japonica* A. Gray, *C. myrtifolia* L., *Albizzia julibrissin* Durazz.

В кронах этих растений всегда находятся генеративные побеги всех типов специализации. Развитие спящих почек на двухлетних и многолетних приростах у них проходит часто по типу крайне специализированных безлистных побегов.

Таким образом, по степени специализации генеративных побегов и топографии их возникновения для древесных растений субтропической зоны выделены четыре типа каулифлории. Простая и простая затухающая каулифлории свойственны растениям с крайне специализированными цветочными побегами. Ложная и ложная затухающая каулифлории характерны для растений с неспециализированными генеративными побегами, способными часто к редукции вегетативной сферы.

Морфогенез генеративных почек *Cercis siliquastrum* свидетельствует о неспециализированности цветочного побега у предков современных видов этого рода. В связи с этим можно предположить, что простая каулифлория у видов Cercis возникла в результате аридизации климата третичной эпохи и является редкой особенностью растений субтропического климата, отличаясь по специализации от всех типов каулифлории тропических растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ричардс П. У.* Тропический дождевой лес. М.: ИЛ, 1961.
2. *Гулисашвили В. З.* Противоречивые особенности в наследственности реликтовых древесных пород и их значение для развития растительных организмов.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1958, № 3.
3. *Левин Г. М.* Каулифлория в Туркмении.— Изв. АН ТССР. Сер. биол., 1973, № 1.
4. *Tucovic A.* Obrazovanje cvasti i cvetova na deblu i bezlisnim granama Rod *Malus floribunda* Sieb.— Шумарство, 1971, № 24, p. 7.
5. *Mildbraed J.* Wissenschaftliche Ergebnisse der zweiten deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1910—1911 unter Fürung Adolf Fririchs. Leipzig, 1922.
6. *Водопьянова Т. Д.* Иудино дерево (*Cercis siliquastrum* L.) в Крыму.— Бот. материалы герб. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, т. 14. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951.
7. *Meusel P.* Vergleichende chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965.
8. *Галушко Р. В.* К морфологии каулифлории багряника обыкновенного (*Cercis siliquastrum* L.).— В кн.: Природная флора Украины и Молдавии и обогащение ее путем интродукции. Киев: Наукова думка, 1972.
9. *Belin G.* L' Arbe de Judee.— Mon Jardin, 1967, N 111, p. 1314.
10. *Walker F. V.* The judas tree.— Jardeners Chronicle, 1958, v. 144. N 16, p. 237.

Государственный
ордена Трудового Красного Знамени
Никитский ботанический сад
Ялта

АНОМАЛИИ У ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ЛУКОВ В КАЗАХСТАНЕ

Ю. А. Котухов

Тератологические уклонения растений от нормальной структуры не случайны и представляют значительный интерес для выяснения ряда вопросов сравнительной морфологии, филогении и биологии, а также интродукции и акклиматизации растений. Существует мнение, что одной из причин возникновения этих аномалий является влияние изменившихся условий на жизнедеятельность растений [1, 2].

В 1975 и 1976 гг. на интродукционном участке луков Алтайского ботанического сада АН КазССР наблюдалось массовое появление аномальных растений.

Весна 1975 г. была необычной. В отличие от предыдущих лет погода в мае была пасмурная и облачная с частыми осадками в виде дождя или снега, сильными ветрами и сравнительно низкой температурой воздуха. Лето стояло жаркое и сухое, осень — продолжительная, теплая с обилием осадков. За вегетационный период 1975 г. на участок дважды внесено полное минеральное удобрение.

Вегетационный период 1976 г., наоборот, был весьма благоприятным: теплым, с умеренным выпадением осадков в первой половине и с обилием осадков во второй половине. Возможно, что необычные погодные условия вегетационного периода 1975 г. и послужили толчком к массовому развитию аномалий у луков.

Наблюдения проведены в коллекции луков, состоящей из 124 видов (316 образцов) различного эколого-географического происхождения.

Из аномалий вегетативных органов у луков чаще всего отмечена линейная фасциация цветоносов, реже встречалась радиальная. В первом случае два цветоноса или более срастаются и становятся плоскими. Линейная фасциация наблюдалась у *A. nutans* L., *A. obliquum* L., *A. ampeloprasum* L. Фасциированные цветоносы шириной до 2—3 см были значительно короче нормальных, спирально закрученные, полегающие. Уродливые соцветия таких побегов имели цветки с недоразвитыми генеративными органами и, как правило, засыхали еще в бутонах.

Образование единичных коробочек с семенами наблюдалось только у *A. ampeloprasum*.

Радиальная фасциация отмечена у *A. nutans*. В этом случае цветоносы становились ребристыми, округло-четырех- или многогранными, до 1,0—1,5 см в сечении, прямостоящие; соцветия оставались нормальными, цветки распускались и завязывали плоды. Оба эти типа аномалий цветоноса связаны многочисленными переходами.

Следует отметить случай линейной фасциации у *A. nutans*, когда произошло боковое срастание цветоноса и листа. Соцветие нормально развитое, боковое.

Фасциированные листья у луков встречаются реже и отмечены нами только у *A. rubrum* Osterh. и *A. nutans*. При этом пластинки двух или более листьев могут срастаться по всей длине. Реже срастание происходит по центральным жилкам, при этом лист принимает четырехугольно-крылатую форму. Чаще всего листья срастаются краями — полностью на 1/2 или на 2/3 длины.

Аномалии в строении соцветий и цветков луков описаны многими исследователями ([3—6] и др.). Чаще всего можно наблюдать фасциацию цветков у *A. turkestanicum* Regel, *A. nutans*, *A. odorum* L., *A. amblyophyllum* Kar. et Kir., *A. altaicum* Pall., *A. tuberosum* Roxb. hort., *A. macranthum* Baker, *A. aflatunense* B. Fedtsch., *A. fetissowii* Regel, *A. karataviense* Regel, *A. schubertii* Zucc. Фасциация может быть линейной и радиальной, полной и частичной. При полной линейной фасциации срастаются двапять, реже семь цветков, цветки становятся плоскими, уродливыми. Число частей цветка может уменьшаться или увеличиваться. Однако число тычинок всегда равно числу долей околоцветника. Коробочки в этом случае также сросшиеся и плоские, в большинстве случаев с несколькими недоразвитыми гнездами. В соцветиях *A. odorum* можно встретить фасциированные цветки, у которых полностью отсутствуют тычинки, гинецей же состоит из значительного числа плодолистиков и имеет лентовидную форму. Другое отклонение от нормы — срастание цветоножек у основания на 1/2, 2/3 длины.

При радиальной фасциации цветков срастаются полностью или частично два-три, реже пять цветков. При радиальной фасциации, как и при линейной, наблюдается варьирование числа элементов цветка. Чаще всего варьирует число гнезд завязи — от одного до пяти, преимущественно гнезд четыре.

Полная радиальная фасциация цветка ведет к образованию махровых цветков. Число долей околоцветника колеблется от 10 до 20 и более и зависит от количества слившихся цветков.

Пролификация соцветия также довольно широко распространенное явление у интродуцированных луков [6]. Центральная пролификация отмечена нами у *A. altaicum*, *A. fistulosum* L., *A. drummondii*, *A. hymenorrhizum* Ledeb. При этом прорастает ось цветка, образуя соцветие второго порядка, построенное по типу главного соцветия, одетое покрывальцем и несущее 12—27 нормальных цветков. При боковой пролификации наблюдается прорастание оси у основания соцветия, причем возможно образование трех-семи нормальных соцветий второго порядка (*A. nutans*, *A. odorum*).

A. prolipherum (Moench) Schrad. ex Willd, очень редко *A. altaicum* и *A. fistulosum* свойственна центральная и боковая пролификация.

Пролификация цветка может быть околоцветниковая или внеоколоцветниковая. При околоцветниковой пролификации из разросшегося основания завязи отходит одна или пять цветоножек 1,0—2,2 см длиной, несущих нормальные или с недоразвитыми генеративными органами цветки. Роль покрывальца в данном случае выполняет одна из разросшихся долей околоцветника (*A. drummondii* Regel, *A. angulosum* L., *A. altaicum*, *A. macranthum*, *A. ampeloprasum*, *A. cyrilli* Tenore).

Внеоколоцветниковая пролификация у луков встречается весьма редко. Она возникает следующим образом: цветоножка под цветком разрастается и утолщается, от утолщения отходит вторая длинная цветоножка, несущая нормальный цветок, от завязи которого отходят еще два-пять цветков (*A. macranthum*).

Уродливость цветка (антолиз) довольно редко наблюдается у луков и отмечена нами только у *A. ampeloprasum*, *A. angulosum*, *A. odorum*, *A. nutans* и *A. schoenoprasum* L. Израстанию подвергаются околоцветник и плодолистики, которые зеленеют и превращаются в листообразные образования 1—3 см длиной. Тычинки в таких цветках недоразвиты. Соцветия, состоящие из уродливых цветков, рыхлые, неряшливые, цветоножки удлиненные и утонченные, обычно поникающие. Соцветия данного типа быстро засыхают.

Интересная аномалия обнаружена у *A. odorum*. Покрывальца соцветия обильно израстали, зеленели и превращались в листообразные образования 5—7 см длиной. В соцветиях у *A. angulosum* израстали, зеленели и превращались в листообразные образования до 1 см длины прицветники.

Вивипария среди представителей рода Allium довольно обычна и наблюдалась у *A. longicuspis* Regel, *A. sativum* L., *A. canadense* L., *A. vineale* L., *A. fuscum* Waldst., *A. carinatum* L. и других видов. Единственный способ размножения этих видов — вегетативный, так как они частично или полностью утратили способность продуцировать цветки. Следует заметить, что их цветки имеют недоразвитые андроцей и гинецей и засыхают в стадии бутонов или после распускания. Однако П. Ф. Кононенков [7] и С. И. Цицина [8] сообщают о получении семян у *A. sativum* в условиях открытого и закрытого грунтов.

Склонность к образованию воздушных луковичек в соцветиях у разных видов различна. В. Чернов [9] наблюдал воздушные луковички в соцветиях у *A. decipiens* Fisch. ex Schult., З. Н. Филимонова и М. А. Мирскамилов [10] — у *A. aflatunense* B. Fedtsch., *A. fetissowii*, *A. schubertii* Zucc.

Среди луков, интродуцируемых в Алтайском ботаническом саду, вивипария наблюдалась у *A. prolipherum* (Moench) Schrad. ex Willd., *A. sativum*, *A. longicuspis*, *A. canadense*, *A. carinatum*, *A. fuscum*, *A. vineale* L., *A. coeruleum* Pall., *A. decipiens*, *A. karataviense*, *A. schubertii*, *A. nutans*, *A. ampeloprasum*.

Воздушные луковички — вегетативные образования, развивающиеся в соцветии наряду с цветками. Их количество, величина, форма, окраска и состояние зависят от вида. В соцветии образуются от двух до 300, иногда до 450 луковичек. У *A. karataviense* у основания цветоножек образуется три — пять белых, округлых луковичек 0,3—0,7 см в поперечнике, которые располагаются венцом по периферии соцветия.

Луковички в соцветиях *A. schubertii* также образуются у основания цветоножек в количестве двух—четырех; они округлые, 0,5—1,0 см в поперечнике и быстро осыпаются.

A. vineale почти полностью утратил способность образовывать цветки. Воздушные луковички у него образуются в значительном числе, иногда до 200, и имеют 2—6 мм в поперечнике. Образуются они из завязи, сидят на ножках (цветоножки цветков), окрашены в буроватый цвет, легко осыпаются, сильно засоряя участок.

Степень проявления вивипарии у *A. coeruleum* зависит от происхождения материала. В популяции *A. coeruleum,* привезенной из алтайской экспедиции в 1972 и 1974 гг. (хребет Калбинский, окрестности сел. Лайлы; хребет Азутау, гора Мраморная), луковички вообще не образуются. У популяций с Калбинского хребта из района оз. Сибинских (Казахстанский Алтай) в соцветиях в изобилии развивались как воздушные луковички, так и нормальные цветки, которые завязывали плоды. Растения из популяций этого вида, привезенных из Средней Азии (Курдайские горы) и культивируемых в Саду с 1973 г., образуют плотные соцветия исключительно из луковичек, расположенных у основания цветоножек. Луковички очень скоро осыпаются и к осени в массе прорастают. Они округлые, буровато-фиолетовые, 3—7 мм в поперечнике, в числе до 150 в соцветии.

Значительно реже воздушные луковички встречаются у *A. decipiens.* Располагаются они также у основания цветоножек в числе от 1 до 15, имеют коническую форму, 0,3—0,7 см в поперечнике и опадают после засыхания соцветия.

Воздушные луковички в соцветиях *A. nutans, A. odorum, A. ampeloprasum* образуются ежегодно. В 1976 г. у этих видов наблюдалось особенно обильное образование луковичек. Наряду с этим в соцветиях имелись и нормальные цветки. Луковички еще в соцветии прорастают и дают корни. При полегании цветоноса луковички легко укореняются.

Можно предположить, что аномалии в строении репродуктивных и вегетативных органов луков вызываются межвидовой гибридизацией при свободном опылении, резкой сменой условий существования при переносе растений из природы в культуру (улучшение агрофона и условий освещения, увлажнение и др.). Интересно отметить, что описанные выше аномалии репродуктивных и вегетативных органов чаще всего встречаются у луков с Алтая и из Западной Сибири. У *A. nutans* наблюдались почти все группы аномалий, обнаруженные у интродуцируемых представителей рода Allium.

Для группы луков Средней Азии, произрастающих на коллекционном участке Сада, характерна вивипария, особенно у представителей секции Molium.

Образование воздушных луковичек в соцветиях *A. prolipherum, A. carinatum, A. vineale, A. coeruleum, A. fuscum, A. sativum, A. longicuspis, A. canadense* является наследственно закрепленным признаком. У видов *A. nutans, A. odorum, A. ampeloprasum, A. schubertii, A. decipiens, A. karataviense* — это, по-видимому, реакция организма на специфические метеорологические условия вегетационного периода и на изменение условий среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Лебедева Т. И.* Условия проявления фасциации.— Бот. журн., 1966, т. 51, № 9.
2. *Федоров А. А.* О связи и взаимозависимости некоторых аномальных структур у растений (на примере *Campanula medium* L.).— Бот. журн., 1954, т. 39, № 4.
3. *Флеров А. Ф., Флеров В. А.* Образование цветков на листьях огородного лука.— Природа, 1949, № 2.
4. *Устинова Е. И.* Аномалии в строении цветков у луков.— Бот. журн., 1953, № 1.
5. *Кострин К. В.* Необычайное образование на листьях лука-батуна.— Природа, 1957, № 1.
6. *Миркамилов М. А., Филимонова З. Е.* Аномалии в строении соцветий и цветков у видов рода Allium (секция Molium Don) в условиях Ташкента.— В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: Фан, 1973.
7. *Кононков П. Ф.* Получение семян чеснока.— Агробиология, 1952, № 3.
8. *Цицина С. И.* Казахстанские виды лука и перспективы введения их в культуру.— Бюл. Глав. ботан. сада, 1955, вып. 21, с. 30.
9. *Чернов В.* Заметка о *Allium tulipaefolium* Ledeb.— Изв. Саратовского общ-ва естествоиспытателей, 1929, т. 3, вып. 1.
10. *Филимонова З. Н., Миркамилов М. А.* Об образовании воздушных луковичек у видов рода Allium (секция Molium Don).— В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: Фан, 1970.

Алтайский ботанический сад
АН Казахской ССР
Лениногорск

БИОМОРФОГЕНИЯ ЯКОРЦЕВ СТЕЛЮЩИХСЯ

Е. Л. Нухимовский, И. А. Шретер

Якорцы стелющиеся (*Tribulus terrestris* L., сем. *Zygophyllaceae*) издавна применяются в народной медицине многих стран мира для лечения различных заболеваний. Одним из важнейших действующих веществ якорцев стелющихся является стероидный сапогенин диосгенин, выделенный из надземной части этого растения [1].

T. terrestris — сорное и рудеральное растение, растущее на участках с нарушенным растительным покровом (у дорог, на мусорных местах и т. п.) в степной, полупустынной и пустынной зонах европейской части СССР, Кавказа, Средней Азии, Казахстана, Алтая и Забайкалья [2]. Остроширповатые плодики якорцев стелющихся, вонзаясь в ноги и шерсть животных, в обувь людей, в шины автомобилей и самолетов, разносятся на большие расстояния, благодаря чему этот вид постоянно расширяет свой ареал, в частности, попав в Америку, он быстро стал здесь злостным сорняком [3]. В условиях культуры семена якорцев весной прорастают недружно, в течение месяца и более, но сеянцы растут и развиваются быстро [4].

В Туве растения этого вида часто встречаются в равнинной степной части, в основном вдоль автомобильных дорог и скотопрогонных троп, на стоянках скота и на участках, подверженных интенсивному выпасу.

Якорцы предпочитают рыхлые песчаные и супесчаные почвы, незанятые или слабо заселенные другими растениями. На Алтае якорцы стелющиеся встречаются редко. Небольшие их заросли мы обнаружили в Кош-Агачском районе Горно-Алтайской АО, в пойме р. Чуи и вдоль скотопрогонных троп.

В природных условиях Горно-Алтайской АО и Тувинской АССР нами в 1976—1977 гг. изучена биоморфогения якорцев стелющихся. Напомним, что жизненный цикл индивидуумов (онтогенез) в основном бывает

Рис. 1. Разновозрастные особи *Tribulus terrestris* L. в Туве

А — проростки; *Б* — всходы; *В* — униматурные особи; *Г* — биматурная особь; *Д* — триматурная особь; *Е* — квартиматурная особь; *Ж* — квинтиматурная особь; *1* — семядоли; *2* — семядольный узел; *3* — гипокотиль; *4* — корневая шейка; *5а—5д* — корни: *5а* — главная мониза, *5б* — главная дириза, *5в* — ризогенная мониза, *5г* — ризогенная тририза, *5д* — главная тетрариза; *6* — ризогенная корневая ветвь; *7* — розеточные листья; *8* — безрозеточные листья (листья на удлиненной части побегов); *9* — прилистники; *10* — медиальный полурозеточный монокормус; *11* — силлептические монокормусы; *12* — полисимподиальный антокладий; *13* — главный кустистый полисимподиальный дикормус; *14* — побеги кущения; *15* — зона кущения; *16* — репродуктивно-ассимиляционный апекс; *17* — узел с одним листом; *18* — анизофиллозный узел; *19* — терминальные цветки; *20* — плоды; *21* — плодик — орешек (общий вид и в продольном разрезе); *22* — семядольный почкокорень (ризопротерокормус); *23* — семядольный ризомонокормус; *24* — семядольный ризодикормус; *25* — бессемядольный ризодикормус; *26* — живые основания органов (верхние части удалены); *a, b, c, d* — нодальные типы, по Фукуда [11]; *Ув* — увеличено в несколько раз по сравнению с масштабом; *М* — упрощенные модели изоаклонистов; *МП* — модель побеговой системы (листья показаны не на всех узлах)

у семенных растений трех типов [5]: а) изоаклональный, или гаплоонтогенез (особи семенного происхождения проходят свой жизненный цикл и отмирают без вегетативного размножения); б) мероаклональный, или протоонтогенез (особи семенного происхождения на протяжении своего жизненного цикла образуют вегетативное потомство — клон или завершают свою жизнь образованием клона); в) клональный, или телоонтогенез (онтогенез особей вегетативного происхождения).

Биоморфы якорцев стелющихся в естественных условиях произрастания развиваются в рамках гаплоонтогенезов, т. е. только как изоаклонисты. При рассмотрении гаплоонтогении якорцев использованы методические приемы и терминология, предложенные ранее одним из авторов [5].

Ниже приводится биоморфологическая характеристика якорцев стелющихся в основные стадии онтогенеза.

Для краткости изложения нами приняты следующие условные обозначения: ПС — временна́я продолжительность возрастного состояния, ОХ — основная морфофизиологическая характеристика особей. Дополнительная характеристика особей: А — частная (распространяется только на рассматриваемое возрастное состояние), Б — общая (распространяется на несколько или на все возрастные состояния), П — краткое объяснение некоторых используемых терминов.

Эмбриональный период. Пренатальный этап. ПС — с конца мая — июля до июля — конца сентября, редко до октября. ОХ — оплодотворенная семяпочка или зрелое семя в структуре родительского растения.

Б — цветки обоеполые, 0,8—1,2 см в диаметре, с десятью тычинками завязь верхняя с одним столбиком и пятилопастным рыльцем, лепестков пять. Чашелистников пять — зеленых и опушенных. Формула цветка $Ca_5Co_5A_{5+5}G_{(5)}$. Опыляется насекомыми. Вопрос о наличии иных способов опыления нами не изучался.

Латентный этап. ПС — с конца июля—октября до весны—лета следующего года или, при отсутствии благоприятных условий для прорастания семян, в течение нескольких лет, но иногда (после обильных летних или раннеосенних дождей) до июля—августа или начала сентября текущего года. ОХ — зрелое семя, обособленное от родительского растения, скрытое в плодике. Б — плоды относятся к типу синкарпиев, после созревания легко отделяются от родительского растения и распадаются на четыре, чаще пять, двух-трехсеменных и двух-трехгнездных плодиков (орешков, мерикарпиев); по спинке плодики бугристые, с двумя (редко одной) парами острых шипов (верхние шипы несколько длиннее нижних) и с множеством неветвистых мелких и крупных щетинистых волосков. Плодик 0,35—0,50 см длиной (не считая шипов, достигающих длины 0,15—0,40 см) и 0,3—0,4 см шириной (по спинке). Семена светло-коричневые, продолговато-обратнояйцевидные, 0,15—0,30 см длиной, 0,05—0,12 см шириной. Семя покрыто тонкой семенной кожурой, эндосперм отсутствует, зародыш почти целиком заполняет семя. Он расчленен на две мясистые крупные семядоли лопатчатой формы, небольшой гипокотиль и корень. Между семядолями едва заметен меристематический бугорок точки роста. Семядоли имеют прокамбиальные тяжи и включения масла и крахмала.

Эпиэмбриональный период. Виргинильный этап. Преювенильная фаза.

Гипофаза проростка (рис. 1, *А*). ПС — май—август, реже начало сентября; у одной особи продолжается 3—7 дней. ОХ — прорастающее семя, или семядольный почкокорень (ризопротерокормус). А — семядоли надземные продолговато-эллиптические с выемкой на верхушке, клиновидно сбегающие в очень короткий (0,1—0,2 см) черешок, 0,5—0,7 см длиной и 0,2—0,3 см шириной, снизу опушенные, сверху голые или слабо опушенные в основании и по жилкам. Гипокотиль 0,7—2,0 см длиной, 0,05—0,10 см шириной, опушенный сверху неветвистыми одноклеточными волосками. Главная монориза (редко дириза) [5, 6] до 3 см длиной. П — монориза — простая корневая ось. Дириза — корень, состоящий из предветви и моноризных ветвей, непосредственно из нее образующихся. Тририза — корень, развивающийся как ветвь, далее разветвленная и нетождественная другим типам корней. Тетрариза — корень, состоящий из диризы и трирез, взаимосвязанных друг с другом.

Гипофаза всхода (рис. 1, *Б*). ПС — май—август, начало сентября; продолжается 5—10 дней. ОХ — семядольный вегетативный предрозеточный (один-два настоящих сближенных листа) или розеточный ризомонокормус (три, очень редко четыре, настоящих сближенных листа). А — семядоли 0,5—1,0 см длиной, 0,25—0,40 см шириной, с черешками 0,10—0,25 см длиной. Б — первые три (редко четыре) листа медиального побега сильно сближены, очередные, парноперистые, с тремя — пятью парами листочков. Листочки 0,4—0,8 см длиной и 0,15—0,30 см шириной, цельнокрайние, продолговато-ланцетовидные, у основания слегка асимметричные, к вершине

слабо заостренные, снизу опушенные, сверху голые или слабо опушенные неветвистыми одноклеточными волосками. П — монокормус — побег, стеблевая часть которого отрастает за одну фазу видимого роста без перевершиниваний и ответвлений.

Матурный этап. Фаза первая (униматурная) (рис. 1, *В*). ПС — май—август, начало сентября; продолжается одну — три недели. ОХ — семядольный детерминированно-репродуктивный (закрытый) полурозеточный репродуктивно-ассимиляционный полисимподиальный ризодикормус. А — образование первых бутонов свидетельствует о начале матурного этапа, а наличие живых семядолей у матурных особей — признак наступления первой матурной фазы. Главная дириза или тетрариза достигает 15 см длины. Б — отмирание семядолей свидетельствует о переходе особей в другую стадию онтогенеза. Семядольный узел приземный или засыпается подвижным субстратом (песком). Медиальный побег якорцев стелющихся — это полурозеточный детерминированно-репродуктивный (закрытый) репродуктивно-ассимиляционный, полностью или неполностью очереднолистный (иногда с одной парой анизоморфных супротивных листьев), четырех — восьмиузловой монокормус. Все латеральные побеги — это пазушные силлептические безрозеточные закрытые репродуктивно-ассимиляционные одно-, реже двух-, трехузловые монокормусы. Система латеральных монокормусов, первый из которых образуется из почек медиального побега,— ветвь рыхлого континуального соцветия [5], или, по терминологии Гебеля [7], антокладий. Монокормусы антокладиев, непосредственно замещающие верхушку родительского побега и продолжающие прямолинейный рост в длину отдельных многоосевых систем главного побега и его ветвей, всегда образуются из меристем, закладывающихся в пазухах крупных листьев, а ветви, расходящиеся в стороны от этих систем, образуются из меристем в пазухах мелких листьев (супротивные листья анизоморфные). Вся побеговая система взрослой особи якорцев стелющихся состоит из медиального монокормуса и антокладиев, т. е. это полурозеточный монокарпический репродуктивно-ассимиляционный закрытый полисимподиальный очередно- и супротивноветвистый анизофильный парноперистолистный стелющийся дикормус. П — дикормус — побег, состоящий из главного монокормуса и отрастающих из него без перевершиниваний или с перевершиниваниями силлептических (развивающихся из почек без прохождения фазы покоя) побегов соцветия. Весь орган нарастает полисимподиально.

Фазы вторая (биматурная) — пятая (квинтиматурная) (рис. 1, *Г—Ж*). ПС — июнь—август, начало сентября до конца вегетационного сезона (в зависимости от погодных условий); каждая фаза продолжается от нескольких дней до месяца и более. ОХ — бессемядольный детерминированно-репродуктивный полурозеточный репродуктивно-ассимиляционный полисимподиальный кустистый ризодикормус. А — индикаторный признак второй фазы — наличие у особей трех — пяти побегов кущения; индикаторный признак третьей фазы — наличие у особей шести — десяти побегов кущения; индикаторный признак четвертой фазы — наличие у особей более десяти побегов кущения, которые сохраняют не менее 20% зеленых листьев; индикаторный признак квинтиматурной фазы — засыхание более 80% листьев на побегах кущения. Б — в зависимости от конкретных условий местообитания особи проходят различное число фаз гаплоонтогенеза. Например, особи, которые вступили в эпиэмбриональный период весной или ранним летом и произрастают на хорошо увлажненных почвах, обычно проходят все или большинство фаз. В то же время особи, появившиеся поздно летом или в начале осени, успевают пройти лишь одну—три фазы гаплоонтогенеза. Они плохо растут в длину, слабо кустятся и быстро усыхают, переходя в заключительную — пятую — матурную фазу. Главная тетрариза до 25 см длиной. Размеры побегов кущения колеблются от нескольких сантиметров до 3 м. К побегам кущения у якорцев стелющихся

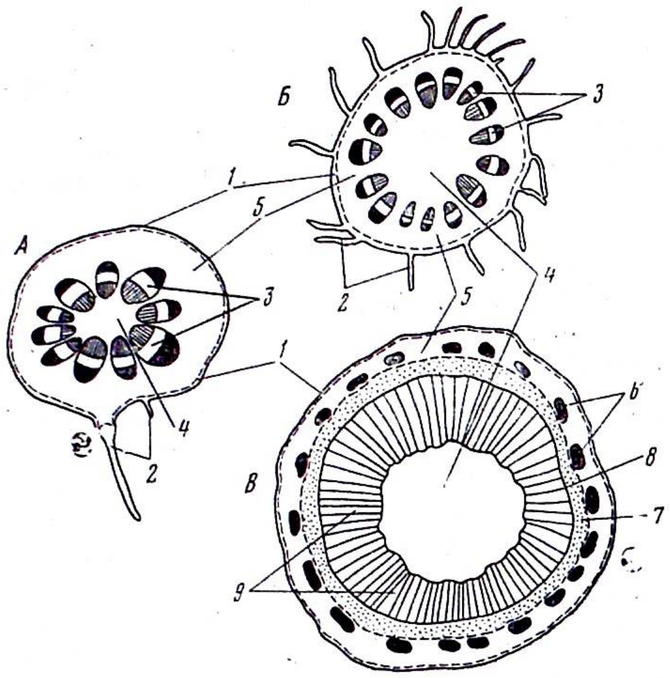


Рис. 2. Поперечные срезы стебля матурных особей *T. terrestris* L. Увел. 7×3

А — верхняя стеблевая часть антокладия;
Б — верхняя стеблевая часть ниже анизофиллозного узла;
В — основание медиального побега выше третьего узла;
1 — эпидермис;
2 — волоски;
3 — проводящие пучки;
4 — сердцевина;
5 — паренхима коры;
6 — волокна первичной флоэмы;
7 — вторичная флоэма;
8 — камбиальная зона;
9 — ксилема

относятся все побеги, отрастающие из зоны кущения в радиусе 1—2 см от семядольного узла. Побеги кущения у якорцев стелющихся сильно сближены друг с другом у основания, что отличает их от побегов рассеянного ветвления, образующихся выше зоны кущения (рис. 1, *МП*). Медиальный побег вместе с побегами кущения (антокладиями) составляет побеговую систему взрослых особей якорцев стелющихся. Это полисимподиальный кустистый стелющийся дикормус. Фенофазы: вегетация (после прорастания продолжается одну-две недели); бутонизация (2—5 дней); цветение и плодоношение растянуто на весь вегетационный сезон. Верхушки побегов цветут и плодоносят почти до конца онтогенеза. Большинство растений отмирает в конце сентября или в октябре.

У якорцев стелющихся (рис. 1, *a—d*), по Фукуда [8], существуют четыре нодальных типа: a-тип (один лист, цветок отсутствует), b-тип (один лист, один верхушечный цветок), c-тип (два анизоморфных листа без цветка) и d-тип (два анизоморфных листа и один верхушечный цветок). C-тип встречается очень редко — при моноподиальном нарастании соответствующего участка побега, чаще у основания антокладиев. Верхняя часть стебля антокладия, несущая цветок, построена по одному типу с теми частями стебля, которые располагаются ниже узла, несущего единичный лист или пару супротивных анизоморфных листьев (b- или d-типы), продолжая его внутреннюю структуру (рис. 2). Это еще раз подчеркивает терминальное положение цветка в отношении ближайшего к нему нижерасположенного узла. Опушение побегов состоит из одноклеточных эпидермальных волосков, на верхушке побега более обильных. Клетки эпидермиса тонкие, в плане прямоугольные или почти квадратные. Устьица немногочисленные, анамоцитного типа. В паренхиме располагаются открытые коллатеральные проводящие пучки, окруженные крахмалоносной обкладкой, встречаются кристаллы оксалата кальция. Сердцевина также состоит из тонкостенных паренхимных клеток. В перимедуллярной зоне имеется много крахмала. Такое строение сохраняется лишь на молодой части побега до закладки камбия. Межклеточный камбий сначала развивает лишь паренхиму, одревеснеющую в ксилемной части. Далее формируется сплошное кольцо древесины, клетки центральной части сердцевины одревеснеют и частично разрушаются.

ВЫВОДЫ

Биоморфогенезы якорцев стелющихся осуществляются только по типу гаплоонтогенезов, т. е. жизненных циклов постоянных аклонистов (изоаклонистов). Виргинильный этап продолжается всего 1—2 нед, цветение и плодоношение растянуто на весь вегетационный сезон. Независимо от возрастного состояния особи не зимуют.

По типу биоморфогенезов якорцы стеляющиеся представляют собой надземно-двусемядольный, закрытый (детерминированно-репродуктивный), однодомный, полурозеточный, полисимподиальный, стелющийся, дикормусовый, анизофиллльный, парноперистолистный, очередно-супротивнолистный, кустистый, короткостержнекорневой, эпизоохорный и эпиантропохорный, сорно-рудеральный однолетний вид растений.

Сравнительное исследование стеблей антокладиев свидетельствует о терминальности одиночных цветков в структуре этих антокладиев и позволяет описать полисимподиальный тип нарастания. Это нарастание двух- или многоосевого органа, простые оси которого нарастают моноподиально менее одного вегетационного сезона, а затем в том же сезоне новые простые оси перерастают верхушки родительских осей, завершающих или завершивших свой рост.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Качухашвили Т. Н.* Якорцы стелющиеся — *Tribulus terrestris* L., как источник стероидных сапонинов, содержащих диосгенин, и перспектива их использования в медицине.— Труды Тбилисского науч.-исслед. хим.-фарм. ин-та, 1960, т. 9, с. 179.
2. *Бобров Е. Г.* Сем. Парнолистниковые — Zygophyllaceae Lindl.— В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, т. 14, с. 194.
3. *Левина Р. Е.* Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во МГУ, 1957.
4. *Штромберг А. Я., Джорбенадзе А. М.* Культивирование якорцев стелющихся на опытном поле Тбилисского института фармакохимии.— В кн.: Химия и биология активных веществ лекарственных растений Грузии. Сер. 1, вып. 11. Тбилиси: Мецниереба, 1969, с. 248.
5. *Нухимовский Е. Л.* Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их произрастания. 4. *Bupleurum multinerve* DC.—Раст. ресурсы, 1978, т. 14, вып. 1, с. 37.
6. *Нухимовский Е. Л.* Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их произрастания. 3. *Patrinia intermedia* (Hornem.) Roem. et Schult.— Раст. ресурсы, 1976, т. 12, вып. 1, с. 3.
7. *Goebel K.* Blutenbildungen und Sprossgestaltung. Jena, 1931.
8. *Fukuda J.* Morphological and anatomical studies in Tribulus terrestris. I. Phyllotaxis and braching.— Bot. Mag. Tokyo, 1974, v. 87, N 1005, p. 51.

Всесоюзный
научно-исследовательский институт
лекарственных растений
Московская обл.

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ

О ХИМИЧЕСКОМ СОСТАВЕ ПЛОДОВ ЯБЛОНИ В УСЛОВИЯХ НЕЧЕРНОЗЕМНОЙ ЗОНЫ РСФСР

А. М. Шабалина

Исследованиями последних лет выявлены значительные различия в химическом составе плодов яблони разных помологических сортов в зависимости от условий выращивания и сроков созревания плодов [1—9]. В связи с этим представляется актуальным изучение химического состава плодов яблони на обширных коллекциях в различных пунктах. Это не только даст возможность выявить наиболее ценные по питательности и лечебному действию сорта, но и поможет выяснить общий характер изменений обмена веществ яблони в процессе адаптации к различным эколого-географическим условиям.

В Главном ботаническом саду АН СССР в 1971—1977 гг. проведено сравнительное изучение химического состава плодов яблони коллекции сортов средней зоны плодоводства. Определяли содержание сухого вещества, сумму сахаров, аскорбиновую кислоту, общую кислотность. Анализы выполнены в аналитической группе Сада Т. Д. Будариной с применением следующих методов. Сумму сахаров определяли по Бертрану; общую кислотность — титрованием едкой щелочью (с пересчетом на яблочную кислоту); аскорбиновую кислоту — по Мурри; сухое вещество — высушиванием при 100—105° до постоянного веса. Уборку плодов летних, осенних и раннезимних сортов проводили в фазе съемной зрелости, плоды средне- и позднезимних сортов вынуждены были снимать за 10—20 дней до наступления съемной зрелости. До проведения анализов плоды сохраняли в холодной камере при температуре 2—5°: летние сорта в течение 3—10 дней, осенние — 10—20, зимние — 20—30 дней.

Коллекция яблони ГБС расположена на пологом склоне юго—юго-восточной экспозиции на слабоподзолистых супесях, подстилаемых глубокими песками. Система содержания почвы — искусственное задернение злаковыми травами с 10—12-кратным в сезоне скашиванием (траву оставляли на месте), поверхностным внесением минеральных удобрений при удвоенной дозе азота, применением в конце вегетации внекорневой подкормки мочевиной, поливом — подзимним и в особенно засушливые периоды.

Период исследований характеризовался сильно различающимися погодными условиями, что вызывало изменения в показателях химического состава плодов. Однако мы не касаемся их в настоящем сообщении, цель которого дать характеристику сортименту и сортовым различиям яблони, сделанным по усредненным за годы наблюдений данным. В течение семи лет плоды каждого сорта анализировали 3—5 раз и более, лишь отдельные сорта — два раза. При вычислении средних показателей для сорта исключали нетипичные годы: 1972 г.— по содержанию аскорбиновой кислоты, 1977 г.— по сахарам, когда в связи со спецификой погодных условий содержание их резко снизилось. При общей характеристике групп сортов и коллекции никаких исключений не делалось.

Изучавшаяся коллекция достаточно богата и разнообразна, чтобы объективно характеризовать особенности химического состава сортимента средней полосы в условиях Москвы. Среди 95 сортов изучавшейся коллекции, наряду со стандартными промышленными и перспективными сортами, представлены сорта народной селекции, новые селекционные отечественные сорта, полученные от гибридизации местных и более южных североамериканских сортов и сливолистной яблони. Изучено 30 летних, 33 осенних, 12 раннезимних, 20 средне- и позднезимних сортов.

В Нечерноземной зоне РСФСР химический состав плодов яблони изучается также на Орловской плодово-ягодной станции и в МГУ им. М. В. Ломоносова, где исследуется содержание аскорбиновой кислоты и Р-активных веществ. Характеристика сортов изученной нами коллекции представлена в табл. 1.

При среднем для коллекции значении аскорбиновой кислоты, равном 10,46 мг%, ее содержание повышается от летних сортов к зимним, что согласуется с наблюдениями других исследователей. Однако, вопреки распространенному мнению о низкой С-витаминности летних сортов, различия между ранними и поздними сортами нашей коллекции не так велики и составляют всего 1,5—2,0 мг%.

В литературе имеются данные о неравномерном накоплении аскорбиновой кислоты в мякоти яблока и о преимущественной роли кожицы [10]. Поскольку относительная величина поверхности с увеличением размера плода прогрессивно падает, мы проследили, не находится ли С-витамин-

Таблица 1

Средние по коллекции ГБС АН СССР показатели химического состава плодов яблони

Группа сортов по срокам созревания плодов	Средние показатели				
	Аскорбиновая кислота, мг%	Сухое вещество, %	Сахара (сумма), %	Кислотность (по яблочной кислоте), %	Соотношение сахаров и кислот
Летние	9,66	13,44	9,45	0,69	14
Осенние	9,90	13,45	9,21	0,77	12
Раннезимние	11,02	13,55	9,03	0,89	10
Средне- и позднезимние	11,99	14,58	9,64	0,77	12
Средние данные по коллекции	10,46	13,71	9,35	0,78	12
Группа сортов по срокам созревания плодов	**Вариабельность по сортам**				
	Аскорбиновая кислота, мг%	Сухое вещество, %	Сахара (сумма), %	Кислотность (по яблочной кислоте), %	Соотношение сахаров и кислот
Летние	4,95—20,53	11,29—15,18	8,37—10,80	0,27—1,07	9—39
Осенние	5,96—18,50	11,53—17,63	7,52—12,19	0,38—1,25	7—29
Раннезимние	7,46—15,85	11,18—15,84	7,85—11,18	0,71—0,09	7—14
Средне- и позднезимние	8,04—21,06	12,69—16,85	8,03—12,54	0,60—0,07	9—17
Средние данные по коллекции	4,95—17,63	11,18—17,63	7,52—12,54	0,27—1,25	7—39

ность в связи с величиной плодов. Как и ожидалось, по всем срокам созревания более крупноплодные группы сортов оказались менее витаминными. Приводим данные за 1971—1977 гг. о содержании аскорбиновой кислоты (в мг%) в плодах яблони в зависимости от веса плода:

Группа сортов	Средний вес плодов 60—90 г	более 90 г
Летние	11,35	9,46
Осенние	12,21	9,81
Зимние	13,39	12,91

Содержание аскорбиновой кислоты в плодах сортов яблони различного происхождения характеризуется следующими данными (в мг%):

Сорта народной селекции – среднерусские	11,98
Гибриды между среднерусскими сортами	12,48
Гибриды среднерусских сортов с южными	13,26
Гибриды сливолистной яблони с южными сортами и сорта, происходящие от них	11,75
Гибриды среднерусских сортов с 'Пепином Литовским'	9,13
Североамериканские сорта	8,53
Гибриды среднерусских сортов с североамериканскими	8,80

Наиболее богаты аскорбиновой кислотой гибриды среднерусских сортов с южными. Этого можно было ожидать, так как эта группа представлена в коллекции преимущественно сортами зимнего срока созревания.

Интересно отметить, что участие южных сортов не снизило С-витаминности гибридов. Наименее витаминна группа североамериканских сортов (Лоди, Уэлси, Мелба) и гибриды среднерусских сортов с 'Уэлси'.

Переходя к характеристике сортов по содержанию в плодах аскорбиновой кислоты, отметим, что 31 сорт исследован нами впервые, по некоторым сортам имеются лишь отрывочные данные для других зон РСФСР.

По содержанию аскорбиновой кислоты в плодах сорта яблони коллекции ГБС АН СССР можно сгруппировать следующим образом.

I. Сорта, ранее не изучавшиеся (или изучавшиеся в других зонах РСФСР):

а) до 10 мг% аскорбиновой кислоты — Апельсинное, Гном, Зорька, Коробовка, Коричное, Ананасное, Лоди, Осенний, Сюрприз, Тихоновское, Яндыковское;

б) 10—14 мг% аскорбиновой кислоты — Апорт Розовый, Ананасное, Башкирский Красавец, Брусничное, Грушовка Новая, Добрый Крестьянин, Дочь Флавы, Мирончик, Налив Розовый, Победа Петрова, Пушкинское, Радость, Сливочное, Смена;

в) свыше 14 мг% аскорбиновой кислоты — Заря, Новинка, Пионер, Селигер, Тимирязевка, Черное Дерево, Юный Мичуринец.

II. Сорта, изучавшиеся в МГУ и на Орловской плодово-ягодной опытной станции:

а) до 10 мг% аскорбиновой кислоты — Бархатное, Грушовка Московская, Ильское Черненко, Кальвиль Белый Летний, Коричное Полосатое, Пепин Шафранный, Осеннее Полосатое (наши данные согласуются с полученными в МГУ и на Орловской плодово-ягодной опытной станции); Анисовка, Анис Апортовый, Бельфлер Красный, Боровинка Новая, Ватутин, Горшковское, Десертное Исаева, Десертное Петрова, Кандиль-Китайка, Коричное-Китайка, Красавица Сада, Медуница, Партизанка, Снежинка, Янтарное, Золотая Осень, Мелба (согласуются с данными МГУ; на Орловской станции изучались два последних сорта, где получены более высокие показатели);

б) 10—14 мг% аскорбиновой кислоты — Бессемянка Мичуринская (согласуется с результатами МГУ и Орловской станции); Звездочка, Карамельное, Мальт Багаевский, Папировка, Ренет Бергамотный (согласуются с данными МГУ; на Орловской станции изучались Папировка и Ренет Бергамотный, по первому сорту получены более высокие показатели, по второму — более низкие); Бельфлер-Китайка, Северный Синап, Уэлси (показатели более высокие, чем в МГУ и на Орловской станции); Анис Полосатый, Восковое, Краса Сада, Октябренок, Северянка, Слава Мичуринска, Юбилейное (показатели более высокие, чем в МГУ);

в) свыше 14 мг% аскорбиновой кислоты — Антоновка Обыкновенная, Бабушкино, Оранжевое, Память Мичурина, Скрыжапель (согласуются с результатами МГУ и Орловской станции); Антоновка Сладкая, Антоновка Шестисотграммовая, Налив Алый, Народное, Память Шевченко (согласуются с результатами МГУ); Боровинка, Награда, Розовое Превосходное, Кальвиль Анисовый (показатели более высокие, чем в МГУ; три первых сорта изучались на Орловской станции, результаты согласуются); Титфлер, Грушовка Зимняя (изучалась на Орловской станции, по первому сорту результаты близкие, по второму — ниже).

Среди сортов всех сроков созревания выделено 23 сравнительно высоковитаминных (для средней полосы) сорта с содержанием аскорбиновой кислоты более 14 мг% (табл. 2), шесть из этих сортов — народной селекции.

У сорта Пионер высокая С-витаминность сочетается с пресно-сладким вкусом плодов, что является редким исключением. Пресно-сладкие яблоки рекомендуются для специфических лечебных целей [8], и сочетание этого свойства с высоким содержанием витамина С особенно ценно.

Содержание сахаров, составляющих основную часть сухих веществ яблок и в значительной мере определяющих их потребительские качества, гораздо менее варьирует по сортам и группам сортов разных сроков созревания (см. табл. 1). Средне- и позднезимние сорта богаче сахарами, чем сорта других групп.

Для разных мест произрастания получены противоречивые данные о сахаристости плодов в отдельных группах сортов, что, очевидно, зависит от почвенно-климатических условий местности. В Орле плоды летних сортов беднее сахарами, чем осенних и зимних (соответственно 9,84, 10,13 и 10,14%). В целом по коллекции содержание сахаров здесь более высокое, чем в ГБС.

Сорта с повышенным (более 10%) содержанием сахаров представлены в табл. 2. По сортам Розовое Превосходное, Титфлер, Бессемянка Мичуринская, Оранжевое и Пепин Шафранный имеются аналогичные данные, полученные на Орловской плодово-ягодной станции.

По накоплению сухих веществ (признаку также довольно константному), по нашим данным, несколько выделяется группа средне- и позднезимних сортов (см. табл. 1). Сорта с повышенным содержанием сухого вещества в плодах (более 14%) приведены в табл. 2.

Органические кислоты также играют важную роль как в определении вкусовых и диетических качеств, так и в обмене веществ плодов. Кислотность плодов у сортов изучаемой коллекции оказалась очень изменчивым по сортам показателем, даже более изменчивым, чем аскорбиновая кислота. Группы сортов разных сроков созревания также очень различны по кислотности (см. табл. 1). Содержание кислот самое низкое у летних сортов и возрастает к раннезимним. У средне- и позднезимних сортов количество кислот было ниже, чем у раннезимних, но такое же, как у осенних сортов. Наши характеристики кислотности групп сортов значительно отличаются от данных Орловской плодово-ягодной станции, где наиболее высокой кислотностью (0,82%) отличались летние сорта (лишь по сортам Кальвиль Белый Летний, Медуница, Мелба и Папировка в ГБС получены сходные данные). Эти различия, по-видимому, обусловлены большим объ-

Таблица 2

Сорта коллекции ГБС АН СССР с высоким содержанием питательных веществ в плодах (средние данные за 1971–1977 гг.)

Сорт	Аскорбиновая кислота, мг%	Сорт	Сухое вещество, %	Сорт	Сахара (сумма), %	Сорт	Кислотность (по яблочной кислоте), %
Летние							
Розовое Превосходное	20,5	Коробовка	15,2	Розовое Превосходное	10,6	Розовое Превосходное	1,07
Юный Мичуринец	18,5	Розовое Превосходное	15,1	Мирончик	10,3	Янтарное	1,00
Народное	15,8	Медуница	14,9	Коробовка	10,3		
Память Шевченко	15,6	Коричное-Китайка	14,8	Пионерское	10,2		
Заря	14,9	Пионерское	14,4	Память Шевченко	10,2		
				Коричное-Китайка	10,1		
				Смена	10,0		
				Папировка	10,0		
Осенние							
Новинка	18,5	Пионер	17,6	Черное Дерево	12,2	Антоновка Шестисотграммовая	1,25
Награда	17,6	Ананасное	15,7	Пионер	11,1		
Налив Алый	17,4	Октябренок	15,5	Ананасное	10,8	Карамельное	1,03
Боровинка	16,0	Черное Дерево	15,1	Апорт Розовый	10,6		
Пионер	15,5	Десертное Петрова	14,2	Бессемянка Мичуринская	10,5	Розовое	1,03
Селигер	14,9						
Черное Дерево	14,8						
Раннезимние							
Антоновка Сладкая	15,9	Титфлер	15,8	Титфлер	11,2	Восковое	1,09
Антоновка Обыкновенная	15,2	Бельфлер Красный	14,6			Бельфлер Красный	1,07
Антоновка Шестисотграммовая	15,0	Восковое	14,4			Антоновка Обыкновенная	1,01
Титфлер	14,8						
Средне- и позднезимние							
Грушовка Зимняя	21,8	Звездочка	16,9	Оранжевое	12,5	Тимирязевка	1,07
Скрыжапель	21,1	Оранжевое	15,9	Звездочка	12,1	Бабушкино	1,02
Бабушкино	20,1	Тимирязевка	15,9	Горшковское	10,6		
Память Мичурина	18,4	Кальвиль Анисовый	15,7	Пепин Шафранный	10,4		
Кальвиль Анисовый	14,5	Пепин Шафранный	15,6				
Тимирязевка	14,4	Память Мичурина	15,3				
Оранжевое	14,2	Горшковское	15,2				
		Ренет Бергамотный	14,8				
		Бабушкино	14,5				
		Кандиль-Китайка	14,2				

Примечание. Сорта Розовое Превосходное, Пионер, Черное Дерево, Титфлер и Оранжевое сочетали высокое содержание витамина С, сухого вещества и сахаров.

емом и разнообразием коллекции ГБС. По группам осенних и зимних сортов более высокие показатели кислотности получены для Москвы, что, очевидно, связано с более прохладным климатом, чем в Орле, а для зимних сортов — также со временем проведения анализов, которые выполняли до наступления потребительской зрелости плодов. Самым низким накоплением от 0,27 до 0,71% характеризовались следующие сорта: летние — Медуница, Пионерское, Дочь Флавы; осенние — Пионер, Десертное Исаева, раннезимний — Антоновка Сладкая; средне- и позднезимние — Добрый Крестьянин, Слава Мичуринска, Звездочка.

Обращает на себя внимание очень большая вариабельность общей кислотности и аскорбиновой кислоты у летних сортов, что, возможно, свидетельствует о их генетической разнородности.

Вкус плодов определяется в основном отношением сахаристости к кислотности. Наиболее он гармоничен при сочетании общего количества сахаров и общего количества кислот в соотношении, равном 15—20. Характеризуя изучаемую коллекцию по этому показателю, следует отметить очень большое варьирование его в группе летних и значительное в группе осенних сортов. У ранне-, средне- и позднезимних сортов он достаточно устойчив.

Приводим данные о сортах с наиболее высоким отношением суммы сахаров к общей кислотности (по яблочной кислоте):

Летние		*Осенние*		*Раннезимние*	
Медуница	39	Пионер	29	Титфлер	14
Пионерское	34	Десертное Исаева	18	*Средне- и позднезимние*	
Смена	29	Северянка	18	Звездочка	17
Коробовка	25	Апорт Розовый	16	Пепин Шафранный	15
Дочь Флавы	22	Ананасное	16	Оранжевое	14
Заря	17	Черное Дерево	16	Слава Мичуринска	14
Народное	16				
Мирончик	16				
Мальт Багаевский	16				

Однако этот критерий не дает исчерпывающей характеристики вкуса, так как особенности его складываются гораздо сложнее и зависят от соотношения различных сахаров и кислот, от присутствия дубильных веществ. Примером может служить сорт Северянка, не являющийся сладкоплодным.

Следует отметить, что из числа сортов, стандартных для Московской обл., повышенным содержанием питательных веществ (см. табл. 2) отличаются: Антоновка Обыкновенная (аскорбиновая кислота и общая кислотность), Папировка и Бессемянка Мичуринская (сахара), Десертное Петрова (сухое вещество), Пепин Шафранный (сахара и сухое вещество).

Таким образом, в результате изучения коллекции, состоящей из 95 различных по срокам созревания и происхождения сортов яблони, выделены с повышенным содержанием аскорбиновой кислоты — 23 сорта, сахаров — 18, сухого вещества — 23, кислот — 10, одновременно аскорбиновой кислоты, сахаров и сухого вещества — 5 сортов.

Впервые в условиях Нечерноземной зоны РСФСР было исследовано более 30 сортов на содержание аскорбиновой кислоты и более 60 сортов по другим показателям. По большинству сортов, изучавшихся ранее в МГУ и на Орловской плодово-ягодной станции, нами получены аналогичные результаты.

Прослежена связь между сроками созревания плодов, содержанием в них питательных веществ, а также между размером плодов и содержанием аскорбиновой кислоты.

Показатели химического состава плодов являются наследуемыми признаками, поэтому выявленные особенности различных сортов могут быть использованы в селекции яблони.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Деревитинов Ф. В.* Химия и товароведение свежих плодов и овощей. М.: Новый агроном, 1930.
2. *Вечер А. С., Букин В. Н.* Биохимия яблони.— В кн.: Биохимия культурных растений Л.: Сельхозгиз, 1940, с. 5.
3. *Пелгонен И. М.* Биохимический состав плодов яблони в условиях Карелии.— Сборник научных работ аспирантов и молодых специалистов. Медицинские и биохимические науки. Петрозаводский гос. ун-т, 1967, вып. 2, с. 149.
4. *Седов Е. Н., Седова З. А.* Сорта яблони.— В кн.: Сорта плодовых и ягодных культур, их разведение и улучшение. Тула: Приокское кн. изд-во, 1969, с. 28.
5. *Седов Е. Н.* Селекция яблони в средней полосе РСФСР. Орел: Приокское кн. изд-во, 1973.
6. *Контримас Ю.* Химический состав яблок.— Труды Литовского НИИ земледелия. Вильнюс: Минтис, 1970, т. 13, с. 145.
7. *Мамаева З. Г.* Химический состав плодов яблони.— Сборник трудов аспирантов и молодых научных сотрудников. Л.: ВИР, 1970, вып. 16, с. 473.
8. *Вигоров Л. И.* Сад лечебных культур. Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во, 1976.
9. *Вартапетян В. В.* Биологически активные вещества в плодах яблони.— В кн.: Биология и селекция яблони. М.: Изд-во МГУ, 1976, с. 146.
10. *Самородова-Бианки Г. Б., Ягунова К. Г., Баскакова Л. Г.* Изучение локализации биологически активных веществ плодов и ягод.— Труд IV Всес. семинара по биологически активным (лечебным) веществам плодов и ягод. Мичуринск: ВНИИС им. И. В. Мичурина, 1972, с. 100.

Главный ботанический сад
АН СССР

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ ЛИСТОВЫХ ФОРМ БЕГОНИИ

Г. И. Шахова, Л. И. Возна, В. Н. Погодина

В последнее время в ассортимент культур для внутреннего озеленения помещений все шире включают листовые формы бегонии — высокодекоративных растений, хорошо вписывающихся в интерьеры современных зданий. Однако широкое распространение и промышленное выращивание листовых форм бегонии ограничено рядом причин, одной из которых является недостаточная изученность некоторых вопросов минерального питания.

В Главном ботаническом саду АН СССР в течение нескольких лет (1973—1976) изучали влияние различных минеральных подкормок на рост и развитие листовых форм бегонии в связи с их декоративными качествами и устойчивостью к грибным заболеваниям.

Исследование проводили на молодых вегетативно размноженных растениях разных видов бегонии (*B. masoniana* Irmsch., *B. rex* Putz.), выращиваемых в тропическом отделении фондовой оранжереи ГБС АН СССР с температурой воздуха в летние месяцы 22—24° и относительной влажностью 85—92%. Полив и содержание опытных растений проводили в соответствии с общепринятой системой выращивания бегоний. Растения высаживали в горшки в смесь, состоящую из листовой земли, торфа и песка в соотношении 3 : 1 : 1, с добавлением по 0,25 части перегноя и дерновой земли.

Исследование проводили на растениях однолетнего и двух-, трехлетнего возраста. Опыты на однолетних растениях проводили по схеме I:

1) подкормка растворином марки 18 : 6 : 18 (при соотношении N : P : K, равном 3 : 1 : 3) в концентрации 0,2%;

2) односторонняя подкормка азотом — мочевиной в концентрации 0,1%;

3) контроль — растения без подкормки.

В 1976 г. по схеме I опыты на однолетних растениях были повторены, а на двух- и трехлетних растениях испытана схема II — несколько измененная с учетом результатов и предварительных выводов, полученных на однолетних растениях. Так, для двух- и трехлетних растений была увеличена концентрация растворина (0,4%) в подкормках, исключена односторонняя азотная подкормка как неэффективная и введен вариант с азотно-калийной подкормкой с увеличенным по сравнению с растворином соотношением N : P : K до 5 : 1 : 5.

Схема II опыта на двух- и трехлетних растениях была следующей:

1) подкормка растворином марки 18 : 6 : 18 с соотношением N : P : K, равным 3 : 1 : 3 (в концентрации 0,4%).

2) подкормка азотно-калийная с соотношением N : P : K, равным 5 : 1 : 5 (растворин 3 : 1 : 3+калийная селитра+аммиачная селитра);

3) контроль — растения без подкормок.

В каждом варианте опыта было по десяти растений. Минеральные подкормки проводили через каждые 7—10 дней. Начало подкормок — через месяц после пересадки с апреля по октябрь месяц. Образцы почв для анализа отбирали по вариантам опыта в основные этапы роста растений (начало вегетации, фаза активного роста и затухание роста). Из пятишести проб составляли средний образец, в котором определяли pH потенциометрически на ЛПУ-01, азот нитратный — с дисульфофеноловой кислотой, фосфор подвижный — по Кирсанову, калий обменный — на пламенном фотометре по Масловой [1]. В те же сроки анализировали листья, в которых определяли общий азот по Кьельдалю, общий фосфор и общий калий на пламенном фотометре [1] [1].

Ежемесячно в течение всего периода выращивания по вариантам проводили наблюдения за ростом и развитием растений, учитывали количество листьев и боковых побегов, число соцветий, измеряли площадь листьев на фотопланиметре.

С целью определения влияния минерального питания на устойчивость бегонии к грибным заболеваниям опытные растения весной 1975 г. искусственно заражали мучнистой росой.

Данные анализов исходного субстрата, в который высаживали растения перед началом опыта, показывают, что он достаточно богат подвижными формами азота, фосфора и калия, реакция его слабокислая — pH 5,5—6,0.

Динамика содержания основных элементов питания в почве в течение вегетационного периода определялась вариантом опыта и фазой развития растений (рис. 1).

Под однолетними растениями содержание питательных веществ в почве через месяц после высадки значительно уменьшается, что является показателем потребности растений в подкормках. В период активного роста бегонии по всем вариантам содержание азота уменьшилось вдвое. Наиболее резкое падение его содержания наблюдалось в контроле (растения без подкормки), в меньшей степени — в варианте с растворином. При подкормке растений мочевиной содержание азота в течение всей вегетации было наиболее высоким, а с затуханием роста наблюдалось даже его накопление, что могло быть вызвано неполным использованием азота в

[1] Анализы выполнены в аналитической группе лаборатории физиологии растений ГБС АН СССР Т. Д. Будариной.

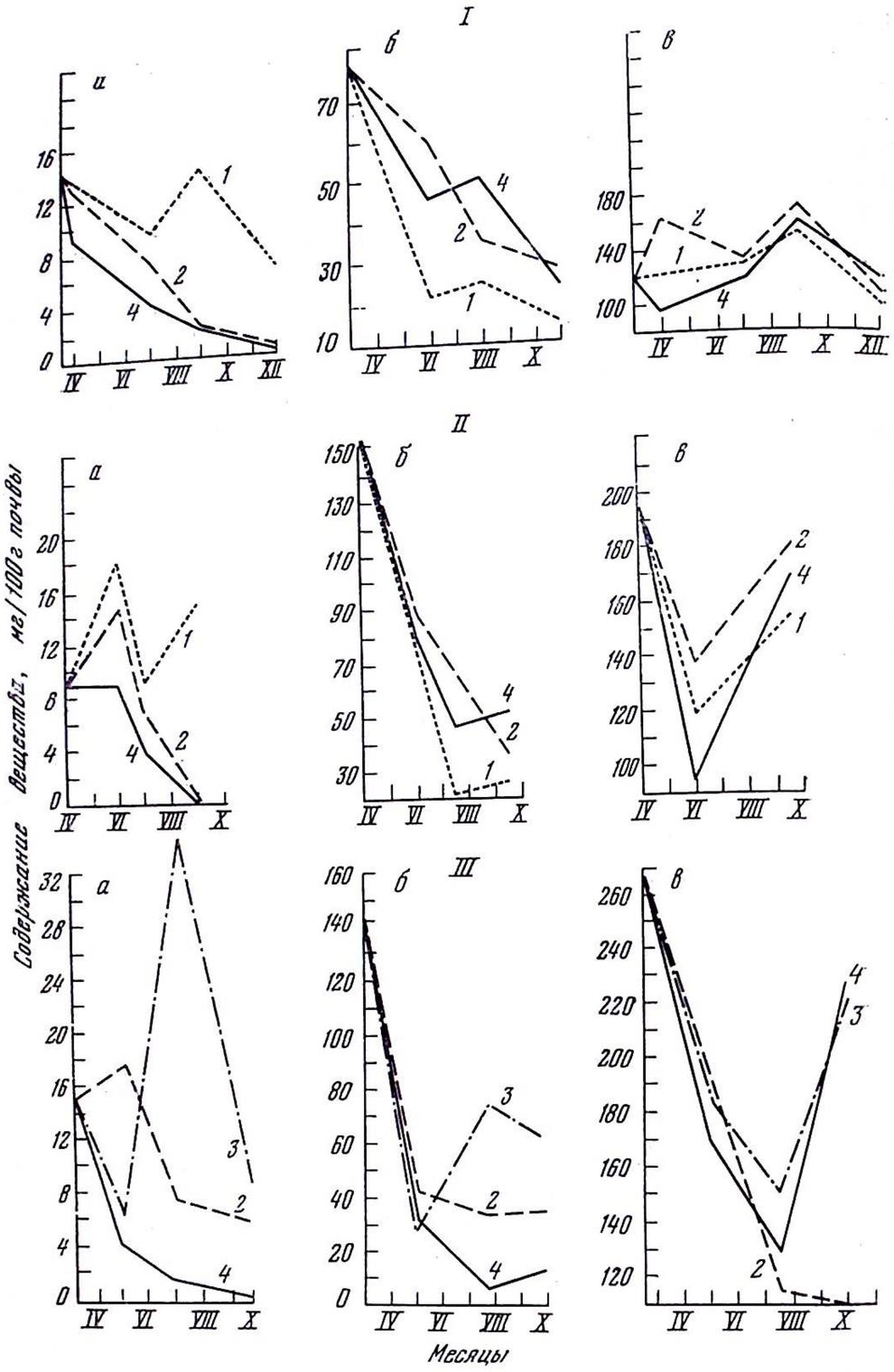


Рис. 1. Динамика содержания азота (*а*), калия (*б*) и фосфора (*в*) в почве под растениями в зависимости от минерального питания

I — однолетние растения (опыт первого года); *II* — повторный опыт с однолетними растениями; *III* — двух-трехлетние растения.
Подкормка: *1* — мочевиной; *2* — растворином; *3* — азотно-калийная подкормка; *4* — контроль

связи с недостаточным содержанием в почве калия (см. рис. 1, *а*). В варианте с подкормкой растворином к концу вегетации азот практически отсутствовал. Это позволяет предположить, что доза вносимых удобрений (2 г/л) для второй половины вегетации однолетних растений бегонии явно недостаточна.

Динамика калия в субстрате обратна изменению содержания азота. Во все сроки вегетации наибольшему количеству азота соответствует наименьшее содержание калия. В варианте с односторонней подкормкой азо-

Развитие однолетних растений бегонии на разном уровне минерального питания (схема I)

Вид	Подкормка				Контроль			
	Число							
	листьев	соцветий	боковых побегов	листьев на боковых побегах	листьев	соцветий	боковых побегов,	листьев на боковых побегах
B. rex Putz.	12,0	2,0	3,0	1,0	7,0	–	4,5	1,0
	13,0	–	3,0	2,0				
B. 'Comtesee Luise Erdoedy'	11,0	–	3,0	3,7	5,0	1,0	–	–
	8,0	3,0	–	–				
B. diadema Lind.	10,0	–	5,0	2,0	7,0	4,0	3,5	1,0
	13,0	3,0	5,0	1,5				
B. griffithn Hook	13,0	–	6,0	2,0	17,0	–	8,0	2,0
	27,0	–	8,0	4,4				
B. xanthina var. *pictifolia* Hook	10,0	–	–	–	3,0	–	–	–
	6,0	–	–	–				
B. masoniana Irmsch.	30,0	6,5	5.0	6.0	15,0	–	4,0	3,0
	21,0	9,0	5,0	4,4				

Примечание. В числителе приведены данные, полученные при подкормке растений мочевиной, в знаменателе — растворином.

том к концу вегетации содержание калия было даже ниже, чем в контроле (см. рис. 1, *б*). Это свидетельствует о том, что при высокой обеспеченности субстрата азотом идет активное поглощение калия, т. е. содержание этих элементов в субстрате и их поглощение тесно связаны между собой. К моменту активного роста бегонии и к концу вегетации наиболее высокое содержание калия отмечено при подкормке растворином.

Содержание фосфора в почве по всем вариантам было достаточно высоким. Динамика его в течение вегетации выражена слабо (см. рис. 1, *в*). Более высокое содержание фосфора отмечено в варианте с растворином, где его периодически вносили с подкормками.

Повторные опыты по схеме I подтвердили в целом выводы предыдущего года: исходная смесь обеспечивает рост и развитие растений непродолжительное время, через 30—40 дней после посадки требуются периодические подкормки (см. рис. 1, *II*).

Динамика подвижных питательных веществ в субстрате у двух-трехлетних растений аналогична изменениям их содержания у однолетних растений. С увеличением дозы подкормки в два раза различия в динамике основных элементов по вариантам сглаживаются, хотя тенденция изменения их содержания остается (см. рис. 1, *III*). Для всех элементов характерно значительное уменьшение их в почве в период активного роста бегонии. В варианте с растворином содержание азота и калия в течение вегетации постепенно уменьшается, но остается достаточно высоким к концу вегетации (см. рис. 1, *а*, *III*, *б*), из чего можно заключить, что двойная доза растворина (4 г/л) обеспечивает этими элементами листовые бегонии двух- трехлетнего возраста.

Повторное проведение опытов по схеме I подтвердило вывод о взаимосвязи динамики азота и калия в почве, и при достаточном обеспечении растений калием накопление азота не наблюдается (см. рис. 1). Согласно нашим данным, в условиях 1976 г. (рис. 1, *II*, *а*) это оказалось правомерным лишь для варианта с растворином при соотношении N : P : K, равном 3 : 1 : 3. С увеличением в составе подкормки количества азота и калия (соотношение N : P : K равно 5 : 1 : 5), а также при односторонней азотной подкормке однолетних растений наблюдалось накопление азота в почве.

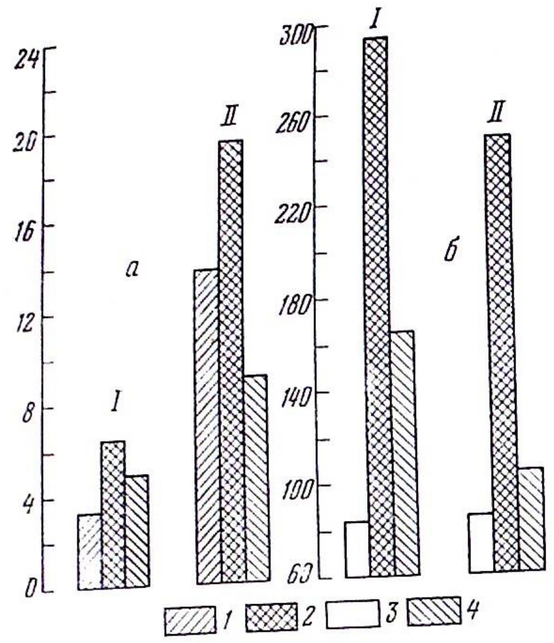


Рис. 2. Влияние минерального питания на число листьев (*а*) и площадь листовой поверхности (в см²) (*б*)

I — опыт 1975 г. (однолетние растения); *II* — опыт 1976 г. (двухлетние растения)
1—4 — то же, что на рис. 1

Это можно объяснить погодными условиями 1976 г., который отличался меньшей продолжительностью солнечного сияния в период вегетации по сравнению с 1974 и 1975 гг. Так, среднемесячная продолжительность солнечного сияния в период вегетации 1976 г. составила 84% от продолжительности солнечного сияния за этот период 1974 г. и 76% — от 1975 г. Как известно, более низкая освещенность снижает интенсивность испарения, передвижения веществ и процессов обмена веществ. Это, в свою очередь, уменьшает поглощение фосфора и калия, которые определяют коэффициент поглощения азота [2—4].

Результаты наблюдений за ростом и развитием бегонии по вариантам представлены в таблице и на рис. 2. В качестве основных показателей отзывчивости бегоний на внесение удобрений были взяты число листьев, их величина и площадь.

Самые низкие результаты для однолетних растений по этим показателям получены в случае выращивания растений без подкормки (контроль). В этом варианте листья были мелкие, в середине лета с наступлением активного роста и увеличения потребности в питательных веществах происходит отток их из старых листьев к точкам роста, в результате чего листья желтеют; мартовские и апрельские листья опадают уже в сентябре. При подкормках растений таких явлений не наблюдалось, декоративность листьев сохранялась более года. В результате недостатка азота рост растений приостанавливается, тормозится образование боковых побегов. Хотя число боковых побегов является скорее видовым признаком, однако начало бокового ветвления зависит от условий питания. Так, в контроле боковые побеги начали появляться только в сентябре, тогда как в вариантах с подкормками к этому времени у боковых побегов появилось по три-четыре листа.

Отмечена разная реакция видов однолетних бегоний на характер минерального питания. Так, у бегонии Мэсона при подкормке мочевиной образовалось в два раза больше листьев, чем в контроле, у бегонии группы Рекс при подкормке растворином листьев было в 1,6—1,7 раза больше по сравнению с контролем.

Подкормки способствовали увеличению площади листа (см. рис. 2, *б*), а следовательно, и улучшению их декоративных качеств. Наибольшее увеличение площади листа наблюдалось при подкормке растений растворином. Например, площадь одного листа у бегонии Гриффита была в 2,7 раза, у бегонии Мэсона в 2 раза и у бегонии Диадема в 1,7 раза больше, чем в контроле.

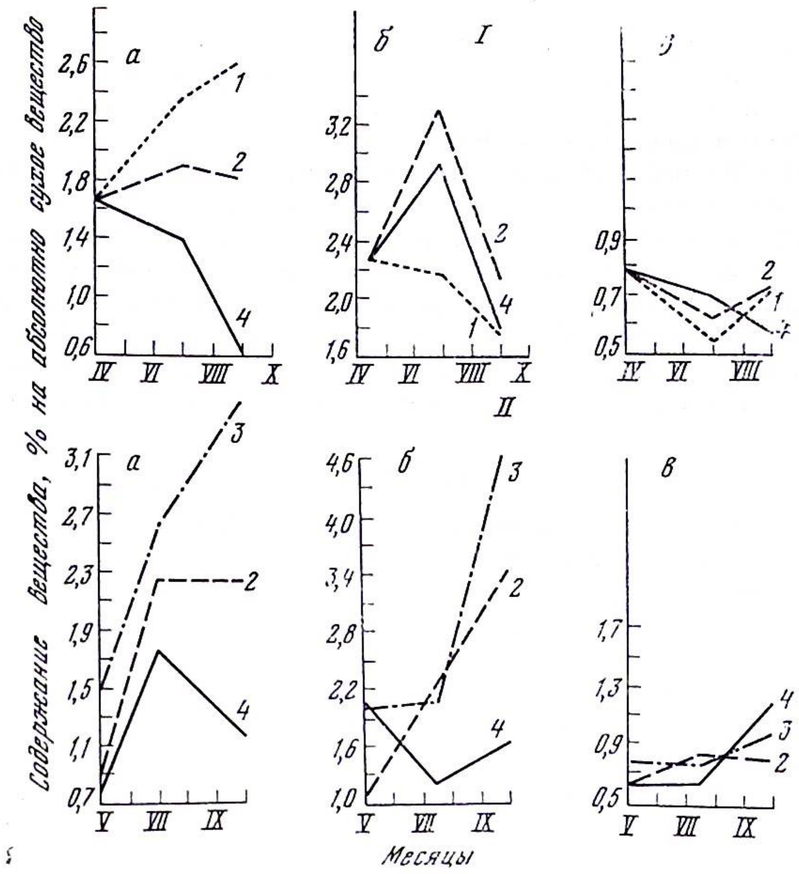


Рис. 3. Динамика содержания азота (*а*), калия (*б*) и фосфора (*в*) в листьях бегоний в зависимости от минерального питания

I — однолетние растения; *II* — двухлетние растения.
1—4 — то же, что на рис. 1

Искусственное заражение растений бегонии мучнистой росой показало, что подкормка растворином (удобрением с высоким содержанием калия) значительно повышает их устойчивость к мучнистой росе, по сравнению как с односторонней азотной подкормкой (мочевиной), так и с контролем.

Степень поражения бегонии зависела также и от видовых особенностей растений. Наиболее рано и сильно проявлялась инфекция у бегонии желтой — на месяц раньше, чем у бегонии Диадема и Мэсона. Наиболее устойчивой к мучнистой росе оказалась бегония Мэсона.

Наблюдения за ростом и развитием растений двух-трехлетнего возраста показали, что число листьев (рис. 2, *а*, *II*) в вариантах с подкормками было достаточно близким между собой, но в 1,5—2,0 раза больше, чем в контроле. В среднем на одном растении образовалось в варианте с растворином по 19, при азотно-калийной подкормке по 15 и в контроле по 9 листьев. Число соцветий было соответственно: 3,9; 3,6 и 2,7. Более существенной разница между вариантами была по площади листовой поверхности (см. рис. 2, *б*, *II*). Наибольшая площадь одного листа отмечена при подкормке растворином, по сравнению с этим вариантом площадь листа в контроле была в 2 раза, а при азотно-калийной подкормке (5 : 1 : 5) — в 3,5 раза меньше.

Изменение содержания основных элементов минерального питания в почве нашло отражение в динамике питательных веществ в листьях бегонии (рис. 3, *I*, *II*). Вынос питательных веществ листьями определялся как условиями минерального питания (видом и концентрацией удобрения), так и периодом вегетации растений. Наибольший вынос азота листьями (рис. 3, *а*, *I*, *II*) за весь период вегетации наблюдался при подкормке мочевиной, а вынос калия в этом случае (рис. 3, *б*, *I*, *II*) был самым низким

в связи с малым его содержанием в почве, что, как отмечено выше, тормозит рост растений. При подкормке растворином вынос азота листьями из почвы был значительно меньше, чем в варианте с мочевиной, в то время как вынос калия здесь был более высоким.

Динамика выноса основных элементов в листьях отражает силу роста: активное поглощение азота идет в начале вегетации — в период формирования новых органов, поглощение калия в это время снижено. С наступлением фазы активного роста, когда происходит новообразование и растание органов растения, формируются новые структуры и запасающие ткани, вынос калия заметно увеличивается. В это время наблюдается максимальное его поглощение листьями из почвы, что может служить основанием для внесения удобрений по этапам роста и развития растений.

ВЫВОДЫ

Листовые формы бегонии отличаются высокой потребностью в элементах минерального питания и нуждаются в регулярной подкормке уже через месяц после посадки.

Для листовых форм бегоний (группа *B. rex, B. diadema*) эффективна подкормка растворином марки 18 : 6 : 18 с соотношением N : P : K, равным 3 : 1 : 3. Регулярная подкормка растворином оказывает положительное влияние как на декоративные качества растений, так и на их устойчивость к грибным заболеваниям. Соотношение основных элементов в подкормке 5 : 1 : 5 оказалось менее благоприятным.

Рекомендуется подкармливать однолетние растения листовых форм бегонии через каждые 7—10 дней растворином марки 18 : 6 : 18 с соотношением N : P : K, равным 3 : 1 : 3, в концентрации 0,2% в первую половину вегетационного периода и 0,4% во вторую половину этого периода. Такая же концентрация рекомендуется и для двух-трехлетних растений.

Односторонняя подкормка азотом, особенно в холодные влажные годы, снижает декоративные качества бегонии и ее устойчивость к грибным заболеваниям.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Петербургский А. В.* Практикум по агрономической химии. М.: Колос, 1968.
2. *Магницкий К. М.* Диагностика потребности растений в удобрении. М.: Московский рабочий, 1972.
3. *Клайпвайк Д.* Климат теплиц и управление ростом растений. М.: Колос, 1976.
4. *Ломако Е. И., Ермолаев Н. В.* Влияние калийных удобрений на урожай, вынос и использование N, P, K растениями озимой ржи.— Агрохимия, 1975, № 9, с. 55.

Главный ботанический сад
АН СССР

ДЕЙСТВИЕ ПОНИЖЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР НА БИОЛОГИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ЭНДОГЕННЫХ ЦИТОКИНИНОВ В ЛУКОВИЦАХ КОРОЛЬКОВИИ СЕВЕРЦОВА

И. Р. Рахимбаев, В. Ф. Соломина

Корольковия Северцова (*Korolkowia sewerzowii* Regel) — своеобразное по своим декоративным качествам ранневесеннее луковичное растение. Как и для многих других луковичных растений, обитающих в широтах с умеренным климатом, для нормального роста и развития корольковии требуется воздействие пониженной температуры. В условиях

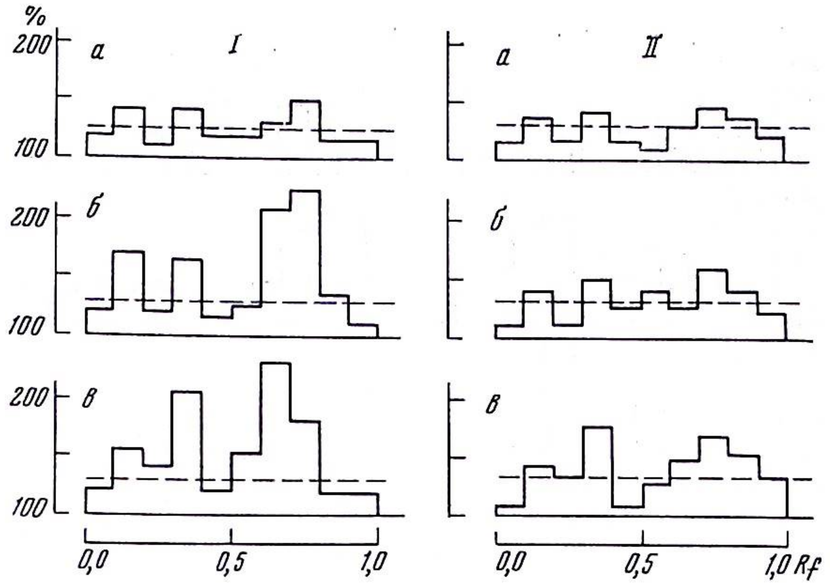


Рис. 1. Биологическая активность эндогенных цитокининов в различных органах покоящейся луковицы корольковии Северцова после обработки холодом (тест—усиление интенсивности транспирации отрезанных листьев овса)

I — луковицы в течение 16 нед хранили при 21—23°, затем 8 нед — при 4—6°; *II* — луковицы в течение 24 нед хранили при температуре 21—23°; *а* — запасающая чешуя; *б* — конус нарастания с зачатками листьев; *в* — донце с зачатками корней

естественного местообитания луковицы корольковии в зимний период находятся в почве на глубине 5—10 см. Без воздействия холода луковицы медленно отрастают, растения остаются карликовыми и не формируют цветки [1]. Можно полагать, что благотворное действие холода на нормальное протекание цикла развития корольковии зависит от системы гормональной регуляции. Ранее нами было показано, что существенная роль в регуляции ростовых процессов корольковии принадлежит фитогормонам цитокининового типа [2]. По-видимому, обработка холодом покоящихся луковиц приводит к изменению активности эндогенных цитокининов, и это может служить одной из причин, способствующих интенсивному росту и цветению растений. В настоящей статье описаны результаты экспериментов по данному вопросу.

Луковицы корольковии Северцова выкапывали из почвы в начале периода покоя после усыхания надземной части (15 июня) и хранили при температуре 21—23° до 15 октября. Затем часть луковиц помещали на 8 нед в холодную камеру при температуре 4—6°.

Биологическую активность эндогенных цитокининов определяли по усилению интенсивности транспирации отрезанных листьев овса [3]. Анализировали луковицы, подвергавшиеся воздействию холода, а также хранившиеся при обычных условиях. Результаты определения биологической активности эндогенных цитокининов приведены на рис. 1, из которого видно, что в процессе обработки холодом значительно возрастает уровень активности эндогенных цитокининов. Следует отметить, что после обработки холодом в различных органах луковицы обнаруживаются четыре цитокининовых соединения в зонах с *Rf* 0,20; 0,40; 0,70 и 0,80. Наивысшей биологической активностью эндогенных цитокининов отличаются конус нарастания с зачатками листьев и донце с зачатками корней. В конусе нарастания высокую биологическую активность показывают зоны с *Rf* 0,70 и 0,80, а в донце — 0,40 и 0,70. В луковицах, не подвергавшихся воздействию холодной обработки, биологическая активность эндогенных цитокининов была незначительной. Следовательно, возрастание биологической активности эндогенных цитокининов в тканях с высокой меристематиче-

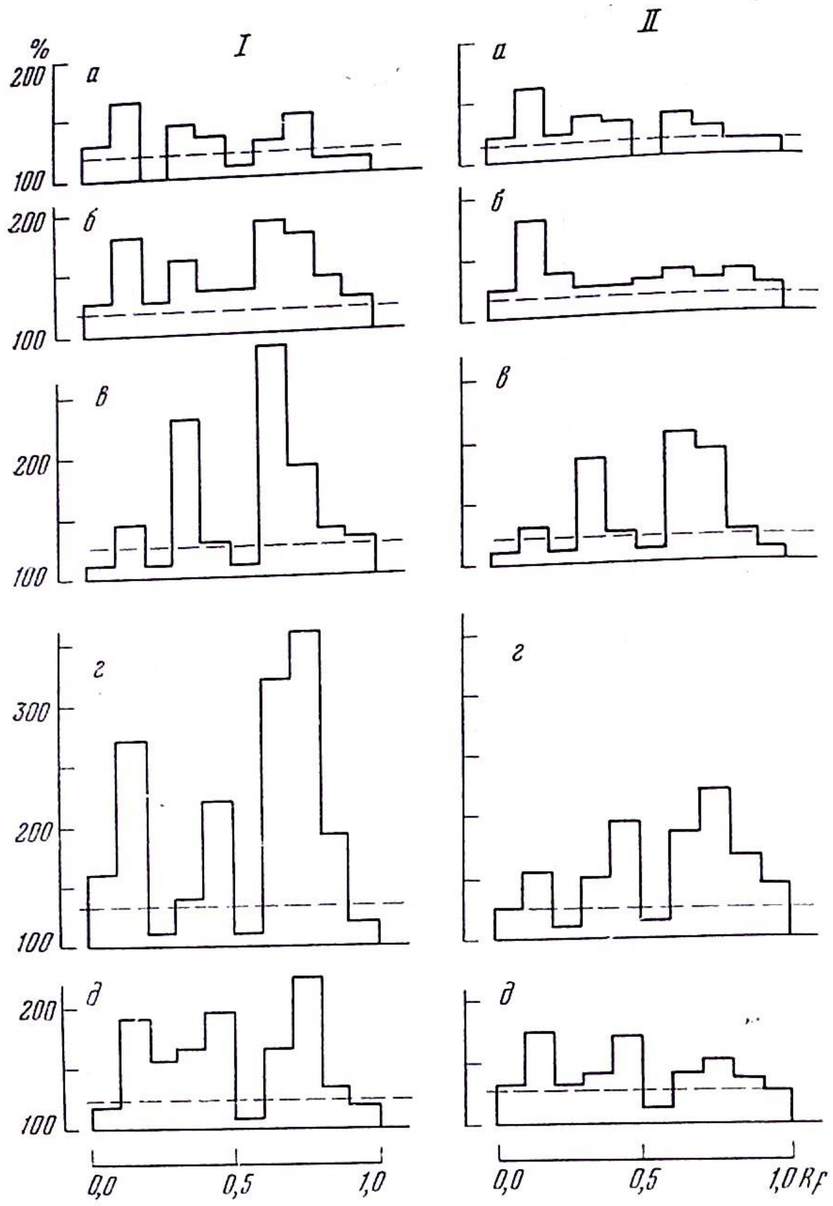


Рис. 2. Биологическая активность эндогенных цитокининов в различных органах растений корольковии Северцова

а — чешуя; *б* — лист; *в* — донце; *г* — корень; *д* — стебель.
I, II — то же, что на рис. 1

ской активностью следует объяснить действием пониженной температуры.

Необходимо было выяснить — коррелирует ли уровень цитокининов с выходом луковицы из состояния покоя. Для этого обработанные холодом и необработанные луковицы высадили в увлажненный песок и перенесли в оранжерею для выгонки. У луковиц, не подвергавшихся воздействию низких температур, отмечено очень позднее отрастание (на 25—30 дней позднее обработанных холодом). Растения выглядели вялыми, листья были мелкими, цветки не развивались, высота ростка составляла 6,0±2,1 см. У некоторых особей листья вовсе не развертывались и ростки увядали. В то же время луковицы, подвергавшиеся в период покоя действию холода, дружно отрастали, растения достигали высоты 20,0±3,4 см, они цвели и плодоносили. По-видимому, имеется определенная взаимосвязь между действием холода, уровнем биологической активности эндогенных цитокининов и интенсивностью ростовых процессов.

С целью выяснения последействия холода на гормональную ситуацию в процессе отрастания растения, выросшие из обработанных и не обработанных холодом луковиц, расчленяли на запасающую чешую, листья,

донце, корни и стебель. В каждом органе в отдельности определяли биологическую активность эндогенных цитокининов. Из результатов, представленных на гистограммах (рис. 2), видно, что между растениями, выросшими из обработанных и не обработанных холодом луковиц, имеются значительные различия по активности эндогенных цитокининов. Резкое возрастание активности цитокининов наблюдается в донце, корнях и листьях. В донце наиболее высокой активностью обладает цитокининоподобное вещество в зоне с *Rf* 0,70, достигающее 288%, а в корнях в зонах с *Rf* 0,70 и 0,80 достигающее 325 и 360% соответственно. Между тем у растений, не подвергавшихся воздействию холода, активность эндогенных цитокининов в тех же органах была вдвое меньше. Заметно отличаются по уровню фитогормона и листья. Предварительная обработка холодом способствовала увеличению активности эндогенных цитокининов с *Rf* 0,70 почти в четыре раза по сравнению с растениями, выросшими из луковиц, не обработанных холодом. В стебле растений, обработанных холодом, такое же повышение цитокининовой активности наблюдается в зоне с *Rf* 0,80. Цитокининоподобное вещество с *Rf* 0,20 имеет также высокую биологическую активность в корнях растений, подвергшихся обработке холодом. Следовательно, различную интенсивность роста после выхода из покоя также можно сопоставить с уровнем биологической активности эндогенных цитокининов.

Таким образом, на основании полученных результатов можно прийти к выводу о том, что благоприятное воздействие холода на быстрый выход луковиц из состояния покоя и интенсивный рост растений корольковии Северцова обусловлено повышением уровня биологической активности эндогенных цитокининов. По-видимому, нормальное протекание ростовых процессов в годовом цикле корольковии Северцова может осуществляться по схеме: холод—цитокинины—рост. Тем не менее, не следует приписывать цитокининам исключительное значение, так как они являются лишь одним из компонентов системы гормональной регуляции роста. Результаты настоящей работы указывают на то, что накопление цитокининов служит одним из факторов, определяющих положительную роль стратификации в жизнедеятельности луковичных растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бочанцева З. П.* К морфологии и биологии представителей родов Петилиум, Корольковия и Ринопеталум.— В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1963, с. 3.
2. *Рахимбаев И. Р., Соломина В. Ф.* Изменение уровня эндогенных цитокининов у корольковии Северцова.— Бюл. Глав. ботан. сада, 1977, вып. 104, с. 58.
3. *Рахимбаев И. Р., Соломина В. Ф.* Природные цитокинины и покой луковиц тюльпана.— Физиол. раст., 1975, т. 22, № 3, с. 615.

Центральный ботанический сад
АН Казахской ССР
Алма-Ата

ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ НА СОДЕРЖАНИЕ БЕЛКОВ В РАСТЕНИЯХ ПОЛЫНИ РОЗОВОЦВЕТКОВОЙ

М. Миргаёсиев

Значение влажности почвы в азотном обмене высокогорных растений остается пока невыясненным. Данные, имеющиеся по этому вопросу, крайне противоречивы. С. О. Гребинский [1] считает, что содержание азотистых веществ в горных растениях зависит от влажности почвы. Р. М. Рейнус [2], напротив, утверждает, что водный режим почвы высокогорий не оказывает заметного влияния на содержание белков в растениях. Мы сделали попытку получить более точное представление о связи содержания белков в растениях с влажностью почвы. Постановка такого вопроса стала актуальной и потому, что в настоящее время намечается широкая программа по повышению производительности пустынных пастбищ Восточного Памира.

Полынь розовоцветковая (*Artemisia rhodantha* Rupr.[1]) является эдификатором высокогорных пустынь и распространена на преобладающей части территории Восточного Памира. Там, где проводились наши исследования, верхняя ступень ее распространения достигает высоты 4200 м над ур. моря. Основную массу зеленого корма в пустынях дают полукустарнички, среди которых главную роль играет полынь, большую часть биомассы которой составляют многолетние надземные и подземные части.

Первая часть нашего исследования посвящена выяснению влияния искусственного увлажнения почвы на содержание белков. Опыт проводили на 30—40-летних растениях, произрастающих в естественных условиях обитания и на опытных участках, поливаемых через 7 дней. Влажность почвы на поливном участке сохранялась почти на постоянном уровне в течение сезона и равнялась 9,5% [4]. На неполивном участке влажность почвы была 0,5% в начале, 0,3% в середине и 0,4% в конце вегетационного периода.

Вторая часть исследования посвящена уточнению влияния естественного увеличения влажности почвы по мере увеличения высоты над уровнем моря на содержание белков в растениях; исследовали 4—6-летние растения.

Со старых растений образцы отбирали в 10 и 15 ч, у молодых — в 8, 12, 16 и 20 ч в разных фазах развития. Белки осаждали водным раствором 10%-ной трихлоруксусной кислоты, содержание азота в них определяли по микрометоду Къельдаля.

Оценивая значение искусственного увлажнения почвы для накопления белков, можно отметить, что оно приводит к повышению содержания белков в однолетних надземных органах старых растений полыни розовоцветковой в фазе вегетативного роста, в многолетних надземных и подземных их органах — в первой половине вегетационного периода (табл. 1). В дальнейшем содержание белков в этих органах у растений, произрастающих в естественных условиях, бывает значительно больше.

Известно, что вода является одним из важнейших факторов в жизни растений. Однако и в ней, как и в других факторах, растения нуждаются в определенном оптимальном для них количестве. Полынь розовоцветковая, наряду с тереском серым, крайне чувствительна к увлажнению почвы. В этом мы убедились, когда проводили данное исследование. В первый год при поливе на участке наблюдалось увеличение травостоя и повышение общей продуктивности сырой массы, но на второй и третий годы полынь и тереск были вытеснены луговыми растениями. Помимо того,

[1] Некоторые авторы выделяют этот вид в особый род — Seriphidium [*S. rhodanthum* (Rupr.) Poljak.] [3].

Таблица 1

Содержание белкового азота в 30—40-летних растениях полыни розовоцветковой (в % на абсолютно сухой вес)

Органы растения	Фаза развития	Белковый азот			
		при орошении	среднее	в естественных условиях	среднее
Однолетние надземные	Вегетативная	3,17 *	2,72	1,61	1,76
		2,28		1,92	
	Цветение	1,51	1,21	1,73	1,81
		1,07		1,90	
	Плодоношение	1,17	1,03	1,47	1,48
		0,89		1,49	
Многолетние надземные	Вегетативная	1,21	1,31	1,09	0,96
		1,42		0,87	
	Цветение	1,33	1,20	0,93	0,94
		1,07		0,95	
	Плодоношение	0,40	0,47	0,70	0,70
		0,55		0,71	
Подземные	Вегетативная	0,79	0,78	0,34	0,29
		0,78		0,25	
	Цветение	0,73	0,84	0,53	0,46
		0,95		0,39	
	Плодоношение	0,44	0,47	0,63	0,51
		0,50		0,40	

* В числителе — данные проб, взятых в 10—11 ч, в знаменателе — в 15—16 ч.

Таблица 2

Среднедневные показатели влажности почвы и количества белкового азота в 4—6-летних растениях полыни розовоцветковой в зависимости от высоты над уровнем моря (в % на абсолютно сухой вес)

Период вегетации	Высота над ур. моря, м	Влажность почвы, %	Белковый азот в органах растений		
			Однолетние надземные	Многолетние надземные	Подземные
Начало	3860	0,52	1,33	0,73	0,58
	4000	0,85	1,72	0,89	0,71
	4200	4,93	2,13	0,99	0,73
Середина	3860	0,31	2,07	0,89	0,82
	4000	0,80	0,98	0,36	0,57
	4200	1,38	2,22	1,02	0,88
Конец	3860	0,39	1,11	0,76	0,49
	4000	0,68	1,08	0,50	0,35
	4200	2,29	1,10	0,80	0,41

что эти ксерофитные полукустарнички отрицательно реагируют на избыточное увлажнение, поливы привели к засолению верхних слоев почвы и ухудшили условия ее аэрации. Одной из причин выпадения полукустарничков при систематическом поливе может быть также удлинение периода роста в этих условиях, продолжительности отдельных фаз развития и вегетационного периода в целом, в результате чего растения оказываются неподготовленными к перезимовке в условиях суровой бесснежной зимы

Восточного Памира. Это вполне согласуется и с понижением содержания белкового азота в корнях у полыни розовоцветковой в конце периода вегетации (см. табл. 1).

Итак, количество белков в растениях четко меняется в зависимости от степени увлажнения почвы. Избыточное увлажнение в условиях пустынь Восточного Памира неблагоприятно воздействует на ксерофитные полукустарнички. Мы считаем, что при решении задачи подъема продуктивности пустынной растительности необходимо в первую очередь определить оптимальный уровень увлажнения почвы, который соответствовал бы требованиям ксерофитов. Почвы Восточного Памира исключительно бедны азотом и сильно засолены, поэтому требуется промывание почвы и внесение удобрений.

Данные, показывающие соотношения между влажностью почвы и содержанием белков в молодых растениях по мере увеличения высоты местности над уровнем моря, приведены в табл. 2. Надо отметить, что в типичных пустынных местообитаниях генеративная фаза развития растений полыни наступает в десятилетнем возрасте и выше [5]. Из табл. 2 видно, что в течение всего периода вегетации влажность почвы постоянно увеличивается по мере подъема абсолютной высоты местности, причем наиболее резко это выражено в самой высокой точке произрастания полыни. Содержание белкового азота в начале вегетации во всех органах растений полыни увеличивается по мере подъема в горы и совпадает с повышением влажности почвы. Тенденция к накоплению белков сохраняется у растений и в середине вегетационного периода. Однако на высоте 4000 м над ур. моря наблюдалось резкое снижение содержания белков, особенно в надземных органах. Причины этого явления, возможно, кроются в особенностях экспозиции и рельефа склона на этой высоте, подвергающегося влиянию холодных и сухих ветров по ущелью и одновременно сильному нагреванию прямыми солнечными лучами в середине дня. В конце вегетации уровень содержания белков в надземных органах растений по мере повышения местности не изменяется несмотря на прежние колебания влажности почвы. В подземных органах содержание белков имело тенденцию к снижению.

Анализ результатов исследования молодых растений полыни показал, что динамика накопления в них белков при естественном увеличении влажности почвы совпадает с таковой у старых орошаемых растений. Так, в первой половине вегетации, когда молодые растения активно росли, темп накопления белков у них возрастал с увеличением влажности почвы по мере подъема растения на бóльшую высоту. Однако с середины вегетационного периода, в связи с приостановкой роста [5], влажность почвы теряет свое положительное влияние на процесс накопления белков растениями. Различие между возрастными группами обнаруживалось в том, что молодые растения более длительное время сохраняют способность накапливать белки. Объясняется это тем, что они имеют большие потенциальные возможности для роста, а увлажнение способствует этому.

Таким образом, можно сделать заключение, что пустынные полукустарнички Восточного Памира в общем плохо переносят избыточное увлажнение почвы и их ксерофитность усиливается по мере старения растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гребинский С. О.* Физиолого-биохимические особенности горных растений.— Усп. соврем. биол., 1944, т. 18, вып. 2, с. 165.
2. *Рейнус Р. М.* Об азотном обмене в листьях растений высокогорных пустынь Памира.— Сообщ. Таджик. филиала АН СССР, 1951, № 31, с. 57.
3. *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР», т. 1—30. Л.: Наука, 1973.
4. *Юсуфбеков Х. Ю.* Улучшение пастбищ и сенокосов Памира и Алайской долины. Душанбе: Дониш, 1968.
5. *Кириллова Е. Г.* Материалы к биологии роста растений в высокогорьях Памира.— В кн.: Природные условия и реконструкция растительности Памира. Душанбе: Дониш, 1970, с. 169.

Памирский биологический институт
АН Таджикской ССР
Хорог

О СОДЕРЖАНИИ ПЛАСТИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ И ВОДЫ В ОПАВШИХ ЛИСТЬЯХ ДРЕВЕСНЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ

В. В. Казарян

Одной из приспособительных реакций древесных и кустарниковых растений к чередующимся сезонным изменениям условий среды является листопад. Этот процесс, однако, не только сезонное явление, но может быть вызван и длительной засухой. У некоторых кустарников в засушливых местообитаниях для полного прекращения испарения опадают даже побеги и ветви [1]. Осенью, в начале зимы, а также в период длительной засухи запасающие ткани древесных растений обогащаются ассимилятами, к тому же резко сокращается испаряющая поверхность, что предотвращает летнее и зимнее иссушение растений [2, 3]. Вместе с ассимилятами в запасающие ткани перемещаются и наиболее ценные конституционные вещества.

Эти факты дают основание для предположения, что осенью в опадающих листьях остаются только те вещества, которые не влияют на повышение зимостойкости растений или пробуждение почек весной. Однако известно, что в опавших листьях всегда имеется некоторое количество ассимилятов и других веществ [4, 5], особенно при вынужденном преждевременном опадении листьев под влиянием неблагоприятных внутренних или внешних факторов или же у интродуцентов в новых почвенно-климатических условиях. Количество остаточных ассимилятов в опавших листьях различно у разных видов древесных растений и зависит от происхождения и биоэкологических особенностей растений.

Нами изучено 14 видов древесных растений, интродуцированных в Ереванский ботанический сад. Для сравнения наряду с интродуцентами исследовались местные кавказские растения, встречающиеся в природной флоре Армении.

Изучаемые интродуценты мы разделили на три группы: в первую группу вошли виды, связанные своим происхождением с Юго-Восточной и Средней Азией (равнины и предгорья); во вторую — виды, широко распространенные в европейской части СССР (некоторые из них заходят также в Европу, Крым, на Кавказ, в Переднюю Азию и Средиземноморье); в третью группу вошли виды, распространенные на Кавказе.

Приводим список изученных видов по группам:

I группа: *Populus bolleana* Lauche (тополь Болле), *Broussonetia papyrifera* (L.) L. Herit. (бруссонетия бумажная), *Catalpa ovata* G. Don (катальпа овальная), *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. (хеномелес японский);

II группа: *Quercus robur* L. (дуб черешчатый), *Ulmus laevis* Pall. (ильм гладкий), *Lonicera tatarica* L. (жимолость татарская), *Acer tataricum* L. (клен татарский), *Populus deltoides* auct. non Marsch. (тополь дельтовидный);

III группа: *Quercus macranthera* Fisch. et Mey. (дуб крупнопыльниковый, свойственный лесам верхнего горного пояса), *Tilia caucasica* Rupr.

(липа кавказская), *Lonicera caucasica* Pall. (жимолость кавказская), *Betula litwinowii* A. Doluch. (береза Литвинова) и *Populus gracilis* Grossh. (тополь стройный, встречающийся на Кавказе только в культуре).

Летом анализу подвергались зеленые, вполне развитые и нормально функционирующие листья (контроль), а осенью — свежеопавшие желтые листья этих же видов. В них определяли содержание углеводов (методом Хаггедорн-Иенсена), общего и белкового азота (по Кьельдалю [6]), золы и воды, а также интенсивность транспирации [7].

Полученные данные показали, что растворимые углеводы (рис. 1) в максимальном количестве содержатся в желтых листьях растений первой группы, в минимальном — в желтых листьях местных растений, виды второй группы по этому признаку занимают промежуточное положение. То, что опавшие листья местных видов содержат меньше углеводов, чем интродуцированные, было известно и ранее [8]. По-видимому, растения первой группы плохо приспособлены к условиям Еревана, листопад у них наступает рано, когда дни еще довольно длинные. Для местных видов и растений второй группы условия Еревана более благоприятны, поэтому их опадающие листья содержат минимальное количество углеводов.

Количество крахмала в опавших листьях кавказских видов также минимальное. Однако в опавших листьях растений первой группы крахмала больше, чем в зеленых. Как известно [9], под действием низких температур крахмал может задерживаться в желтых листьях и не перемещаться в ткани ветвей и ствола, так как холод препятствует его гидролизу. В наших исследованиях растения первой группы оказались наиболее чувствительными к осеннему понижению температуры.

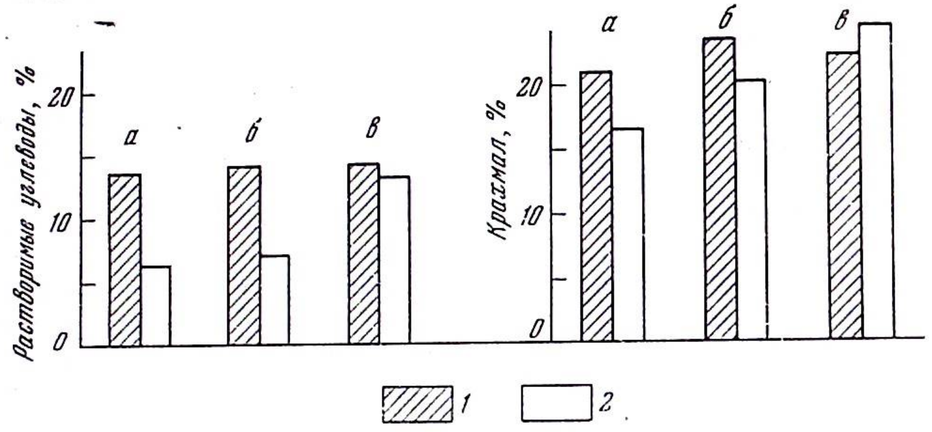


Рис. 1. Содержание углеводов (в % на сухой вес) в листьях древесных интродуцентов

1 — функционирующие листья; *2* — листья, опавшие осенью.
Виды: *а* — III группы (кавказские); *б* — II группы; *в* — I группы

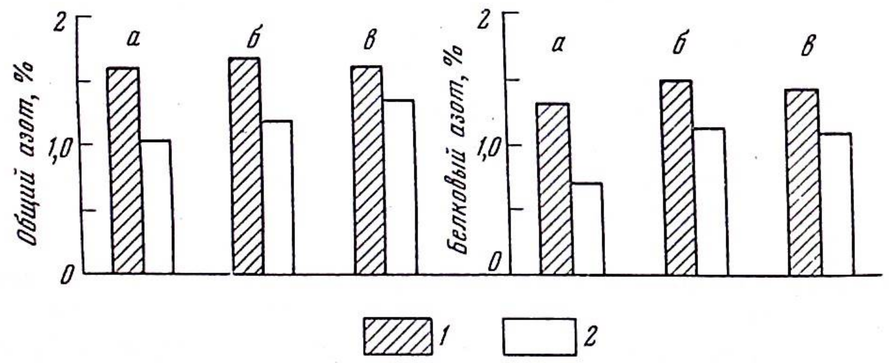


Рис. 2. Содержание общего и белкового азота (в % на сухой вес) в листьях древесных растений, интродуцированных в Армению

Обозначения те же, что на рис. 1

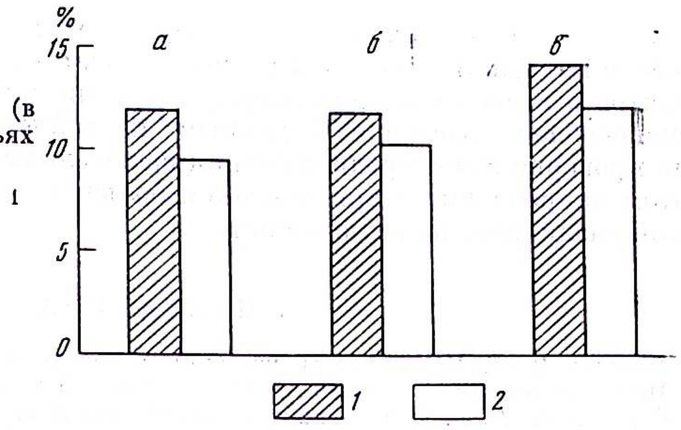


Рис. 3. Содержание золы (в % на сухой вес) в листьях древесных интродуцентов

Обозначения те же, что на рис. 1

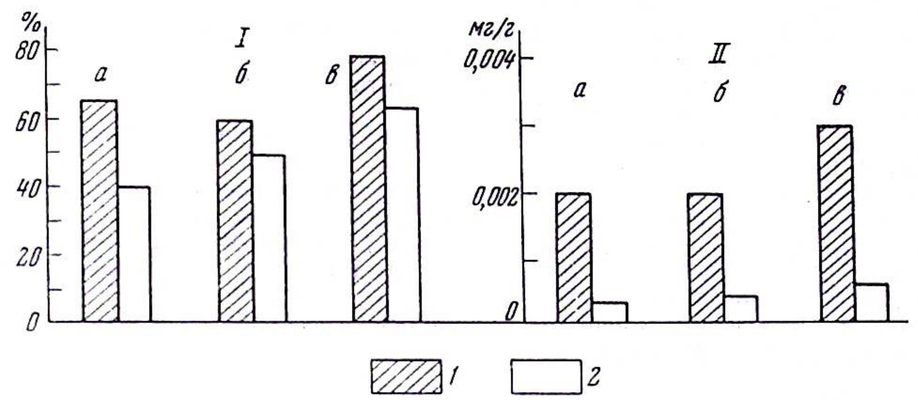


Рис. 4. Содержание воды (*I*) и интенсивность транспирации (*II*) в листьях древесных интродуцентов

Обозначения те же, что на рис. 1

В содержании общего и белкового азота наблюдается примерно такая же зависимость (рис. 2). Максимум содержания азота обнаружен в опавших листьях растений первой группы, минимум — у представителей природной флоры Кавказа. Сравнительно более интенсивные распад белков и передвижение аминокислот из листьев в запасающие органы растений также наблюдались у местных видов.

Что касается зольных элементов (рис. 3), то в опавших листьях остаются соединения Ca, Si, Cl [10], остальные перемещаются в запасающие ткани так же, как углеводы и азотные соединения. Однако разница в содержании зольных элементов в зеленых и желтых листьях местных растений и второй группы видов незначительна. Перед листопадом листья растений кавказского происхождения содержат почти такое же количество зольных элементов, как и листья видов второй группы.

По данным А. И. Смирнова [11], содержание воды в растительной клетке определяется в первую очередь количеством гидрофильных молекул пластических веществ. Наши исследования показали, что существуют различия и в содержании воды в опавших листьях видов растений различного происхождения. Опавшие листья растений первой группы (рис. 4) содержали воды больше, чем листья местных растений и видов второй группы.

Показатели интенсивности транспирации (см. рис. 4) у видов первой группы также более высокие, что, по-видимому, объясняется наличием ассимилятов в пожелтевших и опавших листьях указанных растений, т. е. опадают листья, в той или иной степени функционирующие. Следовательно, растения первой группы по показателям водного режима, по-видимому, менее приспособлены к заслушливым условиям Еревана, нежели растения второй группы.

Можно предположить, что для определения степени приспособленности растений к данным условиям среды может послужить содержание ассимилятов и воды в опавших листьях: чем оно меньше, тем, вероятно, более приспособлено растение к данным почвенно-климатическим условиям. Для проверки этого предположения желательны дальнейшие исследования в этом направлении с привлечением большего числа видов древесных растений различного происхождения.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Генкель П. А.* Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения.— Труды Ин-та физиологии растений АН СССР, 1946, т. 5, вып. 1, с. 5.
2. *Серебряков И. Г.* О длительности жизни листа и факторах ее определяющих.— Учен. зап. Москов. пед. ин-та, 1951, т. 19, вып. 1, с. 3.
3. *Одишария К. Ю.* Опадение листьев и образование новых побегов.— Труды Сухумск. ботан. сада, 1976, вып. 21, с. 15.
4. *Павлов А. Н.* Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы. М.: Наука, 1967.
5. *Костычев С. П.* Физиология растений, ч. 1. М.; Л.: Ленсельхозгиз, 1933.
6. *Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И.* Практическое руководство по биохимии растений. М.: Советская наука, 1951.
7. *Гусев Н. А.* Некоторые методы исследования водного режима растений. Л.: Изд-во АН СССР, 1960.
8. *Азарян В. А., Тарасова Ж. Г.* Изменение содержания углеводов в листьях осеннего листопада.— Бюл. ботан. сада АН АрмССР, 1965, № 2, с. 73.
9. *Бюсген М.* Строение и жизнь наших лесных деревьев. М.: Гослесбумиздат, 1961.
10. *Блукет Н. А., Родман Л. С., Пузанова С. А.* Ботаника с основами физиологии растений. М.: Колос, 1975.
11. *Смирнов А. И.* Физиолого-биохимические основы обработки табачного сырья.— Табаковедение, 1933, № 3, с. 1.

Институт ботаники
АН Армянской ССР
Ереван

ГЕНЕТИКА, КАРИОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ, ЭМБРИОЛОГИЯ

ВИТАМИННОСТЬ ЯГОД ГИБРИДОВ *RIBES NIGRUM* L.× ×*R. PETIOLARE* FISCH.

Б. Б. Янкелевич, А. А. Мелехина, М. А. Эглите

В связи с поисками новых форм в мировом генофонде Ribes L. и с широким вовлечением в селекцию черной смородины дикорастущих видов (*R. dikuscha* Fisch. ex Turcz., *R. procumbens* Pall., *R. pauciflorum* Turcz., *R. petiolare* Fisch.), значительно различающихся по биохимическому составу ягод, проведение биохимических исследований в процессе селекционной работы приобретает особо важное значение как для изучения закономерностей наследования биохимических свойств, так и для создания высоковитаминных сортов. Роль биохимических исследований в селекционном процессе черной смородины возрастает также в связи с задачей создания в ближайшем будущем сортов интенсивного типа.

Работа выполнена в Ботаническом саду АН Латвийской ССР. В 1975—1976 гг. определяли содержание витамина С и Р-активные вещества (антоцианы, лейкоантоцианы, катехины) в ягодах гибридов F_1 и F_2 *R. nigrum*× ×*R. petiolare*.

Для получения гибридов F_1 использованы сорта черной смородины 'Ленинградский великан' и 'Лунная', F_2 получено с использованием гибридной формы № 1663. Поскольку сорта 'Ленинградский великан' и 'Лунная' по витаминности мало отличаются между собой, для анализа полученных данных использован один из них — 'Ленинградский великан'.

Взятые для анализа 37 и 82 растения (по годам) F_1 представляют выборку из 275 гибридов первого поколения, а 80 и 122 растения F_2 — выборку из 1292 гибридов второго поколения.

Содержание витамина С определяли методом, основанным на редуцирующих свойствах аскорбиновой кислоты (реакция Тильманса). К определенному объему кислотной вытяжки ягод добавляли раствор краски Тильманса в количестве большем, чем требуется для окисления витамина С, избыток краски переводили в ксилол и интенсивность окраски ксилола замеряли на ФЭКе [1]. Вещества Р-витаминной активности определяли методами в модификации Л. И. Вигорова [2]. Содержание антоцианов определяли фотоколориметрически, измеряя оптическую плотность кислого водно-спиртового экстракта, содержание лейкоантоцианов — путем превращения их в сильнокислой среде при нагревании в соответствующие антоцианы. Содержание катехинов определяли ванилиновым реактивом.

По нашим данным за ряд лет (1972, 1975, 1976), содержание витамина С в ягодах дикорастущего вида *R. petiolare* почти вдвое ниже, чем в ягодах, использованных в гибридизации сортов и гибридных форм черной смородины: соответственно 103 и 180—209 мг% на сырой вес в 1972 г., 206 и 364—401 мг% в 1975 г., 188 и 323—333 мг% в 1976 г. Если учесть,

Таблица 1

Изменчивость содержания витамина С в ягодах гибридов F_1 и F_2 R. nigrum × R. petiolare и исходных видов

Поколение гибридов, исходные виды	n	$\overline{X}\pm S_{\overline{X}}$ (в мг% на сырой вес)	S, %	Пределы
F_1	37 *	289,1+2,1	4,5	265–309
	80	257,2±2,9	10,2	212–333
F_2	82	283,6+3,7	11,8	211–340
	122	255,5±2,1	8,9	221–340
R. nigrum 1663		401,0		
		323,1		
R. nigrum 'Ленинградский великан'		364,0		
		333,0		
R. petiolare		206,0		
		188,4		

Примечание. Здесь и в последующих таблицах: n — количество гибридов; $\overline{X}$ — среднее потомства; $S_{\overline{X}}$ — ошибка средней; $S\%$ — коэффициент вариации; пределы — максимальное и минимальное значение признака. * В числителе — данные 1975 г., в знаменателе —1976 г.

Таблица 2

Изменчивость по содержанию Р-активных веществ в ягодах гибридов F_1 и F_2 R. nigrum × R. petiolare и исходных видов

Поколение гибридов, исходные виды	n	$\overline{X}\pm S_{\overline{X}}$ (в мг% на сырой вес)	S, %	Пределы
F_1	37 *	2023,0±52,3	15,6	1179–2417
	79	2053,0±34,8	15,1	1447–2941
F_2	76	1287,0±36,3	24,6	778–2060
	114	1763,5±30,8	18,6	1187–2972
R. nigrum 1663		1523,0		
		2315,0		
R. nigrum 'Ленинградский великан'		1822,0		
		2566,0		
R. petiolare		1525,0		
		2341,0		

* В числителе — данные 1975 г., в знаменателе — 1976 г.

что содержание витамина С в ягодах различных форм черной смородины колеблется в пределах от 50—80 до 280—417 мг% [3, 4] и что для условий Прибалтики за низкую и высокую С-витаминность ягод черной смородины приняты соответственно 100 и 300 мг% [5], то взятые нами в скрещиваниях сорта черной смородины следует отнести к высоковитаминным, а *R. petiolare* — средневитаминному (табл. 1).

Содержание в ягодах черной смородины Р-активных соединений, по литературным данным, составляет 1000—2500 мг% на сырой вес [4, 5]. Использованные в гибридизации сорта черной смородины и *R. petiolare* по содержанию Р-активных соединений мало различаются между собой: первые содержат их 1523—2566 мг% на сырой вес, а *R. petiolare* — 1525—2341 мг% (табл. 2). Содержание витаминов в ягодах исследованного нами материала колеблется по годам. В 1975 г. накопилось больше витамина С и меньше Р-активных соединений, чем в 1976 г.

Таблица 3

Распределение гибридов F_1 и F_2 R. nigrum × R. petiolare по содержанию в ягодах витамина С (1976 г.)

Поколение гибридов, исходные виды	n	Количество растений с содержанием витамина С (в мг% на сырой вес), %			
		200	200—250	250—300	300—350
F_1	80	–	48,75	42,50	8,75
F_2	122	–	50,82	45,90	3,27
R. nigrum 1663	–	–	–	–	100,00
R. nigrum 'Ленинградский великан'		–	–	–	100,0
R. petiolare		100,00	–	–	–

Таблица 4

Распределение гибридов F_1 и F_2 R. nigrum × R. petiolare по содержанию в ягодах Р-активных веществ (1976 г.)

Поколение гибридов, исходные виды	n	Количество растений с содержанием Р-активных веществ (в мг% на сырой вес), %							
		1000	1000—1300	1300—1600	1600—1900	1900—2200	2200—2500	2500—2800	>2800
F_1	79	–	–	7,59	25,32	34,18	25,31	6,33	1,27
F_2	114	–	7,01	23,68	38,60	22,80	6,15	0,88	0,88
R. nigrum 1663	–	–	–	–	–	–	100,00	–	–
R. nigrum 'Ленинградский великан'	–	–	–	–	–	–		100,00	–
R. petiolare	–	–	–	–	–	–	100,00	–	–

Средний показатель родительских видов по содержанию в ягодах витамина С составил в 1975 г. 285—304 мг% на сырой вес и в 1976 г.— 256—265 мг%.

Сравнивая эти показатели с данными табл. 1, видим, что они находятся на уровне средних показателей гибридных популяций F_1 и F_2, что свидетельствует о промежуточном характере наследования этого признака.

Признак С-витаминности ягод в гибридных популяциях варьирует слабо, о чем можно судить по сравнительно низким коэффициентам вариации и небольшой разнице между крайними проявлениями признака. Амплитуда изменчивости в F_1 и F_2, равная соответственно 44—121 и 119—129 мг%, уступает разнице между исходными родительскими видами (145—158 и 135—195 мг%).

Распределение потомства по содержанию витамина С (табл. 3) показывает, что формы гибридных популяций F_1 и F_2 укладываются в рамки исходных видов. Частота выщепления высоковитаминных форм (300—350 мг%) составляет 3,27% в F_2 и 8,75% в F_1. Интерес для отбора представляет также большая группа гибридов (42,5% в F_1 и 45,9% в F_2) с содержанием витамина С, равным 250—300 мг%.

По содержанию в ягодах Р-активных соединений исходные родительские виды мало различаются между собой (см. табл. 4). Несколько более высокой Р-активностью ягод, по сравнению с дикорастущим видом *R. petiolare*, характеризуется сорт Ленинградский великан.

Данные 1975 г. по F_1 следует считать завышенными, так как ягоды для анализа были взяты более зрелыми, чем во всех других случаях.

В остальных случаях средние показатели гибридной популяции F_2 (2053 мг%) и гибридной популяции F_2 (1287 и 1764 мг%) уступают не только средним показателям родительских видов (соответственно 2454 и 1524—2328 мг%), но и среднему показателю Р-активности худшего родителя. Эти данные говорят о преобладании в гибридных популяциях F_1 и F_2 более низкого, чем у родителей, содержания Р-активных соединений. Об этом свидетельствует также сильный сдвиг этого признака у потомства влево от исходных видов (табл. 4).

Р-активность ягод варьирует больше, чем С-витаминность, при этом в F_2 изменчивость Р-активности усиливается по сравнению с F_1 (см. табл. 3). Разница между исходными видами по содержанию Р-активных соединений составила 225—297 и 2—26 мг%, в то время как разница между крайними значениями признака в популяции F_1 составила 1238—1494, а в F_2 — 1282—1785 мг%.

Распределение потомства по содержанию Р-активных соединений (см. табл. 4) свидетельствует о трансгрессивном расщеплении по данному признаку в обоих поколениях, при этом частота отрицательных трансгрессий значительно выше (67,09% в F_1 и 92,09% в F_2), чем положительных (соответственно 1,27 и 0,88%). Отбор форм с Р-активностью на уровне родительских форм и выше ограничен, особенно в F_2.

ВЫВОДЫ

При скрещивании сортов *R. nigrum* ('Ленинградский великан', 'Лунная', гибридной формы № 1663) с высоким содержанием витамина С (300—400 мг%) со средневитаминным дикорастущим видом *R. petiolare* наследование признака С-витаминности ягод промежуточное. Среднее содержание витамина С в ягодах гибридных популяций F_1 и F_2 находится на уровне среднего показателя исходных родительских форм.

Частота выщепления форм с высоким содержанием витамина С (300 мг% на сырой вес) в F_1 равна 8,75%, в F_2 — 3, 27%. Соответственно 42,50 и 45,9% гибридов содержат в ягодах 250—300 мг% витамина С.

Содержание в ягодах Р-активных соединений наследуется по типу сверхдоминирования низкой Р-активности. Среднее содержание Р-активных соединений у гибридных популяций F_1 и F_2 ниже среднего показателя Р-активности худшего родителя.

Частота отрицательных трансгрессий по Р-активности (67% в F_1 и 92% в F_2) сильно превосходит частоту положительных (соответственно 1,27 и 0,9%).

Отбор форм с Р-активностью ягод на уровне исходных форм и выше более перспективен в F_1 (32,9% гибридов), чем в F_2 (7,9%).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Франчук Е. П., Манаенкова Н. И., Куликова Л. Г.* Фотоколориметрическое определение аскорбиновой кислоты в окрашенных вытяжках.— Труды IV Всес. семинара по биологически активным (лечебным) веществам плодов и ягод. Мичуринск: ВНИИС им. И. В. Мичурина, 1972, с. 527.
2. *Вигоров Л. И.* Определение полифенолов.— Труды III Всес. семинара по биологически активным веществам плодов и ягод. Свердловск: Уральск. лесотехнический ин-т, 1968, с. 484.
3. *Степанова Е. М.* Черная смородина — витаминная культура. М.: Пищепромиздат, 1950.
4. *Франчук Е. П.* К методике оценки ягод черной смородины по химическому составу.— В кн.: Культура черной смородины в СССР. М.: Научн.-исслед. зональный ин-т садоводства нечерноземной полосы, 1972, с. 331.
5. *Вигоров Л. И.* Биологически активные вещества ягод черной смородины и селекция на улучшенный вкус и состав.— В кн.: Культура черной смородины в СССР. М.: Научн.-исслед. зональный ин-т садоводства нечерноземной полосы, 1972, с. 1

Ботанический сад
АН Латвийской ССР
Саласпилс

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА В МИТОТИЧЕСКИХ ЦИКЛАХ И КОНЕЧНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КЛЕТОК РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ

Е. В. Ивановская

Установлено, что онтогенез тканей, органов и всего организма осуществляется с помощью ферментов, основой которых являются белки, и регуляторных соединений, также белковой природы. Следовательно, набор белков в клетке определяет характер развития и дифференцировки клетки. Как известно, локализация деятельности этих ферментов [1] происходит при участии мембранных систем клетки.

Генотип (в смысле строения ДНК, т. е. набора генов, но не степени их повторности) в разных клетках покрытосеменного растения один и тот же, однако при развитии организма формируются разные ткани. Установлено, что хотя каждая клетка организма содержит полный набор генов (об этом говорит тотипотентность растительных клеток), однако в одних клетках работают одни гены, в других клетках — другие, т. е. наблюдается дифференциальная активность генов.

С помощью методов цитологического и цитоэмбриологического анализов мы исследовали дифференциацию клеток и тканей у пшеницы *T. durum* и *T. aestivum* L. ('Лютесценс-62') и в F_1 ее отдаленных гибридов с пыреем и элимусом, полученных в работах по отдаленной гибридизации, возглавляемых академиком Н. В. Циципым. Работа выполнялась в 1972—1977 гг. на кафедре генетики Московского государственного университета под общим руководством заведующего кафедрой проф. В. Н. Столетова.

Впервые вопрос о различиях сестринских клеток растительных тканей рассматривался рядом авторов на классическом примере — при формировании вегетативного и генеративного ядер (или клеток) в пыльцевом зерне [2, 3]. Было предложено называть первый митоз в пыльцевом зерне дифференцирующим, так как судьба дочерних клеток (ядер) оказывается различной. Термин дифференцирующего деления удобно распространить на все типы деления, в результате которых сестринские клетки имеют различную судьбу [4, 5]. Исследования делений (дающих разно развивающиеся клетки), проведенные на зоологических объектах (например, на яйцах земноводных), показали неравнозначность частей яйца в отношении морфогенетических потенций. При определенном направлении перетяжки вторая половина яйца не развивается. Подобные опыты дали основание составить схему распределения морфогенетически значимых веществ [5] в оплодотворенном яйце, т. е. схему поляризации морфогенетически значимых веществ в протопласте. Дочерние ядра попадают в различные участки протопласта, которые индуцируют в разных ядрах работу различных групп генов, а следовательно, и иное развитие этих клеток.

Проведенные нами наблюдения показали, что можно выделить две принципиально различающиеся фазы дифференцировки клеток: 1) ранняя дифференцировка, осуществляющаяся в процессе митотических циклов (в автосинтетической интерфазе); 2) конечная дифференцировка (КД), осуществляющаяся клеткой, вышедшей из митотических циклов в G_1 или в G_2.

Полученные данные показали, что клетка, имея уже совершенно определенные характеристики, отличающие ее от соседних клеток, делится, сохраняя свой профиль дифференциации, который она передает двум дочерним клеткам. Эти деления наблюдаются при размножении клеток ткани, когда судьба исходных клеток (или ядер) определена. В этом типе митозов клетки после деления воспроизводят одну и ту же программу развития. Поэтому такое деление мы называем воспроизводящим [4]. Его схема и примеры даны на рис. 1, *А* и рис. 2.

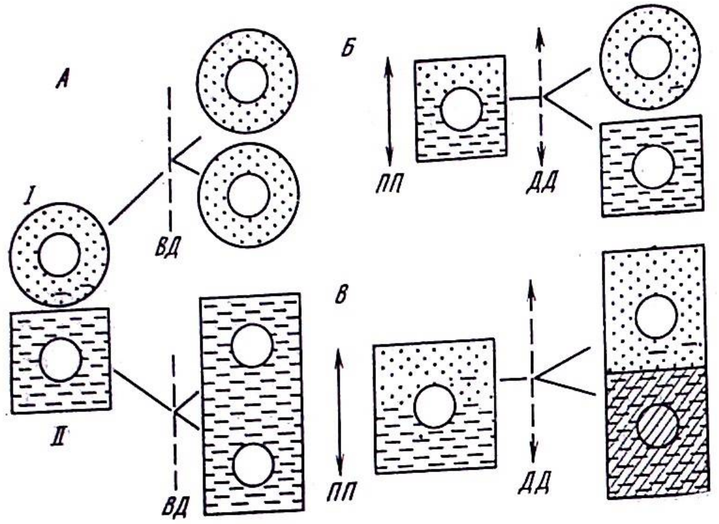


Рис. 1. Схемы делений

А — схемы воспроизводящих делений (*ВД*),
I — с цитокинезом;
II — без цитокинеза;
схема дифференцирующего деления:
Б — I типа (деление—развитие),
В — II типа («деление—лизис»);
ПП — поляризация протопласта исходной клетки;
ДД — дифференцирующее деление

Проведенные нами цитологические исследования дифференцирующих делений показали, что они могут быть двух типов: I тип — «деление—развитие», когда обе сестринские клетки испытывают развитие в плане разных программ. Этот тип появляется при возникновении нового типа дифференцировки. Схема поляризации протопласта, необходимо предшествующей дифференцирующему делению, и схема дифференцирующего деления I типа даны на рис. 1, *Б*. Первое деление яйцеклетки (зиготы) протекает как дифференцирующее (так как судьба «са» и «св» различна). Поляр-ность яйцеклетки, установленная давно [5—9], реализуется в различии клеток двуклеточного зародыша. Появление клеток с новыми характеристиками наблюдается при закладке любых примордиев, в процессе бластомеризации зародыша и др.

II тип дифференцирующего деления обозначается как тип «деление—лизис» — обе сестринские клетки (ядра) также имеют разную судьбу, но при этом одна из сестринских клеток (ядер) приводится к лизису. Лизис ограничен клеткой (или ядром), что говорит об эндогенном происхождении лизиса (см. рис. 1, *В*). Сюда можно отнести лизисы трех макроспор или лизисы ядер в зародышевых мешках разных типов (Polygonum-, Oenothera- и Allium-типов).

Представляет интерес, что генотипически обусловленный лизис ядер или лизис макроспор наблюдается в халазальном конце зародышевого мешка, т. е. именно в конце, обращенном к зоне поступления питания. Специфичность такого лизиса подтверждается данными М. А. Плиско [8], которая сообщает, что электронно-микроскопическая картина лизиса трех дегенерирующих макроспор отличается от картины лизиса при старении ткани.

Из клеточных структур, которые могли бы быть ответственны за создание поляризации протопласта, прежде всего следует назвать эндоплазматическую сеть и другие производные ядерной оболочки. Эндоплазматическая сеть рассматривается как структура, возникшая из ядерной оболочки, т. е. как выросты ядерной оболочки. По К. Портеру [1], размещение внутриклеточных структур может определяться эндоплазматической сетью. Характер эндоплазматической сети соответствует морфогенетической дифференцировке, он повторяется строго закономерно и постоянен для данного вида ткани настолько, что по электронно-микроскопическим картинам эндоплазматической сети можно узнать, какой ткани принадлежит клетка.

Можно предположить, что при участии эндоплазматической сети, которая, по Портеру, после каждого деления создается вновь, в интерфазе у полюсов подготавливающихся делений возникают различные условия. В эти различающиеся районы приходят генетически идентичные сестринские ядра, в которых начинают работать в одном ядре одни, в другом ядре

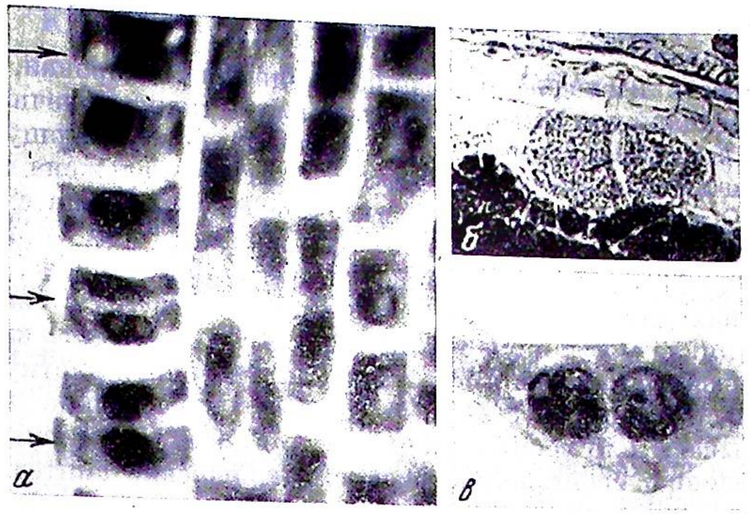


Рис. 2. Клетки, полученные в результате воспроизводящих делений

а — клетки, дающие центральный сердцевинный сосуд в зародышевом корешке пшеницы (только что разделившиеся клетки отмечены стрелками); *б* — клетки алейронового слоя; *в* — клетка тапетума в пыльнике пшеницы

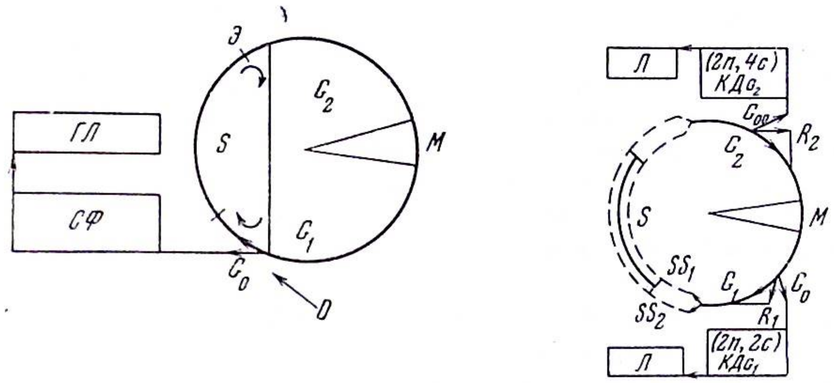


Рис. 3. Схема конечной дифференцировки антипод

Отграниченный сектор клеточного цикла (*Э*) изображает эндомитотическую редупликацию хромонем хромосом антипод. *М* — митоз; G_1, *S* и G_2 — интерфаза; G_0 и G_{00} — фазы «принятия решения»; *О* — оплодотворение; *СФ* — специфическое функционирование; *ГЛ* — генотипический лизис

Рис. 4. Схема клеточного цикла, учитывающая дифференцировку делящихся клеток и конечную дифференцировку, приводящую к переходу клетки в гетеросинтетическую интерфазу

М — митоз; G_1, *S* и G_2 — интерфаза (*S* — период синтеза ДНК); G_0 и G_{00} — фазы «принятия решения»; R_1 и R_2 — фазы «отдыха»; $КДс_1$ и $КДс_2$ — конечная дифференцировка в G_1 и в G_2; *2п* — число хромосом; *2с* и *4с* — принятое условное обозначение количества ДНК; *Л* — лизис; SS_1 — синтезы, обеспечивающие протекание воспроизводящего деления; SS_2 — синтезы, обеспечивающие протекание данного дифференцирующего деления (прерывистые линии)

другие гены. Следовательно, главным моментом в интерфазе является создание различий в зоне полюсов подготавливающихся делений, а для самого процесса митоза (или мейоза) — перемещение сестринских ядер в эти различающиеся зоны.

В процессе онтогенеза клетка выходит из митотических циклов в фазе G_1 или в G_2 и переходит в гетеросинтетическую интерфазу, связанную со специфическим функционированием зрелой клетки, с подготовкой ее к специфическим синтезам. Наступает вторая фаза дифференцировки клетки, называемая конечной дифференцировкой. Для некоторых тканей период конечной дифференцировки характеризуется эндомитозом, приводящим к полиплоидии, иногда в форме возникновения политенных хромосом. К таким тканям относятся антиподы. На рис. 3 показана дифференциров-

ка антипод в процессе митотических циклов и также схема их конечной дифференцировки.

В результате исследования вопросов дифференцировки, связанной с интерфазным периодом митотического цикла, а также конечной дифференцировки мы составили схему клеточного цикла, показывающую отношения между этими типами дифференцировок. В основу положена схема клеточного цикла, предложенная О. И. Епифановой [10]. Наша схема (рис. 4) предусматривает: а) прохождение всеми клетками фаз «принятия решения» G_0 и G_{00}; б) клетки, находящиеся во временном покое, временно неделящиеся, находятся в состоянии «отдыха» — R_1 и R_2; в) выходы из митотического цикла могут осуществляться в G_0 (и приводить клету в $КД_{G_1}$ — конечная дифференцировка в G_1) и в G_2 (и приводить клетку в $КД_{G_2}$ — конечная дифференцировка в G_2); г) клетки, проходящие митотический цикл, испытывают или воспроизводящее, или дифференцирующее деление. Каждому делению свойственны свои специфические синтезы (SS). Так как время протекания этих синтезов неизвестно, они изображены пунктирными линиями, захватывающими фазы G_1, S и G_2.

Следовательно, можно считать, что в автосинтетической интерфазе существуют по крайней мере два типа синтеза: постоянные синтезы, обеспечивающие репродукцию всех элементов клетки и возникновение двух клеток из одной, а также переменные синтезы (SS_1 или SS_2), необходимые для осуществления совершенно определенного воспроизводящего деления (SS_1) или совершенно определенного дифференцирующего деления (SS_2). Эти синтезы должны определять поведение дочерних ядер и их морфогенетический профиль.

Таким образом, клетки в онтогенезе проходят первую фазу дифференцировки в митотических циклах в период автосинтетических интерфаз. Первая фаза дифференцировки осуществляется определенным чередованием дифференцирующих и воспроизводящих делений. Вторая фаза дифференцировки — конечная дифференцировка — осуществляется в период гетеросинтетической интерфазы.

Видовая специфичность цитоплазматической поляризации и дифференцирующих делений говорит о генном контроле над морфогенетическим поведением протопластов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Портер К.* Основное вещество цитоплазмы по данным электронной микроскопии.— В кн.: Функциональная морфология клетки. М.: ИЛ, 1963, с. 86.
2. *Bünning E.* Polarität und inaquale Teilung des pflanzlichen Protoplasten.— Protoplasmatologia, 1958, Bd. 9a, S. 200.
3. *Герасимова-Навашина Е. Н.* Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных.— Труды Ботан. ин-та АН СССР, 1951, сер. 7, вып. 2, с. 294.
4. *Ивановская Е. В.* Дифференцировка тканей и клеточные деления.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1975, № 2, с. 237.
5. *Равен Х.* Оогенез. М.: Мир, 1964,
6. *Soueges R.* Embryogenie des Graminées, développement de l'embryon chez le Poa annua L.— C. r. Acad. sci., 1924, N 178, p. 409.
7. *Поддубная-Арнольди В. А.* Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964.
8. *Плиско М. А.* Электронно-микроскопическое исследование особенностей мегагаметогенеза у *Calendula officinalis* L.— Бот. журн., 1971, т. 56, № 5, с. 582.
9. *Банникова В. П., Хведынич О. А.* Ранняя дифференциация ядер в зародышевых мешках Nicotiana.— Цитология и генетика, 1969, т. 3, № 3, с. 195.
10. *Епифанова О. И.* О периодах митотического цикла и этапах повышенной чувствительности к воздействиям.— Цитология, 1967, т. 9, № 9, с. 5.

Московский
государственный университет
им. М. В. Ломоносова

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ КИПАРИСА ЛУЗИТАНСКОГО

Б. Т. Тодуа

К роду Cupressus относится до 14 видов [1], из которых лишь у четырех установлено соматическое число хромосом [2]. Необходимость продолжения кариологического изучения кипарисовых отмечалась ранее [3, 4].

Кариология кипариса лузитанского (*Cupressus lusitanica* Mill.) изучалась на временных препаратах, приготовленных из меристемы корешков, давленных в ацетокармине после предварительной обработки колхицином [5]. Четкие метафазные пластинки фотографировали в иммерсионной системе микроскопа МБИ-3 и БИОЛАМ-70 с микрофотонасадкой МФН-3. Всего было проанализировано 60 метафаз с индексом спирализации хромосом в интервале l^s=65—67%. Чтобы учесть ошибку, привнесенную рисованием и измерением, одну и ту же хромосому зарисовывали и измеряли 10 раз и при этом определяли: а) длину короткого (s) и длинного (l) плеча хромосомы и ее абсолютную длину (L^a); б) относительную длину хромосом (L^r); в) центромерный (l^c) и плечевой (l^b) идексы; г) среднюю хромосому кариотипа. Полученные количественные данные обработаны на вычислительной машине с применением некоторых методов вариационной статистики. В отобранных пластинках коэффициент вариации длины хромосом не превышал 2%. Результаты вычислений представлены в таблице. В дальнейшем была построена поликариограмма (рис. 1). На основании морфологического, параметрического и кариограммного анализов хромосом составлена идиограмма хромосомного набора кипариса лузитанского (рис. 1). Она справедлива только для кариотипов с индексом спирализации хромосом, использованных в настоящем исследовании. В кариотипе кипариса лузитанского (рис. 2) объединяются 11 пар метацентрических хромосом ($2n$=22) [1].

Параметры гаплоидного набора хромосом кипариса лузитанского

Хромосомы	s, мкм	l, мкм	L^a, мкм	L^r, %	l^c, %	l^b
1	3,68	4,60	8,28±0,10	5,6±0,02	44±0,10	1,2
2—3	3,68	3,68	7,36±0,10	5,0±0,02	50±0,11	1,0
4	2,76	4,60	7,36±0,09	5,0±0,02	37±0,08	1,7
5—8	2,76	3,68	6,44±0,09	4,4±0,01	42±0,09	1,4
9	2,76	3,22	5,98±0,08	4,0±0,01	46±0,10	1,2
10	2,76	2,76	5,52±0,08	3,8±0,01	50±0,13	1,0
11	2,30	3,22	5,52±0,07	3,8±0,01	42±0,11	1,4

Первая пара хромосом самая длинная и выделяется как индивидуальная пара гомологов. Вторая и третья пары по размеру составляют одну хромосомную группу, но у хромосом третьей пары имеется вторичная перетяжка. Для характеристики хромосом, обладающих вторичными перетяжками, использовали индекс SC — процентное отношение расстояния от центромеры до перетяжки к общей длине данного плеча [6]. Для третьей пары хромосом SC равно 50%. Вторичная перетяжка выявляется также у четвертой пары гомологов, где SC равно 20%. При визуальном наблюдении эта пара хромосом воспринимается как одна субметацентрическая хромосома. Однако длина большего плеча превосходила длину меньшего в 1,7 раза. Пятая, шестая, седьмая и восьмая пары составляют одну, го-

[1] Это число хромосом впервые определено Camara A. в 1946 г. (цит. по: [2]).

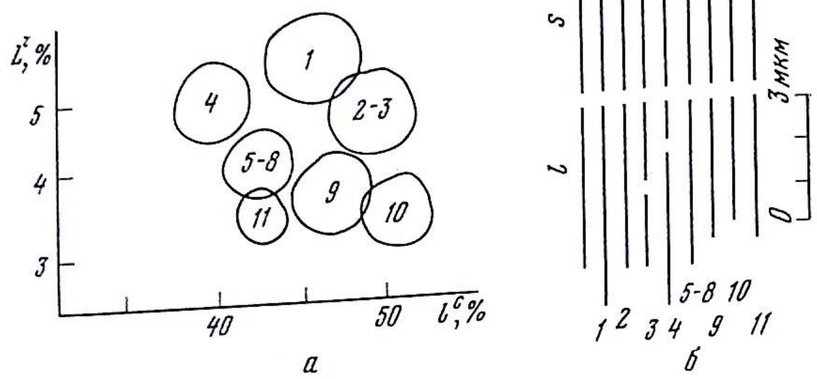


Рис. 1. Поликариограмма кипариса лузитанского (*а*) и идиограмма гаплоидного хромосомного набора (*б*)

Крайняя слева в идиограмме — средняя хромосома кариотипа; *Lr* — относительная длина хромосом; *l* — длинное плечо; *s* — короткое плечо; 1—11 — номера пар хромосом

Рис. 2. Кариотип кипариса лузитанского. Увел. 900

меоморфную группу хромосом, параметры которых совпадают, и на идиограмме и на кариограмме занимают одно определенное место. Девятая — одиннадцатая хромосомные пары имели разные значения центромерного и плечевого индекса. Десятая и одиннадцатая пары хромосом короче всех остальных. Десятая пара хромосом отличается от девятой и одиннадцатой пар более медианным расположением центромер.

Средняя длина диплоидного набора хромосом кипариса лузитанского составила 146,28±4 мкм; длина средней хромосомы кариотипа — 6,65± ±0,02 мкм (s=2,97 мкм, l=3,68 мкм). Длина каждой хромосомы гаплоидного набора (в % от средней хромосомы кариотипа) следующая: I — 124, II—IV—110, V—VIII—97, IX—XI—83. Число плеч равно 42. Из них по 16 плеч имеют длину 2,76 и 3,68 мкм соответственно, по 4 плеча — 4,60 и 3, 22 мкм и длина плеча последней пары — 2,30 мкм. Процент общей суммы длины коротких плеч от общей длины хромосом [7] — TF — равен 44%.

При исследовании встречалось 3—4% кариотипов, отличающихся от описанного морфологически и паратипически. Наиболее часто варьировала локализация вторичной перетяжки. Такие изменения кариотипа, по-видимому, являются одной из причин большого спектра внутривидовой изменчивости кипариса лузитанского. Однако у морфологически хорошо обособленных форм изменения кариотипа не всегда можно было обнаружить под световым микроскопом.

ВЫВОДЫ

Кариотип кипариса лузитанского содержит 22 метацентрические хромосомы; фенотипическое многообразие кипариса лузитанского, наряду с другими причинами, обусловливается структурными изменениями кариотипа; некоторые морфологически хорошо различающиеся формы кипариса лузитанского имели эквикариотипы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Флора Европейской части СССР, т. 1. Л.: Наука, 1974.
2. *Darlington C. D., Wylie A. P.* Chromosome atlas of flowering plants. London, 1950.
3. *Khoshoo T. N.* Chromosome numbers in Gymnosperms.— Silvae genet., 1961, v. 10, N 1, p. 26.
4. *Mehra P. N.* Cytology and breeding of conifers.— Proc. V World Forestry Congr., 1960, v. 2, p. 18.
5. *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974.
6. *Pederik L. A.* The structure and identification of chromosomes of Pinus radiata D. Don.— Silvae genet., 1967, v. 16, N 2, p. 69.
7. *B. M. and A. Löve.* Chromosomes of rocky mountain Ranunculus.— Caryologia. 1970, v. 23, N 4, p. 475.

Абхазская
научно-исследовательская
лесная опытная станция
Тбилисского института леса
Очамчира

ИССЛЕДОВАНИЕ ЖЕНСКОЙ РЕПРОДУКТИВНОЙ СФЕРЫ ЛАПИНЫ КРЫЛОПЛОДНОЙ

С. О. Гусейнова

Эмбриология представителей древнего семейства ореховых (Juglandaceae), в том числе и рода Pterocarya, изучена сравнительно мало. Среди работ по эмбриологии ореховых только в двух [1, 2] имеются данные о развитии семяпочки и полиэмбрионии у лапины ясенелистной. Большинство работ посвящено эмбриологии представителей родов Juglans и Carya, у которых описано развитие семяпочки и зародышего мешка, оплодотворение, эмбриогенез и развитие семени [3—13], а также явление апомиксиса, в основном у *J. regia* и *J. nigra* ([14—17] и др.).

Изучение реликтов может дать ценный материал для выяснения некоторых вопросов эволюции покрытосеменных растений, поэтому мы исследовали цитоэмбриологические особенности лапины крылоплодной, которую А. А. Гроссгейм [18] относил к типичным реликтам — деградантам третичной флоры Кавказа.

Микроспорогенез лапины крылоплодной описан нами ранее [19]. Наблюдения, сбор и фиксация материала, а также полевые опыты с целью диагностики апомиксиса у лапины крылоплодной проводили в Закатальском районе Азербайджанской ССР на дикорастущих деревьях 20—30-летнего возраста. Схема полевых опытов следующая: 1) свободное опыление; 2) опыление пыльцой того же вида; 3) опыление смесью чужеродной пыльцы; 4) изоляция соцветий без опыления. Однополость соцветий лапины исключала необходимость кастрации цветков. Соцветия изолировали мешочками из бумажной кальки. В каждом варианте опыта участвовало по

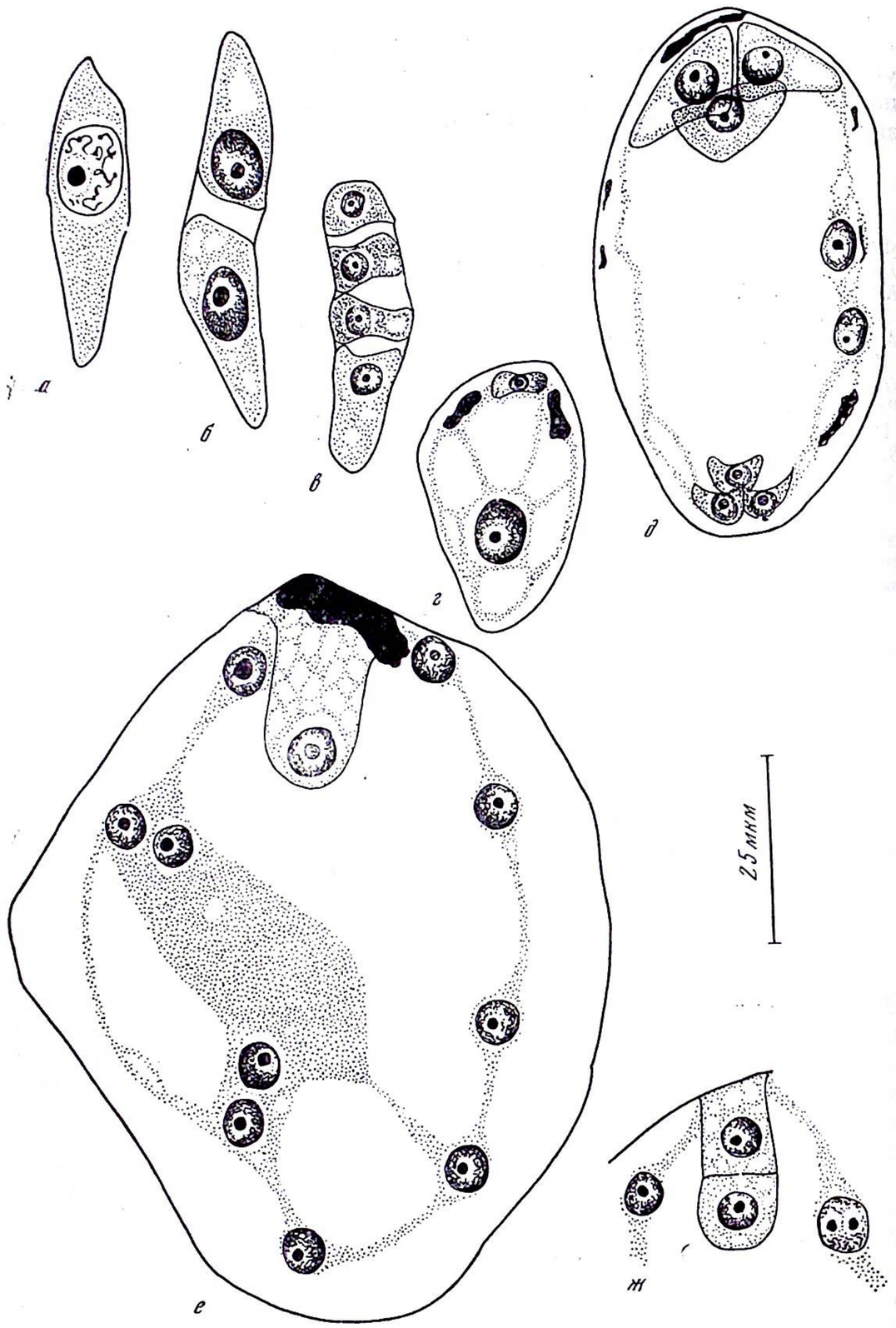


Рис. 1. Макроспорогенез и развитие женского гаметофита лапины крылоплодной

а — археспориальная клетка; *б* — диада макроспор; *в* — тетрада макроспор; *г* — одноядерный зародышевый мешок с остатками тетрады; *д* — восьмиклеточный зародышевый мешок; *е* — зигота и ядерный эндосперм; *ж* — двухклеточный зародыш и ядерный эндосперм

500—600 цветков. С момента закладки опыта материал фиксировали ежедневно по всем четырем вариантам в течение двух недель и раз в неделю до созревания семян. Учет урожая проводили в августе.

Фиксации производили в основном жидкостью Карнуа с последующим обезвоживанием и парафинированием согласно общепринятой методике

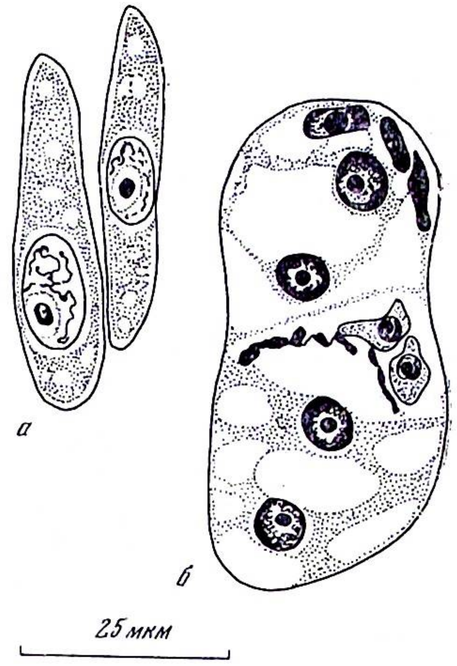


Рис. 2. Отклонения в формировании женского гаметофита лапины крылоплодной

а — две археспориальные клетки в одной семяпочке; *б* — два двухъядерных зародышевых мешка в одном нуцеллусе, над обоими зародышевыми мешками видны остатки дегенерирующих макроспор

цитоэмбриологического исследования. Толщина микротомных срезов 8—16 мкм. Следует отметить, что клетки эмбриональных тканей лапины крылоплодной плохо обрабатываются раствором Шиффа и не дают реакции Фельгена, поэтому препараты окрашивали железным гематоксилином по Гайденгайну. Препараты исследовали на микроскопе МБИ-3, рисунки выполняли при помощи рисовального аппарата РА-4.

Женские соцветия лапины крылоплодной, как и мужские, закладываются летом в год, предшествующий цветению, и зимуют в зачаточном состоянии. Дальнейшее развитие их продолжается весной. Цветение наступает в марте — апреле, почти одновременно с пылением мужских соцветий — сережек.

Подробное морфологическое описание перезимовавшего пестичного цветка, а также последовательность заложения его частей приводятся в работе И. А. Ильинской [20]. В перезимовавшем бутоне наружные части цветка полностью сформированы — имеются кроющий лист, два прицветника, четыре доли околоцветника. С конца зимы и весной развиваются внутренние части цветка. За это время длина соцветия достигает 10—15 см, а число цветков в одной сережке — 60—70. Столбик имеет два крупных рыхлых рыльца розовато-красного цвета. Одногнездная завязь состоит из двух плодолистиков. Семяпочка единственная, атропная, с одним интегументом. Нуцеллус хорошо развит. Зародышевый мешок маленький и глубоко погружен в нуцеллус. Малые размеры семяпочки и зародышевого мешка у ореховых сильно затрудняют их исследование, что отмечал еще С. Г. Навашин, исследовавший женский цветок ореха грецкого и ореха черного.

Археспориальная клетка удлиненная (рис. 1, *а*) и выделяется среди других клеток нуцеллуса своим крупным ядром. Иногда в одном нуцеллусе можно видеть две археспориальные клетки, расположенные параллельно друг другу (рис. 2, *а*). Иногда одна из них окрашивается гематоксилином более интенсивно, чем вторая. Над археспориальной клеткой в микропилярной части нуцеллуса насчитывается до десяти слоев клеток.

Макроспорогенез у лапины протекает по Polygonum-типу (см. рис. 1, *б* — *г*), образуется линейная тетрада мегаспор, из которых три верхние клетки дегенерируют, а из нижней (халазальной) развивается женский гаметофит.

Иногда в нуцеллусе наблюдается два зародышевых мешка, развивающихся из разных археспориальных клеток, доказательством чего служат

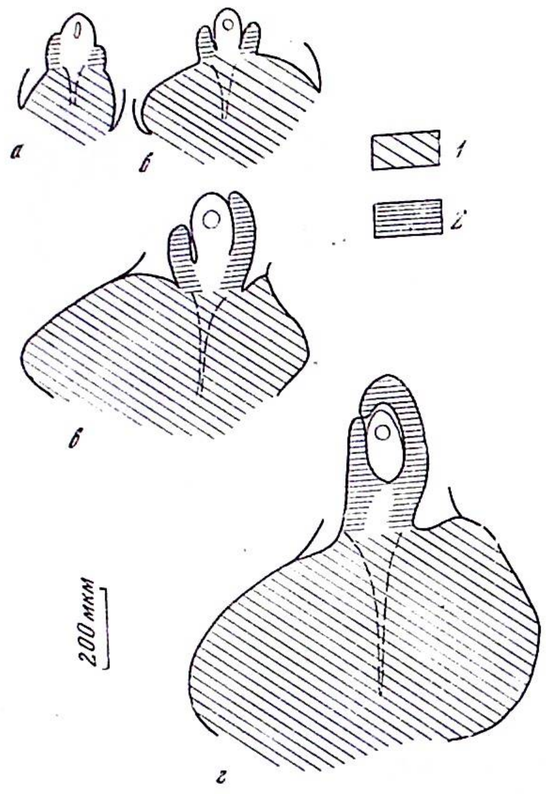


Рис. 3. Развитие интегумента семяпочки и крыловидных выростов в женском цветке лапины крылоплодной

а — семяпочка на стадии археспория; *б* — семяпочка со зрелым зародышевым мешком; *в* — семяпочка после оплодотворения; *г* — стадия зиготы и 8—10-ядерного эндосперма; *1* — крыловидные выросты; *2* — интегумент

остатки дегенерирующих клеток тетрады макроспор над каждым из зародышевых мешков (см. рис. 2, *б*). Вакуолизация в двух- и четырехъядерных зародышевых мешках центральная, типичная для этих стадий.

Зрелый зародышевый мешок лапины крылоплодный восьмиклеточный. Яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и двух коротеньких синергид. Синергиды имеют апикальную вакуоль, которая на более поздней стадии развития перемещается в базальную часть. Антиподы в числе трех, рано дегенерируют.

Полярные ядра сближаются до оплодотворения и располагаются в цитоплазменном тяже, часто смещенном в боковую часть зародышевого мешка (см. рис. 1, *д*). Сливаясь перед оплодотворением, полярные ядра образуют крупное центральное ядро зародышевого мешка, лежащее вблизи от яйцеклетки.

Мы часто видели пыльцевые трубки на рыльце женских цветков лапины крылоплодной, а также наблюдали косвенные признаки того, что оплодотворение произошло, однако непосредственно процесс оплодотворения наблюдать не удалось. Вероятно, что оно наступает через 5—7 дней после опыления.

Оплодотворенная яйцеклетка имеет крупное ядро с ядрышком и множество мелких вакуолей. Синергида, через которую прошла пыльцевая трубка, дегенерирует очень рано, остатки же другой синергиды наблюдаются даже в начальных стадиях развития эндосперма.

Зигота проходит период подготовки к делению, оболочка ее утолщается. За это время первичное ядро эндосперма успевает поделиться несколько раз, образуется 8—10 и более свободных ядер эндосперма. При первом делении поперечная перегородка делит зиготу на две почти равные клетки (см. рис. 1, *ж*). Двуклеточная стадия зародыша наблюдается при 15—16-ядерном эндосперме.

Следует особо остановиться на развитии интегумента семяпочки. Закладывается он рано — одновременно с археспориальной клеткой (рис. 3, *а*), но дальнейшее его развитие протекает очень медленно.

Так, к моменту созревания зародышевого мешка (см. рис. 2, *б*) края интегумента едва достигают середины семяпочки, а иногда 1/3 ее длины.

Таким образом, до оплодотворения зародышевого мешка нуцеллус почти голый и сформированного микропиле нет. После оплодотворения интегумент развивается более интенсивно. Края его несколько поднимаются, одевая нуцеллус приблизительно на 2/3 высоты. С этого момента начинается активный рост клеток интегумента. Иногда он наблюдается только с одной стороны (см. рис. 3, *г*). В этом случае края интегумента смыкаются не у вершины нуцеллуса, а несколько сбоку.

Крыловидные выросты, типичные для семяпочек ореховых, неоднократно были предметом обсуждения. У лапины крылоплодной они возникают на ранней стадии развития семяпочки (почти одновременно с интегументом) и, постепенно развиваясь, заполняют почти всю полость завязи. С. Г. Навашин и Финн [5], Бенсон и Уэлсфорд [8], а также Киршоу [21] рассматривают крыловидные выросты ореховых как сильно разросшуюся

Плодоношение лапины крылоплодной в разных условиях опыления
(Закаталы, АзССР, 1969 г.)

Вариант опыта	Всего цветков	Образовалось завязей	Завязалось семян, %
Свободное опыление	465	250	53,76
Искусственное опыление пыльцой того же вида (с последующей изоляцией)	485	450	92,78
Опыление смесью чужеродной пыльцы (яблони+груши+лимонника) с последующей изоляцией	483	24	4,93
Изоляция соцветий без опыления	594	12	2,02

ткань, выполняющую роль обтуратора — проводника пыльцевых трубок в зародышевый мешок. Карстен [6] и Шандерль [16] считают крыловидные выросты модифицированным наружным интегументом. К этой же мысли склоняется и И. А. Ильинская [20], справедливо указывая, что для окончательного решения этого вопроса требуется специальное исследование морфогенеза пестичных цветков всех видов Juglandaceae.

В целях выяснения возможности апомиксиса у лапины крылоплодной, а также для сравнения урожая семян при принудительном и естественном опылениях своей пыльцой были проведены опыты, результаты которых показаны в таблице. В каждом варианте было взято по десять соцветий.

Семена завязались во всех четырех вариантах, в том числе и без опыления. Это дает основание предположить, что лапина крылоплодная, наряду с половым способом размножения, имеет и некоторую склонность к апомиксису. При индуцировании чужеродной пыльцой апомиксис у лапины проявляется сильнее. Высокий процент семян, завязавшихся при искусственном опылении пыльцой того же вида, указывает на то, что лапина крылоплодная хороший самоопылитель.

Таким образом, исследование женских цветков лапины крылоплодной, ранее в эмбриологическом отношении не изученной, выявило следующее.

Семяпочка единственная, атропная, однопокровная. Женский гаметофит восьмиядерный, Polygonum-типа. Между опылением и оплодотворением проходит около 7 дней. Первое деление зиготы наблюдается, когда в полости зародышевого мешка разовьется около 10—16 ядер эндосперма. Ко времени оплодотворения интегумент покрывает семяпочку всего до половины ее длины, настоящее микропиле отсутствует. После оплодотворения начинается усиленный односторонний рост интегумента, края которого смыкаются сбоку нуцеллуса и постепенно срастаются наглухо.

Наличие прогрессивных признаков в репродуктивной сфере лапины крылоплодной так же, как и склонность к апомиксису, вероятно, можно

рассматривать как новообразования, возникшие в процессе адаптации этого вида к изменившимся условиям существования, в связи с чем вряд ли правильно относить его к реликтам-деградантам.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Boesewinkel F. D., Bouman F.* Integument in Juglans and Pterocarya.— Acta bot. neer., 1967, v. 16, N 3, p. 8.
2. *Bouman F., Boesewinkel F. D.* On a case polyembryony in Pterocarya fraxinifolia and on polyembryony in general.— Acta bot. neer., 1969, v. 18, N 1, p. 50.
3. *Nawaschin S. G.* Ein neues Beispiel der Chalazogamie.— Bot. Zbl., 1895, v. 63, p. 353.
4. *Nawaschin S. G.* Uber die Befruchtung bei Juglans regia und J. nigra.— Trav. Soc. Imp. Nat. St. Peterb., 1897, v. 28.
5. *Nawaschin S. G., Finn W. W.* Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen Juglans nigra und J. regia.— Mem. Soc. Nat. Kieff., 1912, v. 22, p. 1.
6. *Karsten G.* Uber die Entwicklung der weiblichen Blüthen bei einigen Juglandaceen.— Flora, 1902, v. 90, p. 316.
7. *Nicoloff T.* Sur le type floral et le developpement des fruits de Juglandacees.— J. Bot., 1904, v. 18, p. 134; 1905, v. 19, p. 163.
8. *Benson M., Welsford E. J.* The morphology of the ovule and female flower of Juglans regia and of a few allied genera.— Ann Bot., 1909, v. 23, p. 623.
9. *Woodroof N. C.* Development of the embryo sac and young embryo in Hicoria pecan.— Amer. J. Bot., 1928, v. 15, p. 416.
10. *Nast C. G.* The embryogeny and seedling morphology of Juglans regia.— Lilloa, 1940, v. 6, p. 163.
11. *Schuhart D. V.* Morphology and anatomy of the fruit of Hicoria pecan.— Bot. Gaz., 1932, N 93, p. 1.
12. *Langdon L. M.* Embryogeny of Carya and Juglans, a comparative study.— Bot. Gaz., 1934, N 96, p. 93.
13. *McKay J. W.* Embryology of Pecan.— J. Agr. Res., 1947, v. 74, p. 263.
14. *Robyns W.* Sur un nouveau cas de polyembryonie dans le Juglans nigra L.— Bull. Soc. roy. bot. Belg., 1941, v. 74, p. 167.
15. *Зарубин А. Ф.* О возможности партеногенеза у грецкого и черного орехов.— Природа, 1949, № 10, с. 64.
16. *Schanderl H.* Investigations on floral biology and embryo formation in Juglans regia.— Biol. Zbl., 1964, N 83, p. 71.
17. *Щепотьев Ф. Л., Герасименко А. Г.* Об апомиксисе у грецкого ореха.— В кн.: Апомиксис и селекция. М.: Наука, 1970, с. 232.
18. *Гроссгейм А. А.* Реликты Восточного Закавказья. Баку: Азербайджанский филиал АН СССР, 1940.
19. *Гусейнова С. О.* Микроспорогенез у лапины крылоплодной [*Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth].— Бот. журн., 1977, т. 62, № 11, с. 1647.
20. *Ильинская И. А.* Монография рода Pterocarya Kunth.— Труды Ботан. ин-та АН СССР, 1953, т. 1, № 10, с. 7.
21. *Kerschaw E. M.* Note on the relationship of the Juglandaceae.— Ann. Bot., 1909, v. 23, p. 614.

Институт ботаники им. В. Л. Комарова
АН Азербайджанской ССР
Баку

ЭМБРИОЛОГИЯ РЕЗУХИ КАВКАЗСКОЙ

Г. Б. Родионова

Эмбриология резухи кавказской (*Arabis caucasica* Wills.) исследована нами в связи с изучением сравнительной эмбриологии крестоцветных (Cruciferae Juss.).

Виды Arabis относятся к трибе Arabideae, уровень размещения которой резко различается в двух широко распространенных системах крестоцветных — системе Шульца (цит. по: [1]) и системе Янхена (цит. по: [2]). Так,

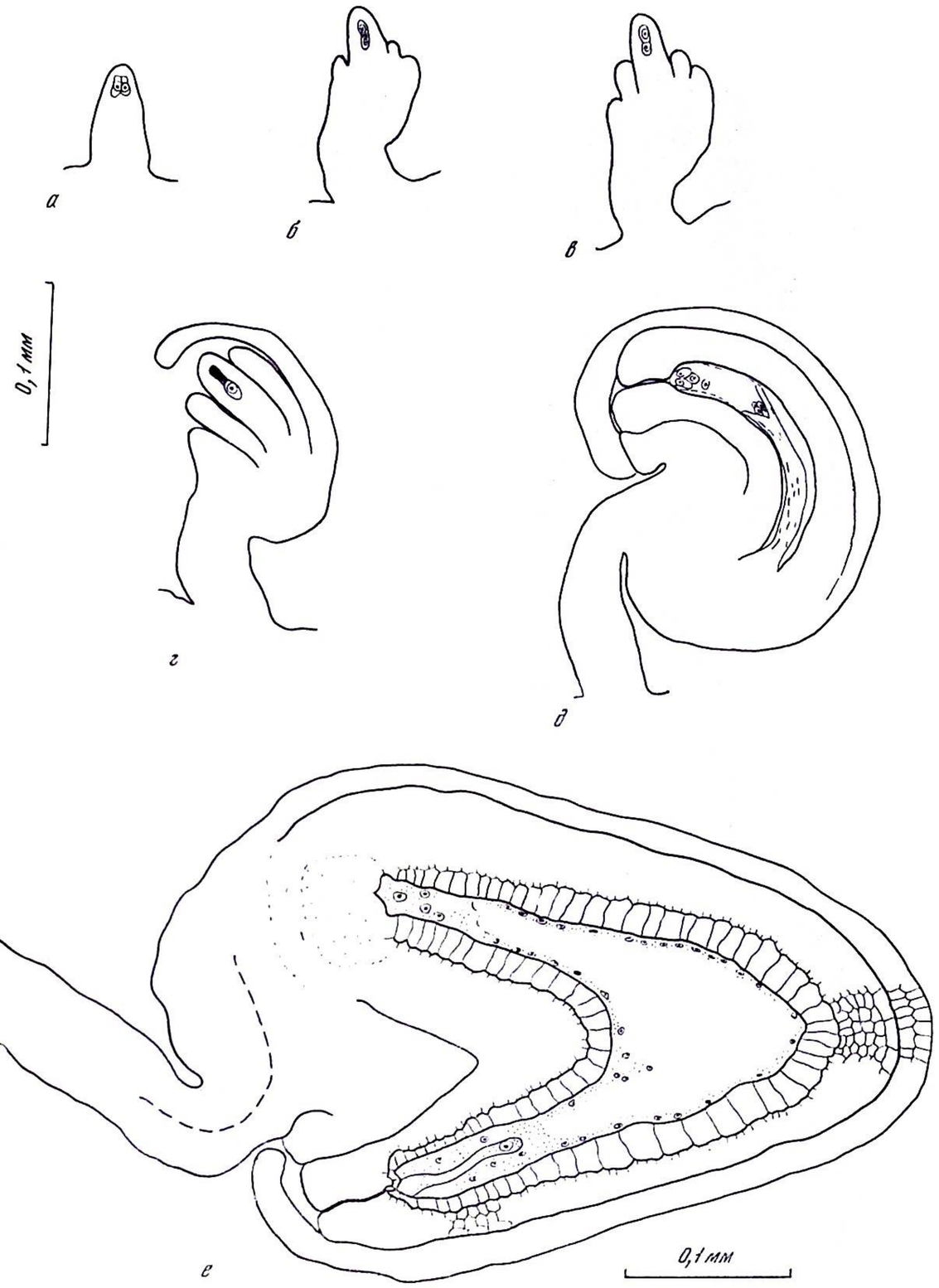


Рис. 1. Развитие семяпочки резухи кавказской

в первой системе триба Arabideae находится на самом высоком уровне филогенетического древа семейства. В системе Янхена, построенной по принципу куста, уровень трибы Arabideae ниже, чем, например, триб Brassiceae, Alysseae, Lepidieae, по эмбриологии которых имеются сведения в литературе [3—8]. Кроме того, объем и состав обсуждаемой трибы в двух названных системах, а также в системе Гайека [9], положенной в основу классификации крестоцветных, приводимой во Флоре СССР, различны. В частности, род Erysimum включен в трибу Arabideae, по Гайеку, тогда как в системах Шульца и Янхена он относится к трибе Hesperideae.

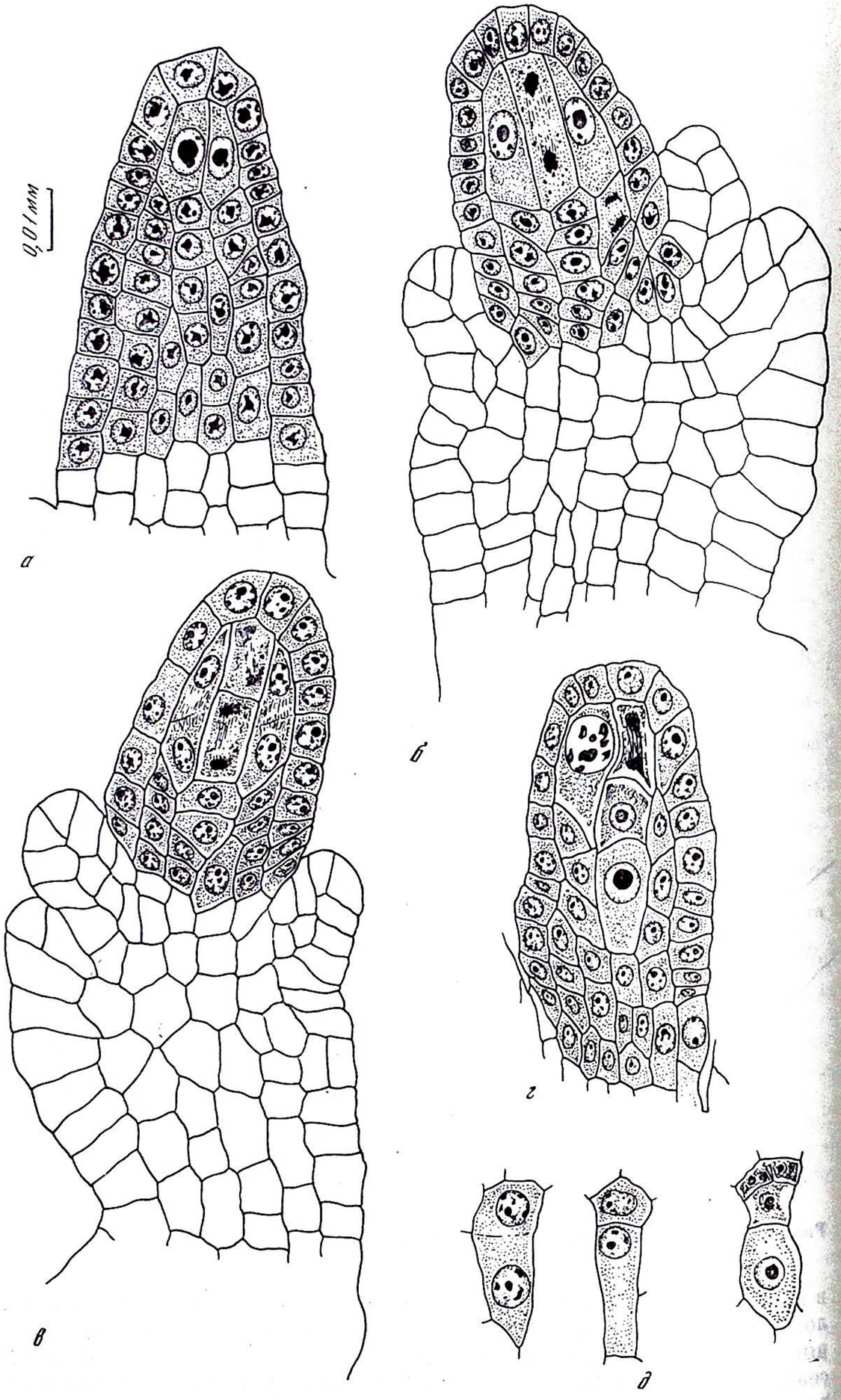


Рис. 2. Макроспорогенез резухи кавказской

а — недифференцированный бугорок семяпочки с двумя археспориальными клетками; *б* — продольно-осевой разрез семяпочки с развивающимися спорогенными клетками; *в* — то же на стадии формирования тетрад макроспор; *г* — продольно-осевой разрез нуцеллуса с тетрадой; *д* — развитие тетрады макроспор

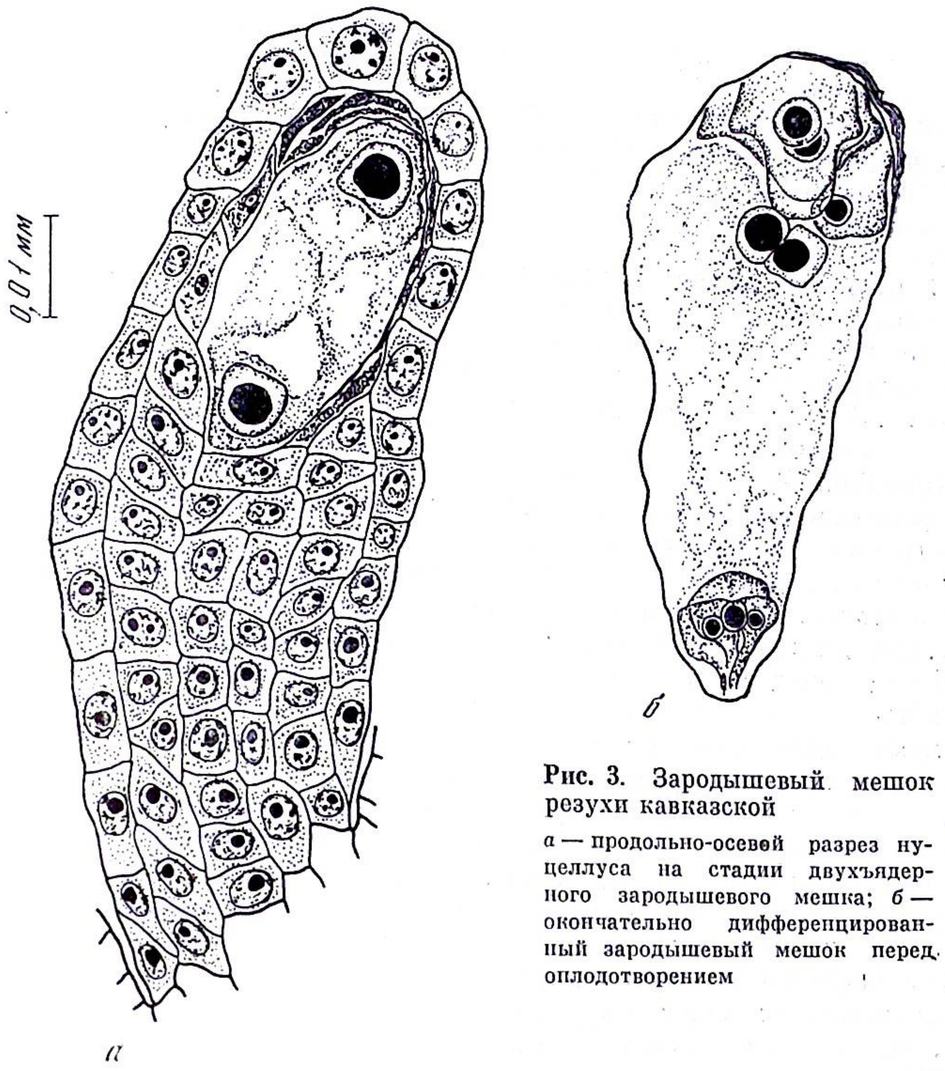


Рис. 3. Зародышевый мешок резухи кавказской

а — продольно-осевой разрез нуцеллуса на стадии двухъядерного зародышевого мешка; *б* — окончательно дифференцированный зародышевый мешок перед оплодотворением

Поскольку ранее подробно изучена морфология эмбриональных процессов у Hesperis [10] и Erysimum [11], исследование эмбриологического развития Arabis представляло интерес для сравнительного анализа эмбриологических признаков в связи с систематикой семейства крестоцветных.

Материал был собран с интродуцированных растений в Ботаническом саду МГУ и Главном ботаническом саду АН СССР в 1964—1965 гг. и обработан по общепринятой цитоэмбриологической методике.

Развитие семяпочки. Бугорок молодой семяпочки растет вначале вертикально к плаценте, а затем семяножка постепенно изгибается (рис. 1, *а — д*). У резухи наблюдается более ранняя дифференцировка спорогенных клеток (рис. 2, *а*), чем у Hesperis [12], Lunaria [13] и Macropodium [14]. Поэтому в то время, когда возникает валик внутреннего интегумента, закладывающегося первым, в нуцеллусе семяпочки спорогенные клетки уже находятся в мейозе. Ко времени появления наружного интегумента в нуцеллусе завершается первое (I) (см. рис. 2, *б*) или второе (II) (см. рис. 2, *в*) деление мейоза.

К началу развития женского гаметофита внутренний интегумент дорастает до вершины нуцеллуса, а наружный с дорзальной стороны огибает его вершину (см. рис. 1, *г*). Ко времени образования восьмиядерного зародышевого мешка внутренний интегумент смыкается на вершине нуцеллуса, а наружный, растущий быстрее,— на дорзальной стороне семяпочки и заходит на ее вентральную сторону. Микропиле образовано обоими интегументами (см. рис. 1, *д*) как у всех описанных видов крестоцветных [4—6, 8, 10—14].

Нуцеллус резухи в продольно-осевом сечении под покровным слоем состоит из трех вертикальных рядов клеток в апикальной части и из четы-

рех — в базальной (рис. 2, *б — г*). Эпидермис нуцеллуса всегда однорядный, и деления в нем только антиклинальные. Нуцеллус у резухи короткий и тонкий. На стадии тетрады макроспор (рис. 2, *г*) он вдвое короче, чем, например, нуцеллус семяпочки Macropodium, Hesperis, и еще меньше, чем у Lunaria [10, 13, 14]. Вслед за семяножкой искривляется и нуцеллус, что становится заметно уже в начале развития женского гаметофита (рис. 3, *а*).

В процессе развития женского гаметофита нуцеллус разрушается. У Arabis это происходит быстрее, чем у Hesperis, Macropodium и Lunaria [10, 13, 14]. Ко времени образования двухъядерного зародышевого мешка в апикальной части нуцеллуса остается неразрушенным только эпидермис (см. рис. 3, *а*). На стадии четырехъядерного зародышевого мешка апикальная часть нуцеллуса вытесняется нацело, тогда как у Hesperis, Lunaria и Macropodium на этой стадии еще сохраняется эпидермис. Восьмиядерный зародышевый мешок резухи в микропилярной части и по бокам граничит с внутренним покровом семяпочки и только антиподальный конец его вдается в остаток нуцеллуса. На стадии дифференцированного зародышевого мешка семяпочка резухи анакампилотропна. Нуцеллус разрушен наполовину. Сосудистый пучок заходит в халазу (см. рис. 1, *д*).

Перед оплодотворением остаток нуцеллуса выглядит как тяж разрушающихся клеток с остатками содержимого и только в основании его клетки имеют нормальный вид. Уже с этого времени внутренний слой внутреннего интегумента начинает преобразовываться в интегументальный тапетум. В процессе развития нуклеарного эндосперма остатки нуцеллуса быстро разрушаются. Еще до первого деления в зиготе нуцеллус вытесняется нацело до основания (см. рис. 1, *е*). У Lunaria и Hesperis нуцеллус вытесняется позже, когда развивается уже двух-четырехклеточный зародыш. Основание нуцеллуса не только сохраняется значительно дольше, но и видоизменяется, выполняя, очевидно, определенную роль в поступлении питательных веществ к развивающемуся зародышу [10, 13], подобно тому, как это было описано для Capsella [15].

После оплодотворения происходит дальнейшее изгибание семяпочки, как у всех описанных видов крестоцветных. Тонкие покровы семяпочки резухи разрастаются незначительно. Наружный интегумент остается двухслойным по всей своей длине; внутренний становится пяти- или шестислойным в самой широкой своей части (см. рис. 1, *е*). У Eruca, Hesperis и Lunaria внутренний интегумент более мощный и у Lunaria, например, состоит из двадцати слоев.

Клетки эндотелия у резухи после оплодотворения разрастаются и по величине во много раз превосходят остальные клетки внутреннего покрова (см. рис. 1, *е*), они заполняются пигментными веществами и формируют пигментный слой. Пигментные вещества скапливаются в вакуолях в виде зернистых включений. Пигментный слой хорошо различим в семени на поздних стадиях развития последнего и входит в состав семенной кожуры.

Ко времени первого деления в зиготе у резухи формируется анаамфитропная двупокровная семяпочка, нуцеллус которой разрушен нацело (см. рис. 1, *е*).

Женский археспорий, макроспорогенез и зародышевый мешок. Дифференциация археспориальных клеток в семяпочке резухи происходит довольно рано. Еще до появления интегументов под покровным слоем недифференцированного бугорка семяпочки начинают выделяться крупные субэпидермальные клетки (см. рис. 2, *а*). Клетки эти разрастаются, не делясь, их размеры, величина ядер и густая базифильная цитоплазма свидетельствуют о том, что они вступили на иной путь развития, чем нижележащие меристематические клетки, которые продолжают делиться митотически. У резухи кавказской все субэпидермальные апикальные клетки вертикальных клеточных рядов нуцеллуса проявляют характер археспориальной ткани. Однако дальнейшее развитие их происходит разновременно и в макроспороциты дифференцируются от одной до четырех субэпидермальных клеток.

Раньше других дифференцируется в макроспороцит субэпидермальная клетка в центральном ряду клеток. Она первой вступает в редукционное деление перед оформлением валика внутреннего интегумента. На рис. 2, *б* видно, что в центральной материнской клетке макроспор идет телофаза первого деления, а боковые клетки еще не вступили в профазу мейоза. На рис. 2, *в* в центральном ряду завершается второе деление, а из боковых материнских клеток макроспор сформировались диады. На рис. 2, *г* апикальная клетка бокового ряда находится в стадии диакинеза, тогда как в центральном ряду клеток нуцеллуса уже сформировалась тетрада макроспор.

Боковые клетки могут разрастаться, но не делиться, оставаясь потенциально спорогенными клетками. Нередко макроспороциты в боковых рядах успевают развиться лишь до диады, а затем вытесняются зародышевым мешком, развивающимся всегда из макроспор центральной тетрады.

Похожие отношения клеток в развитии женского археспория были подробно описаны Вандендризом [16, 17] для видов рода Cardamine, относящегося к той же трибе Arabideae. По данным Вандендриза, многие виды Cardamine имеют многоклеточный археспорий, как, например, *Cardamine pratensis* L. и *C. amara* L., в семяпочках которых развиваются многочисленные тетрады макроспор. Автор также отмечает разновременное развитие разных макроспороцитов в нуцеллусе всех исследованных им видов. Так, у двух названных видов развивается от 6 до 12 материнских клеток макроспор, но периферические клетки угнетены, а в апикальном районе нуцеллуса они крупные и тетрады, возникающие из них, вытесняют соседние. Другие виды, такие, как *C. hirsuta* L. и *C. silvatica,* имеют самое большее три археспориальные клетки, из которых только одна развивается в тетраду. У *C. impatiens* L. имеется только одна археспориальная клетка.

У других крестоцветных, в частности у Hesperis [12], также из нескольких археспориальных клеток только одна или две становятся макроспороцитами, а другие увеличиваются в размерах, но остаются потенциально спорогенными.

Чапик [18], исследуя диплоидные и тетраплоидные виды Arabis, отмечает в нуцеллусе отдельных семяпочек на стадии мейоза или одно-двуядерных зародышевых мешков наличие крупных вакуолизированных клеток, которые автор считает разросшимися соматическими клетками, и связывает это с возможной тенденцией к апомиксису.

Учитывая данные о Cardamine и Hesperis и основываясь на собственных наблюдениях макроспорогенеза у *Arabis caucasica* и других крестоцветных, а также внимательно изучив иллюстративный материал, приводимый Чапик, мы хотели бы отметить, что отмеченные последним автором клетки представляют собой, очевидно, разросшиеся потенциально спорогенные клетки, не вступившие в редукционное деление. Возможно, что у видов Arabis, описанных Чапик, также развиваются несколько археспориальных клеток, из которых в мейоз вступает одна или две.

У резухи кавказской, как следует из наших наблюдений, развивается несколько археспориальных клеток, из которых чаще всего две или три становятся макроспороцитами.

Редукционное деление протекает нормально. На стадии диакинеза можно подсчитать восемь бивалентов (см. рис. 2, *г*). Одна пара гомологичных хромосом обычно связана с ядрышком, начинающим исчезать.

При первом делении мейоза поперечная перегородка закладывается немного выше середины материнской клетки макроспор и верхняя клетка диады бывает меньше, чем нижняя (рис. 2, *д*). Иногда стенка в верхней клетке диады не образуется. Наблюдалось также отмирание верхней клетки диады. Как и для других крестоцветных [6, 8, 11—14, 18], для ре-

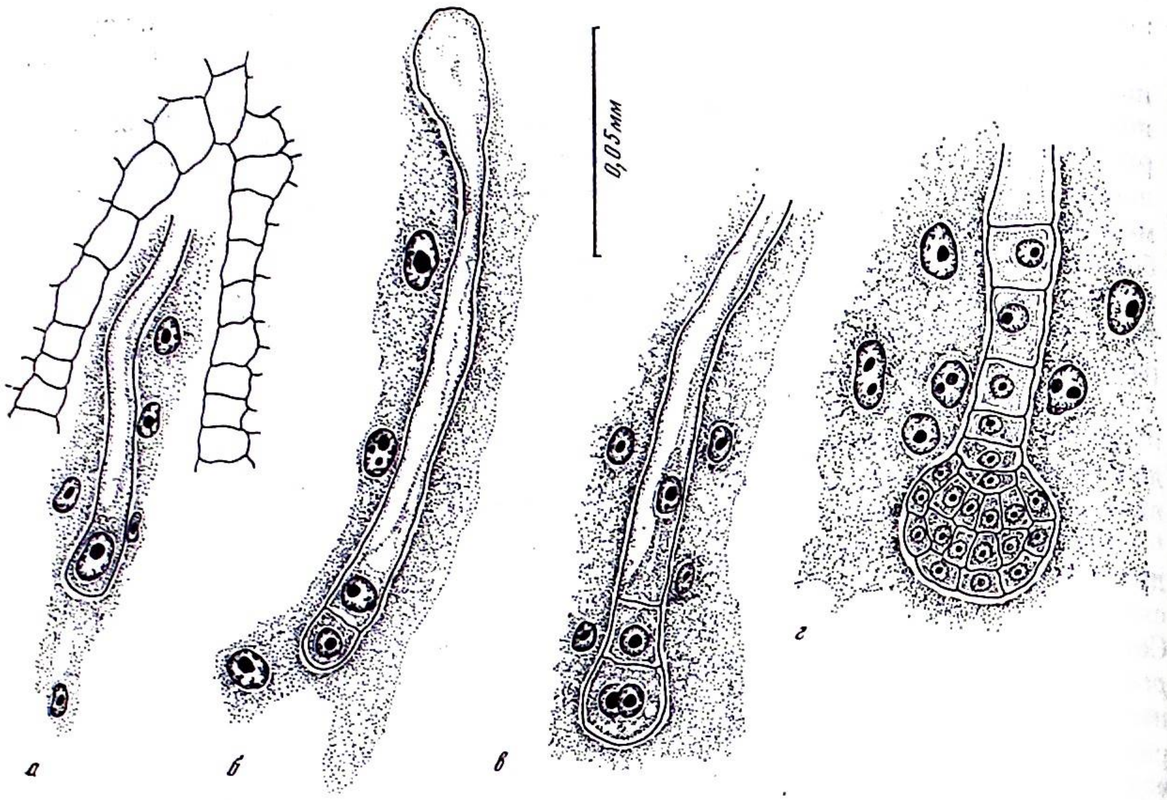


Рис. 4. Развитие зародыша резухи кавказской

зухи обычны линейные и Т-образные тетрады. Форма тетрад, как известно, коррелирует с относительной длиной материнских клеток макроспор и с пространственными отношениями в нуцеллусе [19]. Вытянутая форма макроспороцитов обусловлена тем, что, как и у других крестоцветных, нуцеллус у резухи растет главным образом в длину, а число немногих, первоначально возникших, вертикальных клеточных рядов под покровным слоем остается неизменным.

Раньше других развивается тетрада из макроспороцита центрального ряда нуцеллуса. Эта же центральная тетрада дает начало и зародышевому мешку, который развивается обычно из халазальной макроспоры (рис. 2, *г — д*), изредка из третьей, по нормальному — Polygonum-типу. В системе зародышевого мешка прежде всего дифференцируются три небольшие антиподы. Две из них, более крупные, прикрепляются у самого свода зародышевого мешка, а одна, поменьше, располагается сбоку. В молодом зародышевом мешке синергиды крупнее, чем яйцеклетка, и имеют зубовидные выросты. Полярные ядра сливаются в верхней части зародышевого мешка близко к яйцевому аппарату (см. рис. 3, *б*).

Зародышевый мешок к моменту оплодотворения граничит с эпидермисом внутреннего покрова, а антиподальный конец его вдается в остаток нуцеллуса.

После оплодотворения яйцеклетки антиподы быстро разрушаются, что противоречит описаниям Чапик [18], которая отмечает у отдельных видов Arabis наличие антипод в зародышевых мешках с развивающимся эндоспермом и проэмбрио. Как и у других крестоцветных, у резухи после оплодотворения быстро развивается ядерный эндосперм и еще до первого деления зиготы разрушается значительная часть нуцеллуса. Длительного сохранения антипод не приходилось наблюдать даже у видов с относительно медленно вытесняемым нуцеллусом [13, 14].

Развитие эндосперма и зародыша. Первичное ядро эндосперма начинает делиться почти немедленно после оплодотворения; в результате ряда синхронных делений развивается ядерный эндосперм. Развитие эндосперма у резухи происходит так же, как у вечерницы и у других крестоцветных [5, 10, 11, 13, 14]. Зигота вытягивается в длинную трубку с ядром в апикальном конце (рис. 4, *а*). К началу первого деления зиготы эндосперм состоит из нескольких десятков ядер и тонкой пленкой выстилает по периферии зародышевый мешок (см. рис. 1, *е*).

Развитие зародыша резухи (см. рис. 4) происходит в полном соответствии с вариацией — Capsella [20]. При первом делении зигота делится поперечной стенкой (см. рис. 4, *б*); второе деление тоже трансверсальное — в базальной клетке (см. рис. 4, *в*); третье делит апикальную клетку вдоль так, что формируется Т-образная тетрада. Гипофизарная клетка делится первой поперечной стенкой после отделения инициалей дерматогена так же, как у Capsella (см. рис. 4, *г*). Подвесок зародыша формируется семью — девятью клетками, расположенными в один ряд. Базальная клетка подвеска не вздута, как у Capsella, а лишь слегка расширяется на конце, как у всех крестоцветных.

Перед появлением бугорков семядолей в ядерном эндосперме образуются клетки начиная с периферии микропилярной части зародышевого мешка. По мере созревания зародыша клеточный эндосперм вытесняется и от него остается один-два слоя, пограничных с пигментным слоем внутреннего покрова семени. В зрелом семени резухи зародыш согнут, корешок прилегает к краю плоских семядолей.

ВЫВОДЫ

Для эмбриологического развития *Arabis caucasica* характерны основные признаки крестоцветных: двупокровная, анакампилотропная семяпочка (анаамфитропная после оплодотворения), зародышевый мешок Polygonum-типа, антиподы, разрушающиеся вскоре после оплодотворения, ядерный эндосперм, развитие зародыша по типу крестоцветных (вариация — Capsella).

Имеются отличия в развитии женского археспория и степени редукции семяпочки. Так, семяпочка Arabis имеет более тонкие покровы, меньший и быстрее вытесняемый нуцеллус, большее число спорогенных клеток, чем семяпочки Eruca, Hesperis, Lunaria, Capsella. Комплекс спорогенных клеток у крестоцветных, по-видимому, следует рассматривать как вторичное явление.

Совокупность более специализированных признаков, перечисленных для Arabis, хорошо согласуется с системой Шульца [1], где триба Arabideae занимает более высокое положение, чем трибы Brassiceae, Lepidieae, Hesperideae, Lunarieae, представители которых были названы выше.

Вместе с тем, по степени редукции семяпочки и по развитию женского археспория Arabis проявляется значительное сходство с Erysimum [11], который по совокупности эмбриологических признаков стоит гораздо ближе к Arabis, чем к Hesperis. Поэтому, по данным эмбриологии, более обоснованно включение Erysimum в трибу Arabideae [9], чем в трибу Hesperideae [1, 2].

ЛИТЕРАТУРА

1. *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. 17b, Leipzig, 1936.
2. *Engler A.* Sullabus der Pflanzenfamilien. 12. Aufl. Bd. 2. (Angiospermae). Berlin-Nikolasee, 1964.
3. *Ahyja Y. R., Bhaduri P. N.* The embryology of Brassica campestris var. toria.— Phytomorphology, 1956, v. 6, N 1, p. 63.
4. *Sulbha K.* Embryology of Brassica juncea.— J. Indian bot. Soc., 1957, v. 36, N 3, p. 292.
5. *Кавецкая Г. О.* Эмбриология озимого рапса.— Укр. бот. журн., 1958, т. 15, № 1, с. 37.
6. *Родионова Г. Б.* Эмбриологическое исследование *Eruca sativa* Lam.— Вестн. МГУ, 1966, сер. 6, № 1, с. 61.
7. *Riddle L. C.* The embryology of Alyssum macrocarpum.— Bot. Gaz., 1898, v. 26, N 5, p. 314.

8. *Родионова Г. Б.* Эмбриологическое развитие *Heliophila amplexicaulis* L. в связи с ее положением в системе крестоцветных (Cruciferae Juss.).— В кн.: Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца, 1973, с. 70.
9. *Hayek A.* Entwurf eines Cruciferensystems auf phylogenetischer Grundlage.— Beih. Bot. Zbl., 1911, 27, Abt. 1, H. 2, S. 127.
10. *Родионова Г. Б.* Эмбриологическое исследование *Hesperis steveniana* DC.— В кн.: Морфология цветковых растений. М.: Наука, 1971, с. 34.
11. *Родионова Г. Б.* Эмбриологическое развитие *Erysimum pannonicum* Gratz.— Вестн. МГУ, 1971, сер. 6, № 5, с. 52.
12. *Родионова Г. Б.* Мегаспорогенез у *Hesperis steveniana* DC.— Вестн. МГУ, 1971, сер. 6, № 5, с. 68.
13. *Родионова Г. Б.* Эмбриология *Lunaria annua* L.— Вестн. МГУ, 1971, сер. 6, № 4, с. 59.
14. *Родионова Г. Б.* Эмбриологическое развитие *Macropodium nivale* (Pall.) R. Br. из семейства крестоцветных.— В кн.: Рост растений и пути его регулирования (сборник трудов кафедры ботаники МОПИ). М.: МОПИ им. Крупской, 1976, с. 126.
15. *Pollock E., William A. Jensen.* Histochemistry of chalazal proliferating cells in the embryo of Capsella bursa pastoris.— Amer. J. Bot., 1963, v. 50, N 6, p. 617.
16. *Vandendries R.* Contribution à l'étude du développement des Crucifères. 1.— Cellule. 1909, v. 25, p. 412.
17. *Vandendries R.* Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères. 2. L'archesporium dans le genre Cardamine.— Cellule, 1912, v. 28, p. 215.
18. *Czapik R.* Embryology of five species of the Arabis hirsuta complex.— Acta biol. gracoviensia (ser. Bot.), 1974, v. 17, p. 13.
19. *Романов И. Д.* Эмбриологические исследования хлопчатника. I. Развитие спорообразующих клеток в семяпочках.— Труды Среднеаз. гос. ун-та, 1954, вып. 53, с. 3.
20. *Johansen D. A.* Plant Embryology. Waltham, Mass., USA, 1950.

Московский областной педагогический
институт им. Н. К. Крупской

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ПЕТР ИВАНОВИЧ ЛАПИН
(к 70-летию со дня рождения)

В январе 1979 г. исполнилось 70 лет со дня рождения и 50 лет научной деятельности члена-корреспондента АН СССР, доктора биологических наук Петра Ивановича Лапина — известного ученого в области интродукции и акклиматизации древесных растений, дендрологии и изучения растительных ресурсов.

П. И. Лапин родился 29 января 1909 г. в г. Пензе в семье служащего. Он рано потерял родителей и с 13 лет начал работать, одновременно продолжая учиться.

Интерес к ботанике пробудился у Петра Ивановича еще в школе под влиянием И. И. Спрыгина — впоследствии крупного специалиста-геоботаника, энтузиаста изучения и охраны растительного мира, воспитавшего таких ботаников, как М. Г. Попов, Е. П. Коровин, А. И. Введенский, Г. Э. Гроссет, А. А. Уранов и др., чьи имена неразрывно связаны с историей развития советской науки.

Исследовательскую работу П. И. Лапин начал со второго курса Ленинградской лесотехнической академии в составе Кавказской ботанической

экспедиции под руководством академика В. Н. Сукачева и проф. С. Я. Соколова.

По окончании в 1931 г. Лесотехнической академии П. И. Лапин участвовал в обследовании лесов Восточной Сибири, в отрогах Саян, а затем был принят на должность старшего научного сотрудника в Государственный Никитский ботанический сад (в то время носивший название Южнобережное отделение Всесоюзного института растениеводства). Здесь П. И. Лапин впервые встретился с академиками Н. И. Вавиловым и Н. В. Цициным.

Общение с такими выдающимися учеными, как И. И. Спрыгин, В. И. Сукачев, С. Я. Соколов, Н. И. Вавилов, Н. В. Цицин, определило формирование научных интересов П. И. Лапина. Он поступает в аспирантуру ВИРа и в марте 1939 г. успешно защищает кандидатскую диссертацию.

В 1939 г. П. И. Лапин становится директором Опытной станции декоративного садоводства в г. Пушкине (Ленинградская обл.), однако Великая Отечественная война прерывает его научную деятельность. В июне 1941 г. Петр Иванович вступил в народное ополчение, участвовал в боях под Ленинградом, был ранен и демобилизовался лишь в ноябре 1945 г.

После демобилизации П. И. Лапин был приглашен академиком Н. В. Цициным в Москву на работу в Главный ботанический сад Академии наук СССР. Ему были поручены организация и развитие работ по интродукции древесных растений, проектирование и строительство дендрария, заведование Отделом дендрологии. С 1952 г. и по настоящее время Петр Иванович занимает пост заместителя директора Главного ботанического сада АН СССР по научной части и является ближайшим помощником академика Н. В. Цицина в строительстве и организации научной деятельности этого замечательного центра ботанической науки.

Отдел дендрологии — один из ведущих отделов Главного ботанического сада. Под руководством П. И. Лапина в течение более 30 лет сотрудники отдела выполняют большую программу исследований по теме: «Разработка методов интродукции древесных растений для средней полосы европейской части СССР».

Осуществлен по заранее разработанному плану огромный многолетний эксперимент, в который было привлечено более 75 тыс. образцов древесных растений. К настоящему времени создана уникальная для средней полосы коллекция древесных растений, включающая около 2000 видов, разновидностей и форм, относящихся к 208 родам и 60 семействам; спроектирован и построен крупнейший в стране дендрарий.

Эти последовательно выполненные широкие исследования внесли существенный вклад в теорию интродукции древесных растений. На основании данных изучения ритма общего и сезонного развития растений П. И. Лапин разработал методы оценки и отбора растений на зимостойкость и предложил оригинальную методику, позволяющую выявлять различия между растениями одного и того же вида из разных географических местообитаний, а также представителями одной популяции. Результаты этих исследований интересны не только с эколого-физиологической точки зрения, но и в эволюционном аспекте, так как показывают, что генетически закодированная норма реакции растений на внешние условия в пределах вида очерчена менее строго, чем можно было бы ожидать. Эти данные углубляют и уточняют представления о путях эволюции растений и расширяют перспективы интродукционных исследований.

Одним из достижений Главного ботанического сада является предложенная П. И. Лапиным методика интегральной оценки интродукционной перспективности растения по числовому значению экологического потенциала, который определяется как комплекс свойственных растению положительных показателей жизнеспособности. Применение этого критерия к дендрологическому материалу при интродукции растений дает конкретное

представление о пределах их экологических возможностей и служит надежной основой для сравнения и отбора.

Широкие исследования, проведенные П. И. Лапиным и под его руководством, наряду с научным значением имеют большую практическую ценность: они способствуют обогащению новым интродукционным материалом других ботанических учреждений, расширяют круг дендрологических объектов, используемых в народном хозяйстве. Много семян и более полутора миллионов саженцев новых растений около 500 видов рекомендовано и передано для озеленения столицы и других населенных мест средней полосы европейской части СССР. Большое внимание уделяет П. И. Лапин и развитию цветоводства в нашей стране, обогащению его ассортимента.

Исследования, проводимые П. И. Лапиным, получили высокую оценку научной общественности нашей страны, а также международное признание.

В 1976 г. его избирают членом-корреспондентом АН СССР. Он является непременным и активным участником многих конференций, совещаний, симпозиумов, конгрессов и съездов, его приглашают для чтения лекций в университеты и ботанические учреждения СССР и зарубежных стран.

Большой вклад сделан П. И. Лапиным в развитие международного сотрудничества ботанических учреждений. Он является членом Международного общества «Horticultural Science», членом редакционной коллегии международного журнала «Scientia Horticulturea».

При его ведущей роли и участии в 1961 г. была успешно проведена советско-индийская ботаническая экспедиция, в результате которой ботанические сады получили много интересных растений, отсутствовавших в нашей стране. При активном участии П. И. Лапина было подготовлено и заключено взаимовыгодное соглашение между Главным ботаническим садом АН СССР и Ассоциацией голландских цветоводов о проведении совместного эксперимента по зимней выгонке цветов.

Полностью разделяя взгляды акад. Н. В. Цицина на охрану растительного мира и на роль ботанических садов в решении этой проблемы, П. И. Лапин активизировал деятельность ГБС и Совета ботанических садов в области изучения и разработки методов сохранения редких и исчезающих видов растений природной флоры, сбережения генетического разнообразия диких сородичей культурных растений.

Активно участвуя в работе комиссии проекта по охране растительного мира, входящего в соглашение СССР и США по охране окружающей среды, П. И. Лапин в 1976 г. был инициатором организации советско-американских ботанических экспедиций, которые осуществляются ежегодно и дают возможность советским ботаникам получать на взаимной основе обширный и чрезвычайно ценный материал из природной флоры Северной Америки в виде гербария, семян и живых растений.

Научную работу П. И. Лапин успешно сочетает с многогранной научно-организационной деятельностью в качестве заместителя директора по научной части ГБС АН СССР, заместителя председателя Совета ботанических садов СССР. Более 26 лет П. И. Лапин ведет большую работу по координации и развитию коллективных исследований учреждений, объединяемых Советом. В течение многих лет он является заместителем ответственного редактора «Бюллетеня ГБС АН СССР», заместителем председателя Ученого совета ГБС АН СССР, членом биологической секции Комитета по Ленинским и Государственным премиям, членом Научного совета АН СССР по проблемам биосферы. Кроме того, он вице-президент Центрального правления общества «СССР — Нидерланды», активный член ряда межведомственных проблемных советов, комиссий и обществ.

Результаты многогранной научной деятельности П. И. Лапина отражены более чем в 140 публикациях.

Советское государство высоко оценило боевые заслуги Петра Ивановича Лапина в годы Великой Отечественной войны, его вклад в развитие отечественной науки, успешное внедрение научных достижений в народное хозяйство, активную деятельность в области развития международных научных связей, наградив его орденами Красной Звезды, Трудового Красного Знамени, Дружбы народов и восьмью медалями.

Большой ученый и организатор науки, коммунист Петр Иванович Лапин на редкость обаятельный человек. Его гуманность, отзывчивость, доброжелательность и присущие ему высокие деловые качества — принципиальность, организованность, решительность и оперативность в работе — снискали ему всеобщее уважение.

К своему юбилею П. И. Лапин пришел в полном расцвете творческих сил и возможностей. Все его друзья, соратники и коллеги желают ему крепкого здоровья, многих лет жизни и неиссякаемой энергии для служения отечественной ботанической науке.

ИНФОРМАЦИЯ

СОВЕТСКАЯ БОТАНИЧЕСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ В США

Б. Н. Головкин, В. И. Некрасов, А. К. Скворцов

В целях развития научных контактов с учеными США по проблеме охраны окружающей среды в августе — сентябре 1976 г. была проведена советская ботаническая экспедиция в лесные районы северо-востока США (Адирондакские горы и Аппалачи) (рис. 1 и 2). В задачи экспедиции входило ознакомление со структурой и разнообразием растительных сообществ, характерных для обитания редких и исчезающих видов растений, обмен опытом и научной информацией по вопросам охраны и сбережения растений, а также сбор материала для экспериментальных работ по выращиванию и испытанию ценных видов и форм растений в ботанических садах нашей страны. Программой экспедиции предусматривалось также знакомство с коллекциями ботанических садов и арборетумов США.

Северо-восток США (Аппалачи, Адирондакские горы и прилегающие к ним равнины) в ботанико-географическом отношении составляет область хвойно-широколиственных лесов умеренного пояса, имеющую климатические и экологические аналоги, а также общие корни происхождения флоры со среднеевропейскими, кавказскими и дальневосточными хвойно-широколиственными лесами. В прошлом из лесных районов северо-востока США наиболее успешно осуществлялась интродукция древесных растений в Европу. Такие виды, как робиния псевдо-акация, клен американский, ясень американский, арония черноплодная, вишня пенсильванская, туя западная, дуб красный и другие, широко распространены в СССР. Успешная интродукция этих видов свидетельствует о том, что данный регион Северной Америки является ценным источником дальнейшего обогащения флоры СССР. Знакомство с флорой и растительностью северо-востока США представляло также большой интерес с точки зрения изучения опыта эксплуатации и охраны растительного мира, особенно редких и исчезающих видов.

Экспедиция в составе сотрудников Главного ботанического сада АН СССР (Москва): доктора биологических наук В. И. Некрасова (руководитель экспедиции), доктора биологических наук профессора А. К. Скворцова и сотрудника Полярно-альпийского ботанического сада (г. Кировск) доктора биологических наук Б. Н. Головкина прибыла в Нью-Йорк вечером 20 августа. Советских ботаников в поездке по стране сопровождал заместитель директора Кери Арборетума доктор Т. Элайес. На следующий день по пути в Адирондакские горы во время кратких остановок состоялось первое знакомство с флорой восточной части США и были сделаны первые сборы семян как обычных для ботанических садов СССР *Acer spicatum* Lam. [1], *Cornus stolonifera* Michx., *Vitis rotundifolia* Michx., так и ред-

[1] Латинские названия в основном даны по Manual of the vascular flora of the Carolinas. The university of North Carolina Press, Chapel Hill, 1973.

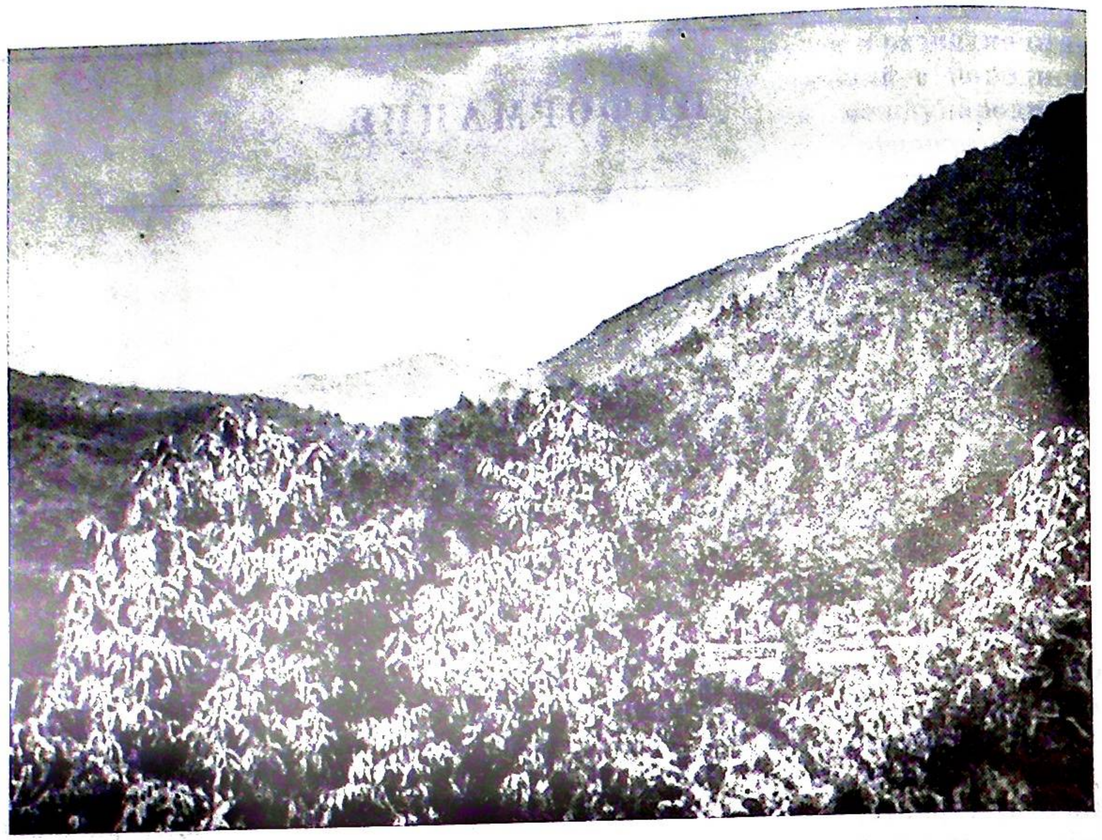


Рис. 1. Аппалачи. Дубово-пихтовые леса (высота около 1700 м над ур. моря)
На переднем плане *Prunus pensylvanica* L. f.

кого у нас вида *Comptonia peregrina* (L.) Coult. с душистыми продолговатыми перистонадрезанными листьями, напоминающими по форме листья папоротника. В гербарные сетки были положены первые образцы растений *Fagus grandifolia* Ehrh., *Clematis virginiana* L., *Lonicera canadensis* Marsh., *Lindera benzoin* (L.) Blúme и др. Дальше путь лежал к оз. Кренбери, где в живописной местности расположена биостанция Лесного института. В течение двух дней доктор Э. Кетчледж знакомил членов экспедиции с окрестными хвойно-широколиственными лесами, которые удивили необычным для европейцев сочетанием древесных пород. Высокоствольный лес из таких видов, как *Tsuga canadensis* (L.) Carr., *Fagus grandifolia, Acer saccharum* Marsh., сменяет ельник, сформированный *Picea rubens* Sarg. и *P. mariana* (Mill.) B. S. P. с подлеском из *Taxus canadensis* Marsh. Поразило видовое разнообразие растущих рядом кленов — *Acer pensylvanicum* L., *A. rubrum* L., *A. spicatum* и *A. saccharum*. Огромные со стволами до метра в диаметре деревья *Pinus strobus* L. и *Betula allegheniensis* Brit. соседствуют с величественными узкопирамидальными *Abies balsamea* (L.) Mill. В подлеске таких лесов были собраны семена *Viburnum dentatum* L., *V. alnifolium* Marsh., *V. cassinoides* L., *Lonicera canadensis, Spiraea alba* Du Roi, *Vaccinium myrtilloides* Michx. Очень устойчива ассоциация из *Picea rubens, Betula allegheniensis* и *Tsuga canadensis*. Эти виды всегда можно встретить вместе. По берегу ручья поднимаются ввысь стройные стволы *Fraxinus nigra* Marsh., *Populus grandidentata* Michx. На болоте соседствуют *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch и *Picea mariana*. Здесь на типичном верховом болоте мы увидели интересное насекомоядное растение *Sarracenia purpurea* L. (рис. 3), собрали не только его семена и гербарий, но и упаковали в мох несколько живых растений, извлеченных из болотной топи. Под пологом леса встретили высокодекоративные многолетники: *Arisaema triphyllum* (L.) Schott, *Trillium undulatum* Willd., *Coptis trifoliata* (L.) Salisb., которые трудно размножаются семенами, поэтому в Москву были привезены живые растения. В Адирондакских горах широко распростра-

Рис. 2. Аппалачи. Можжевеловое редколесье (*Juniperus virginiana* L.)

нены *Prunus serotina* Ehrh., *P. pensylvanica* L. f., *P. virginiana* L., *Aronia melanocarpa* (Michx.) Ell., *A. prunifolia* (Marsh.) Rehd.— растения, представляющие интерес и как плодовые, и как декоративные.

Одна из самых высоких точек Адирондакского массива — гора Уайтфейс — расположена недалеко от оз. Лейк Плейсид. Граница леса здесь весьма напоминает высотную лесную границу наших Хибин. К вершине подступают низкорослые с флагообразной кроной деревья *Abies barsamea* и *Picea rubens*. Чуть ниже растет интересная форма пихты *Abies balsamea* var. *phanerolepis* F., которая, как считают, является естественным гибридом между пихтой бальзамической и пихтой Фразера. Коллекция семян и гербарий были здесь значительно пополнены сборами *Streptopus roseus* Michx., *Clintonia borealis* (Ait.) Raf., *Cornus canadensis* L., *Pedicularis canadensis* L., *Rudbeckia hirta* L., *Diervilla lonicera* Mill., *Veratrum viride* Ait., *Maianthemum canadense* Desf. и других видов.

В Адирондакском экологическом центре (в Ньюкоме) экспедицию принял и сопровождал в ботанической экскурсии директор центра лесовод В. Тиерсон. Экологический центр представляет собой заповедник, организованный для изучения и охраны животного и растительного мира Хантингтонского лесного массива. Здесь мы подробно познакомились с буковыми лесами. Бук *Fagus grandifolia* растет вместе с *Acer saccharum, A. saccharinum* L., *Betula allegheniensis, Ostrya virginiana* (Mill.) K. Koch. Этот вид бука и хмелеграб виргинский довольно редки в коллекциях ботанических садов СССР, поэтому собранные экспедицией семена этих растений представляют большой интерес для интродукции.

Ботанические сборы были продолжены в береговой зоне оз. Шамплейн на границе штатов Нью-Йорк и Вермонт. Вплотную к берегу подступают леса, и здесь удалось собрать шишки *Tsuga canadensis, Thuja occidentalis* L., орехи двух видов карии и желуди *Quercus bicolor* Willd. Под пологом леса плодоносили *Staphylea trifolia* L., *Juniperus virginiana* L., *Cornus amomum* Mill., *Ceanothus americanus* L., *Parthenocissus quiquefolia* (L.) Planch. Пополнился и запас живых растений за счет интересных декора-

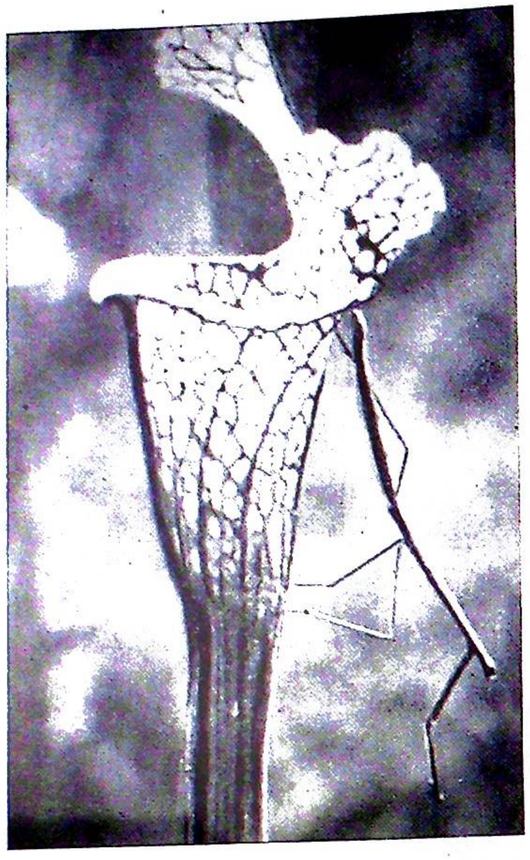


Рис. 3. Насекомоядное болотное растение *Sarracenia purpurea* L.

тивных многолетников: *Asarum canadense* L., *Aster novae-angliae* L. и *A. acuminatus* Michx., *Hepatica acutiloba* DC.

Полевые сборы были продолжены в Аппалачах. Самолетом из Нью-Йорка мы прилетели в г. Роли (штат Северная Каролина), где были приняты директором ботанического сада Чепел-Хилл профессором Р. Беллом и коллективом его молодых помощников. Они рассказали о своей работе, показали коллекции еще строящегося сада.

С растительностью восточных склонов Голубого хребта Аппалачей экспедицию знакомил профессор университета штата Северная Каролина А. Редфорд. В широколиственных лесах субтропического типа в дубово-магнолиевом древостое с *Liquidambar styraciflua* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Aesculus octandra* Marsh. и подлеском из *Lindera benzoin, Euonymus americanus* L., *Cornus alternifolia* L., увитом лианами винограда (*Vitis rotundifolia*) и гортензии (*Hydrangea arborescens* L.), были собраны плоды *Magnolia acuminata* (L.) L., *M. tripetala* (L.) L., *Morus rubra* L., *Juglans nigra* L., *Cornus florida* L., *Asimina triloba* (L.) Dun., *Carya cordiformis* (Wangh.) K. Koch, *Vitis rotundifolia, Kalmia latifolia* L., *Clethra acuminata* Michx.

Очень интересным было посещение леса, расположенного на высоте 1000 м над ур. моря, с господством тюльпанного дерева (*Liriodendron tulipifera* L.), где также росли *Betula lenta, Acer saccharum, Halesia carolina* L., *Fraxinus americana* L., *Tsuga canadensis, Quercus rubra* L. и другие виды. Здесь были собраны семена *Hamamelis virginiana* L., *Carya cerdiformis, Ribes rotundifolium* Michx., *Robinia pseudo-acacia* L., *Silene virginica* L., *Polygonatum biflorum* (Walt.) Ell., *Sanguinaria canadensis* L., *Arisaema triphyllum, Cimicifuga racemosa* Nutt, *Laportea canadensis* (L.) Weddell и др. По опушкам и рединам мезофитных хвойно-широколиственных лесов Аппалачей растут заросли рододендронов: *Rhododendron maximum* L. (рис. 4), *Rh. minus* Michx., *Rh. catawbiense* Michx. Даже в очень густом лесу, образованном *Fagus grandifolium, Acer saccharum, A. rubrum, Liriodendron tulipifera, Tsuga caroliniana* Engelm., *Pinus virginiana* Mill., кусты *Rh. maximum* обильно плодоносили. На высоте более 2000 м над ур. моря вблизи вершины Маунт Митчел — высшей точки Аппалачей — мы встретили низкорослые леса из *Abies fraseri* (Rursh) Poir., *Picea rubens* и собрали семена *Rubus allegheniensis* Porter, *Vaccinium erythrocarpum* Michx., *Viburnum alnifolium* Marsh., *Rhododendron catawbiense* и *Rh. maximum*. Несколько ниже по склону встретилось чистое насаждение *Betula papyrifera* Marsh., по-видимому, появившееся там после пожара. Сборы пополнились новыми образцами живых растений *Arisaema triphyllum, Veratrum viride* Ait., *Maianthemum canadense, Melanthium hybridum* Walt., *Thalictrum clavatum* DC. и др. В одном из пойменных насаждений мы собрали желуди *Quercus rubra, Q. imbricaria* Michx., плоды *Tilia caroliniana* Mill., *Cornus florida, Sassafras albidum* (Nutt.) Nees, *Car-*

Рис. 4. *Rhododendron maximum* L. в еловом лесу (*Picea rubens* Sarg.)

pinus caroliniana Walt. В самом влажном месте Голубого хребта, где выпадает более 2000 мм осадков, на высоте около 1300 м над ур. моря в густом лесу обильно плодоносили *Acer saccharum, Fagus grandifolia, Aesculus octandra, Quercus alba* L. и др. Стволы деревьев *Tsuga canadensis* достигали здесь диаметра 50—60 см на высоте груди. По разнообразию видов деревьев, обилию лиан и общему облику эти леса напоминают Южное Приморье СССР. Под пологом леса и на опушках растут густые заросли плодоносящего *Rhododendron maximum*. Собрали здесь крупные, довольно приятные на вкус плоды *Prunus americana* Marsh., семена которых, безусловно, представляют интерес для селекционеров.

В лесном поясе горы Пизга в лесу из *Fagus randifolia, Picea rubens, Abies fraseri* и *Betula allegheniensis* собрали семена *Aesculus octandra, Picea rubens, Rubacer odoratum* (L.) Rudberg, *Halesia carolina, Diervilla lonicera, Clintonia borealis*, различных видов Amelanchier, Aronia. Из-под полога деревьев были выкопаны растения: *Eupatorium rugosum* Houttuyn, *Solidago curtissii* T. ex G., *Maianthemum canadense, Hydrophyllum virginianum* L., *Arisaema triphyllum*. Из трещин скальных обнажений у дороги осторожно извлекли нежные растения Heuchera sp.

30 августа вместе с доктором Т. Элайесом и профессором Р. Беллом мы переехали на биологическую станцию университета штата Вирджиния, расположенную в Национальном лесу Джефферсона. В дальнейшей работе экспедиции принял участие директор станции доктор Д. Муррей. В тот же вечер в дубово-каштановом лесу с карией, березой бумажной и желтой и обильным подлеском, в котором господствующее положение занимали высокорослые (до 1,5 м высоты) виды Vaccinium, мы собрали семена *Viburnum cassinoides* L., *Ilex montana* T. ex G., *Hamamelis virginiana*, обеих видов Vaccinium, Ceintonia sp., *Actaea pachypoda* Ell., *Trillium erectum* L., *Medeola virginiana* L., *Amianthium muscaetoxicum* (Walt.) Gray.

На следующий день участники экспедиции подробно ознакомились с растительностью Национального леса. В основном это были 50—60-летние дубравы из *Quercus rubra* var. *borealis* (Michx.) Farwell, *Q. velutina* Lam. с примесью ясеня пенсильванского, клена красного, каштана, карии и березы. Было собрано много семян древесных растений: *Alnus serrulata* (Ait.) Willd., *Sorbus americana* Marsh., *Betula allegheniensis, Cercis canadensis* L., *Oxydendrum arboreum* (L.) DC., *Celtis occidentalis* L., *Viburnum prunifolium* L., *Sambucus canadensis* L., *Rhus typhina* L., *Vitis labrusca* L.; травянистых многолетников: *Anemone virginiana* L., *Asclepias exaltata* L., *Trautvetteria carolinensis* (Walt.) Vail., *Smilacina racemosa* (L.) Desf., *Monarda citriodora* Cerv. ex. Lag. Пополнились сборы и живыми растениями *Trillium erectum* L., *Lilium superbum* L., *Uvularia perfoliata* L.

Во время полевых работ экспедиции основное внимание уделялось сбору семян, гербария, живых растений, представляющих научную ценность и имеющих народнохозяйственное значение. Всего собрано и привезено в Москву 267 образцов семян, 65 образцов живых растений и около 1 100 листов гербария.

Флора северо-восточной части США весьма богата древесными растениями, интродукция которых в СССР представляет несомненный интерес.

За время экспедиции были собраны семена 121 вида и форм древесных пород, среди них большое лесоводственное значение имеют *Abies fraseri, Tsuga canadensis, T. caroliniana, Picea mariana, P. rubens, Fagus grandifolia* и др., семена которых были собраны в различных местообитаниях. *Abies phanerolepis, Alnus crispa* (Ait.) Pursh, *Ilex montana, Lindera benzoin, Sassafras albidum, Vaccinium constablaei* Gray., *V. erythrocarpum, V. myrtilloides* Michx. отсутствуют в коллекциях советских ботанических садов.

Для декоративного садоводства большую ценность представляют привезенные экспедицией семена магнолии (*Magnolia macrophylla* Michx., *M. tripetala, M. acuminata*), конского каштана (*Aesculus neglecta* Lindl., *A. octandra* Marsh.), клена (*Acer pensylvanicum, A. saccharum, A. spicatum*), рододендрона (*Rhododendron maximum, Rh. vaseyi* Gray, *Rh. minus, Rh. catawbiense*). Несомненный интерес для селекционеров представляют семена высокоурожайной ежевики *Rubus allegheniensis*, отличающейся высокой степенью иммунности, а также *Asimina triloba, Juglans nigra,* виды Carya, Corylus, Aronia, Prunus, имеющие съедобные плоды и ягоды. В ботанических садах СССР слабо представлена неморальная травянистая флора востока США. Поэтому весьма ценен сбор семян 59 новых для наших садов видов травянистых растений. Экспедицией привезены семена ряда анцестральных видов, известных в культуре декоративных культиваров *Anemone virginiana, A. canadensis* L., *Rudbeckia hirta* L., *Hibiscus moscheutos* L., *Monarda citriodora, Lobelia cardinalis* L., а также видов, интересных для селекционно-генетической работы с зернокормовыми культурами,— *Elymus canadensis* L., Hordeum sp., Bromus sp. и др.

Помимо семян, для выращивания в ботанических садах СССР были привезены черенки ив и тополей, сеянцы ряда видов хвойных, кленов, рододендронов и травянистые многолетники, которые трудно выращивать из семян или семена которых быстро теряют всхожесть. Во флоре обследованных районов внимание участников экспедиции привлекли общие с флорой СССР виды: *Streptopus amplexifolius* (L.) DC., *Convallaria majalis* L., *Coptis trifolia.*; викарные виды: *Asarum canadense* L., *Caulophyllum thalictroides* (L.) Michx., *Hepatica americana* (DC.) Ker., *Diphylleia cymosa* Michx., а также неморальные виды родов, отсутствующих во флоре СССР: *Medeola virginiana* L., *Podophyllum peltatum* L., *Sanguinaria canadensis* L., *Galax aphylla* L. Интересны представители родов Rudbeckia, Aster, Solidago, Eupatorium, имеющих широкую экологическую амплитуду с центром видового разнообразия в умеренной зоне Северной Америки.

Все привезенные растения после карантинного досмотра высажены на специальном участке Главного ботанического сада. Семена разосланы в десять ботанических садов страны для пополнения коллекций и зонального испытания выращенных из них растений. Сбор гербария в больших масштабах проведен советскими ботаниками в США впервые. Фонды гербария ГБС АН СССР пополнены более чем 500 видами и формами американских растений. Весь привезенный семенной и посадочный материал документирован гербарными образцами, что значительно повышает его научную ценность.

Проведенное экспедиционное обследование столь богатого флористического района США позволило выявить новые возможности использования его растительных богатств для дальнейшей интродукции в СССР.

Во время совместной работы с ботаниками США установлены дружественные и деловые контакты, выяснены основные направления исследований в области интродукции и охраны редких и исчезающих видов растений, а также определены пути дальнейшего сотрудничества.

Главный ботанический сад АН СССР
Полярно-альпийский
ботанический сад-институт
Кировск

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

НОВАЯ КНИГА ПО ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЦИТОЭМБРИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

В. А. Поддубная-Арнольди, Г. Е. Капинос

Издательство «Наукова думка» выпустило в свет монографию Е. Л. Кордюм «Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений»[1]. Книга эта предназначена для специалистов в области общей биологии, морфологии, цитоэмбриологии, систематики и филогении растений, а также для студентов и преподавателей биологических факультетов. Своевременность этого издания очевидна: цитоэмбриологические данные все шире привлекаются при рассмотрении проблем филогении и систематики растений, однако филогенетическое значение многих признаков до сих пор остается спорным и неясным, как и роль в историческом развитии внутренних структур генеративных органов высших растений таких явлений, как параллельная изменчивость, конвергенция и специализация.

В книге подробно обсуждаются становление и эволюция эмбриологических структур покрытосеменных растений в свете общих закономерностей эволюционного процесса. На конкретных примерах рассматриваются основные направления и формы эволюции, способы морфогенетических преобразований, оценивается филогенетическое и таксономическое значение эмбриологических признаков и даются цитологические аспекты эволюции гамет на разных уровнях организации растительного мира.

Следует приветствовать появление книги, в которой сделана новая попытка обсудить эти важные вопросы. Со своей трудной задачей Е. Л. Кордюм справилась; она удачно и квалифицированно систематизировала большой и разнообразный литературный и собственный материал, изложив его с позиций эволюционных учений И. И. Шмальгаузена и А. Н. Северцова в интересной и доступной форме.

Монография, объемом около 20 печ. л., содержит введение, пять глав, заключение, список литературы, предметный указатель и более 50 иллюстраций, в большинстве своем оригинальных.

В главе I последовательно оцениваются таксономическое и филогенетическое значение типов формирования стенки пыльника, тетрад микроспор, мужского и женского гаметофитов, женского археспория, эндосперма- и эмбриогенеза, а также особенностей двойного оплодотворения. Критически проанализировав литературные данные и использовав свои личные наблюдения, Е. Л. Кордюм показала какие из этих признаков имеют более или менее важное значение для систематики и филогении, а какие его не имеют. Несмотря на то, что эту проблему затрагивали многие другие исследователи, Е. Л. Кордюм сумела осветить ее по-новому и предложила свои оригинальные соображения.

Глава II посвящена закономерности становления цитоэмбриологических структур. Автор приходит к заключению о том, что эволюционные преобразования генеративных органов покрытосеменных растений осуществляются путем аббревиаций в сочетании с девиациями различного типа.

В главе III приведены многочисленные примеры параллелизма и конвергенции и рассмотрена их роль в эволюции эмбриональных структур.

Эволюция гамет блестяще описана автором в главе IV. На огромном материале, полученном при помощи световой и электронной микроскопии, Е. Л. Кордюм детально проследила эволюцию гамет у водорослей, мхов, плаунов, хвощей, папоротников, цикадовых, хвойных и покрытосеменных, обнаружив прекрасное знание этих растений.

В последней, пятой, главе на многочисленных примерах показана изменчивость эмбриологических структур — консервативность одних и относительная лабильность других. Вместе с тем автор четко оттенил гетеробатмию (разноступенчатость) и гетерохронию (разновозрастность) этих структур.

Е. Л. Кордюм придает большое значение использованию цитоэмбриологических данных в целях систематики и решения вопросов филогении покрытосеменных, но совершенно правильно указывает на некоторые трудности применения цитоэмбриологического метода для этих целей. В связи с этим она подчеркивает необходимость использования в филогенетических исследованиях комплекса методов, среди которых цитоэмбриологический должен занять важное место.

Несомненным достоинством рецензируемой монографии является то, что в ней впервые обобщается огромный, но разрозненный материал по вопросам таксономического и эволюционного значения цитоэмбриологических признаков, поставлен и обсужден ряд основных проблем эволюционной цитоэмбриологии и намечены пути их дальнейшего решения. Сложность и дискуссионность вопросов становления и эволюционного преобразования внутренних структур генеративных органов растений настоятельно требуют привлечения внимания исследователей к более глубокой и разносторонней разработке эволюционной цитоэмбриологии растений на современном уровне развития биологии, и автору удалось показать это очень убедительно.

Книга написана с большим знанием дела и представляет безусловный интерес для специалистов — ботаников разных направлений.

Главный ботанический сад
АН СССР

[1] *Е. Л. Кордюм.* Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев: Наукова думка, 1978, 219 с., 51 ил.

СОДЕРЖАНИЕ

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

А. Т. Федорук. Древесные экзоты старинных парков Белорусского Полесья 3

Л. Е. Ищенко. Экологические особенности древесных растений флоры Туркмении в культуре 9

И. А. Смирнов. Рост и устойчивость сеянцев хвойных интродуцентов, выращенных из семян разной степени развития 15

Г. Е. Сафонов. Интродукция цингерии Биберштейна на Нижней Волге . . 20

Г. Н. Зайцев. Определение параметров вегетационного периода 24

К. М. Кулиев. Мушмула обыкновенная на Апшероне 26

БИОМОРФОЛОГИЯ

Е. С. Смирнова. Единицы структуры и побеговая система ройены блестящей 28

И. И. Андреева. Морфогенез некоторых южноафриканских клубнелуковичных растений из семейства Iridaceae 31

Л. Г. Назаренко. Результаты изучения морфобиологических признаков сортов эфиромасличной розы 40

И. В. Голубева, Р. В. Галушко. О типах каулифлории у древесных растений в субтропиках Крыма 46

Ю. А. Котухов. Аномалии у интродуцированных луков в Казахстане . . . 49

Е. Л. Нухимовский, И. А. Шретер. Биоморфогения якорцев стелющихся 53

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ

А. М. Шабалина. О химическом составе плодов яблони в условиях Нечерноземной зоны РСФСР 60

Г. И. Шахова, Л. И. Возна, В. Н. Погодина. Некоторые особенности минерального питания листовых форм бегонии 66

И. Р. Рахимбаев, В. Ф. Соломина. Действие пониженных температур на биологическую активность эндогенных цитокининов в луковицах корольковии Северцова 72

М. Миргаёсиев. Влияние влажности почвы на содержание белков в растениях полыни розовоцветковой 76

В. В. Казарян. О содержании пластических веществ и воды в опавших листьях древесных интродуцентов 79

ГЕНЕТИКА, КАРИОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ, ЭМБРИОЛОГИЯ

Б. Б. Янкелевич, А. А. Мелехина, М. А. Эглите. Витаминность ягод гибридов *Ribes nigrum* L × *R. petiolare* Fisch. 83

Е. В. Ивановская. Дифференцировка в митотических циклах и конечная дифференциация клеток растений пшеницы 87

Б. Т. Тодуа. Кариологическое исследование кипариса лузитанского . . . 91

С. О. Гусейнова. Исследование женской репродуктивной сферы лапины крылоплодной 93

Г. Б. Родионова. Эмбриология резухи кавказской 98

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Петр Иванович Лапин (к 70-летию со дня рождения) 107

ИНФОРМАЦИЯ

Б. Н. Головкин, В. И. Некрасов, А. К. Скворцов. Советская ботаническая экспедиция в США 11

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

В. А. Поддубная-Арнольди, Г. Е. Капинос. Новая книга по эволюционной цитоэмбриологии растений 118

УДК 631.529:639.976/977(476)

Федорук А. Т. **Древесные экзоты старинных парков Белорусского Полесья.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 3—8.

Дана характеристика древесных экзотов старинных парков региона (118 таксонов). Указывается их распространение, особенности роста и развития в местных условиях. Приводятся рекомендации по использованию.

Табл. 1, библиогр. 11 назв.

УДК 518.552.4.056:634.017(575.4—25)

Ищенко Л. Е. **Экологические особенности древесных растений флоры Туркмении в культуре.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 9—14.

Излагаются результаты выращивания древесных и полудревесных растений флоры Туркмении в Центральном ботаническом саду АН ТССР (Ашхабад) на поливных землях. Установлено, что поведение растений в новых для них условиях культуры зависит от характера их местообитаний в природе. Процент успешно освоенных видов на поливных землях Ашхабада наиболее высок у ксерофитов — 26,5, намного меньше у мезоксерофитов — 4,8, ксеромезофитов — 2,8, мезофитов — 2,2, самый низкий — у галоксерофитов — 1,2 и галокселомезофитов — 1,0. Сравнительный анализ приживаемости видов флоры Туркмении, произрастающих в природе в различных условиях, позволил сделать вывод о большой перспективности ксерофитов.

Табл. 1, библиогр. 3 назв.

УДК 581.48.552.4:582.475

Смирнов И. А. **Рост и устойчивость сеянцев хвойных интродуцентов, выращенных из семян разной степени развития.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 15—20.

Изучено прорастание семян с различной степенью развития зародыша, рост и устойчивость к отрицательным температурам полученных из них сеянцев. Разделение семян на II—IV классы по степени развития зародыша проведено с использованием метода рентгенографии. Семена IV класса лучше прорастали, а сеянцы, выращенные из них, превосходили по показателям роста и устойчивости сеянцы, полученные из семян других классов. Установлено, что условия листопроизрастания маточных растений оказывают большое влияние на всхожесть семян, а также рост, устойчивость к низким температурам и общую жизнестойкость сеянцев, выращенных из этих семян.

Табл. 4, ил. 3, библиогр. 9 назв.

УДК 631.529:582.542.1(471.46)

Сафонов Г. Е. **Интродукция цингерии Биберштейна на Нижней Волге.** — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 20—23.

Излагаются результаты изучения биологии цингерии Биберштейна [*Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn.] в условиях интродукции в г. Астрахани. Описывается цикл развития, экология, приемы пересадки и ухода. Рекомендуется для декоративных целей.

Ил. 1, библиогр. 6 назв.

УДК 630.551.5(47 + 57—25)

Зайцев Г. Н. **Определение параметров вегетационного периода.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 24—26.

Методом графического решения двух совместных уравнений кривых среднемесячной температуры воздуха и продолжительности дня найдены средние даты начала (5 апреля) и конца (3 октября) вегетационного периода в Москве. Эти даты соответствуют переходу среднесуточной температуры через 0° весной и выпадению первого снега осенью. Приведенный в работе метод может быть применен для определения параметров вегетационного периода любой местности в пределах умеренной зоны.

Табл. 1, ил. 1, библиогр. 1 назв.

УДК 631.529:634.15(479.24)

Кулиев К. М. **Мушмула обыкновенная на Апшероне.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 26—27.

Изучены некоторые биологические особенности растений мушмулы обыкновенной, привезенных на Апшеронский полуостров из ущелья Гюен (Копетдаг, Туркменская ССР). В поливных условиях Апшерона мушмула хорошо растет до шестилетнего возраста, затем рост замедляется. В пору цветения и плодоношения вступает с шести лет, растения хорошо плодоносят, давая полноценные семена. Размножается семенами, прививкой и отводками. Образует много порослевых побегов. В 13 лет растения достигают высоты 4,1 м при диаметре центрального ствола 9 см и диаметре кроны 2,8×2,7 м.

Ил. 1, библиогр. 7 назв.

УДК 581.44:582.925

Смирнова Е. С. **Единицы структуры и побеговая система ройены блестящей.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 28—31.

Исследовано строение побеговой системы южноафриканского вечнозеленого дерева *Royena lucida* (Ebenaceae). Ройена относится к плейомонохазиальным длиннометамерным деревьям. Ствол и скелетные ветви ройены формируются длинными многометамерными побегами. В нижней части каждого однопорядкового побега развиваются видоизмененные листья трех морфологических и функциональных типов. Цветки и соцветия пазушные. Для побеговой системы ройены характерны специализация структур на уровне метамеров и отсутствие ее на уровне побегов. Обилие и одновременное развитие коллатеральных пазушных почек создают сильную загущенность кроны, поэтому в условиях оранжереи необходимо регулярно тщательно прореживать и формировать крону ройены блестящей в соответствии с ее природными особенностями.

Табл. 1, ил. 3, библиогр. 6 назв.

УДК 581.4:582.579

Андреева И. И. **Морфогенез некоторых южноафриканских клубнелуковичных растений из семейства Iridaceae.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 31—39.

Сообщаются результаты изучения побегообразования у интродуцированных видов — *Tritonia crocata* (L.) Ker.-Gawl. и *Lapeyrousia cruentha* Baker — в течение первых двух лет жизни растений. Прослежено формирование клубнелуковиц в онтогенезе, отмечены сходство и отличия их морфогенеза. В связи с тем, что растения изученных видов зацветают в первый год жизни, для декоративных целей, кроме вегетативного размножения детками и замещающими клубнелуковицами, рекомендуется и семенное размножение.

Ил. 4, библиогр. 10 назв.

УДК 581.4:633.811

Назаренко Л. Г. **Результаты изучения морфобиологических признаков сортов эфиромасличной розы.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 40—46.

Приведены данные оценки сортов эфиромасличной розы по весу цветков, числу лепестков, силе роста куста, морозостойкости, числу, форме и величине шипов, способности образования цветочных побегов из дочерних почек, плодоношению при свободном опылении, весу и величине гипантиев, количеству семян, содержанию эфирного масла в цветках, устойчивости против поражения ржавчиной, черной пятнистостью, мучнистой росой.

Табл. 7, библиогр. 7 назв.

УДК 581.44/46:635.976/977(477.9)

Голубева И. В., Галушко Р. В. **О типах каулифлории у древесных растений в субтропиках Крыма.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 46—49.

По морфологии генеративных побегов и топографии их возникновения для древесных растений в субтропиках Крыма определены четыре типа каулифлории. Простая каулифлория (*Cercis siliquastrum* L.) и простая затухающая каулифлория (*Ficus carica* L., *Prosopis velutina* Woot., *Ilex aquifolium* L., *Ilex perado* Aiton) свойственны растениям с крайне специализированными генеративными побегами. Ложная каулифлория (*Corylus avellana* L.) и ложная затухающая каулифлория (*Coriaria myrtifolia* L., *C. japonica* A. Gray, *Albizzia julibrissin* Durazz.) характерны для растений с неспециализированными цветочными побегами, способными к редукции вегетативной сферы. В развитии крайне специализированного генеративного побега *Cercis siliquastrum* обнаружена вегетативная фаза, что позволило выяснить природу простой каулифлории.

Ил. 3, библиогр. 10 назв.

УДК 631.529:635.965.285(574.3)

Котухов Ю. А. **Аномалии у интродуцированных луков в Казахстане.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 49—53.

Описаны различные аномалии у растений 124 видов рода Allium (различного эколого-географического происхождения), интродуцируемых в условиях Алтайского ботанического сада. Дан краткий сравнительный анализ вегетационных периодов 1975 и 1976 гг., характеризовавшихся массовым появлением аномалий. Аномалии репродуктивных и вегетативных органов чаще всего встречаются у луков с Алтая и из Западной Сибири. Для группы луков Средней Азии, особенно из секции Molium, характерна вивипария.

Библиогр. 10 назв.

УДК 581.4:582.751.7

Нухимовский Е. Л., Шретер И. А. **Биоморфогения якорцев стелющихся.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 53—59.

Приводятся результаты исследования в Туве и Горно-Алтайской АО биоморфогении *Tribulus terrestris* L., которая осуществляется по типу гаплоонтогенезов, т. е. онтогенезов без вегетативного размножения. Выявлены основные возрастные стадии якорцев стелющихся и показаны важнейшие эколого-морфологические особенности организации этого вида. Подробно рассмотрен тип полисимподиального нарастания, свойственный побеговой системе взрослых особей.

Ил. 2, библиогр. 8 назв.

УДК 581.192:634.11(47+57—25)

Шабалина А. М. **О химическом составе плодов яблони в условиях Нечерноземной зоны РСФСР.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 60—66.

Приведены данные изучения содержания сухого вещества, аскорбиновой кислоты, суммы сахаров и общей кислотности в плодах 95 сортов яблони из коллекции Главного ботанического сада АН СССР. Выделены сорта, наиболее богатые питательными веществами.

Табл. 2, библиогр. 10 назв.

УДК 581.133.8:582.685

Шахова Г. И., Возна Л. И., Погодина В. Н. **Некоторые особенности минерального питания листовых форм бегоний.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 66—72.

Изложены результаты трехлетних опытов по изучению влияния минеральных подкормок на рост и развитие листовых форм бегоний (*B. rex* Putz., *B. masoniana* Irmsch., *B. diadema* Lind.). Показано, что листовые формы бегоний отличаются высокой потребностью в элементах минерального питания и уже через 30—40 дней после посадки нуждаются в регулярных подкормках. Наиболее эффективна подкормка растворином марки 18 : 6 : 18 с соотношением элементов N : P : K, равным 3 : 1 : 3. Регулярная подкормка растворином (раз в 7—10 дней) оказала положительное влияние на декоративность растений — увеличилось число, размер и площадь поверхности листьев. Менее благоприятным оказалось соотношение основных элементов в подкормке, равное 5 : 1 : 5. Односторонняя подкормка азотом, особенно в холодные влажные годы, не рекомендуется в связи со снижением декоративных качеств растений и их устойчивости к грибным заболеваниям. Со второй половины первого года вегетации доза вносимых удобрений должна быть увеличена вдвое (с 0,2 до 0,4%).

Табл. 1, ил. 3, библиогр. 4 назв.

УДК 581.143

Рахимбаев И. Р., Соломина В. Ф. **Действие пониженных температур на биологическую активность эндогенных цитокининов в луковицах корольковии Северцова.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 72—75.

В связи с выяснением роли фитогормонов в процессе стратификации изучены эндогенные цитокинины в эндемичном декоративном растении — корольковии Северцова. Луковицы обрабатывали холодом в течение 8 нед при 4—6°. Луковицы, подвергавшиеся обработке, быстро выходили из состояния покоя, интенсивно росли, нормально цвели и плодоносили. Контрольные луковицы выходили из состояния покоя на 25—20 дней позже, растения были карликовыми и увядали, не достигнув фазы цветения. В луковицах обнаружены цитокининоподобные вещества, располагающиеся при хроматографировании в системе бутанол—уксусная кислота—вода (12 : 3 : 5) в зонах с R_f 0,20, 0,40, 0,70 и 0,80. Показано, что при действии пониженных температур в период покоя значительно возрастает уровень биологической активности эндогенных цитокининов. Предполагается, что благоприятное воздействие холода на ростовые процессы обусловлено повышением уровня биологической активности эндогенных цитокининов.

Ил. 2, библиогр. 3 назв.

УДК 581.19:582.998.2

Миргаёсиев М. **Влияние влажности почвы на содержание белков в растениях полыни розоволветковой.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 76—79.

В условиях пустынь Восточного Памира, где главной доминантой являются формации полыни, искусственное и естественное увеличение влажности почвы приводит к усилению накопления белков в растениях только в первой половине вегетационного периода. При избыточном увлажнении почвы ксерофитные полукустарнички выпадают. Реакция растений на увлажнение почв изменяется по мере старения особей.

Табл. 2, библиогр. 5 назв.

УДК 581.13:631.529:634.17

Казарян В. В. **О содержании пластических веществ и воды в опавших листьях древесных интродуцентов.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 79—82.

Показано, что одним из физиологических показателей степени приспособленности древесных растений к данным условиям среды является количество ассимилятов и воды в опавших листьях. Чем оно меньше, тем более приспособленным можно считать растение к данным почвенно-климатическим условиям.

Ил. 4, библиогр. 11 назв.

УДК 575.12:634.721

Янкелевич Б. Б., Мелехина А. А., Эглите М. А. **Витаминность ягод гибридов *Ribes nigrum* L. × *R. petiolare* Fisch.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 83—86.

Изучена изменчивость содержания витамина С и Р-активных соединений в ягодах гибридов F_1 и F_2 *Ribes nigrum* L. × *R. petiolare* Fisch. Установлен характер наследования этих признаков, величина частоты выщепления С-высоковитаминных форм и отрицательных трансгрессий по Р-активности. Показано, что отбор форм с Р-активностью ягод на уровне исходных форм и выше более эффективен в F_1, чем в F_2.

Табл. 4, библиогр. 5 назв.

УДК 576.35:633.11

Ивановская Е. В. **Дифференцировка в митотических циклах и конечная дифференциация клеток растений пшеницы.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 87—90,

Исследована дифференциация клеток и тканей у пшеницы и в F_1 ее отдаленных гибридов. Выделены две принципиально различающиеся фазы дифференцировки клеток: 1) ранняя дифференцировка, происходящая в процессе митотических циклов; 2) конечная дифференцировка (КД), осуществляющаяся клеткой, вышедшей из митотических циклов в G_1 или в G_2. Охарактеризованы типы дифференцирующих и воспроизводящих делений, дана схема клеточного цикла, показывающая отношения митотических циклов и процессов дифференцировки. Предполагается наличие в интерфазах синтезов регуляторных веществ, определяющих характер протекающих делений.

Ил. 4, библиогр. 10 назв.

УДК 576.34/35:582.477

Тодуа Б. Т. **Кариологическое исследование кипариса лузитанского.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 91—93.

Исследование показало, что диплоидное число хромосом ($2n$) кипариса лузитанского равно 22. Все хромосомы метацентрические. Определен индекс спирализации хромосом, абсолютная и относительная длина хромосом, центромерный и плечевой индекс, на основе которых построены поликариограмма и идиограмма гаплоидного набора хромосом.

Табл. 1, ил. 2, библиогр. 7 назв.

УДК 581.3:582.628.2

Гусейнова С. О. **Исследование женской репродуктивной феры лапины крылоплодной.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с.93—98.

У реликта третичной флоры Кавказа — лапины крылоплодной — изучены развитие соцветий, морфология семяпочки, макроспорогенез, женский гаметофит, начальные фазы эмбриогенеза и развития эндосперма. Описаны особенности формирования интегумента, микропиле и крыловидных выростов семяпочки.

Табл. 1, ил. 3, библиогр. 21 назв.

УДК 581.3:582.683.2

Родионова Г. Б. **Эмбриология резухи кавказской.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1979, вып. 111, с. 98—106.

Показано, что семяпочка *Arabis caucasica* двупокровная, тенуинуцеллятная, анакампилотропная ко времени оплодотворения и анаамфитропная ко времени первого деления зиготы. Нуцеллус Arabis развит меньше, чем у Lunaria, Hesperis, Macropodium, и разрушается быстрее, чем у них. Женский археспорий многоклеточный, макроспороцитов от одного до трех-четырех, имеются потенциально спорогенные клетки. Зародышевый мешок нормального типа, эндосперм ядерный, зародыш развивается в соответствии с вариацией — Capsella. На основании сравнительного анализа эмбриологических признаков Arabis и представителей триб: Brassiceae, Lepidieae, Hesperideae, Lunarieae, делается вывод о том,что положение трибы Arabideae более обоснованно в системе Щульца, чем в системе Янхена. Данные сравнительной эмбриологии подтверждают правильность включения рода Erysimum в трибу Arabideae по Гайеку. По степени редукции семяпочки и развитию женского археспория этот род более близок к Arabis, чем к Hesperis.

Ил. 4, библиогр. 20 назв.

Бюллетень
Главного Ботанического сада

выпуск 111

Утверждено к печати
Главным ботаническим садом
Академии наук СССР

Редактор издательства *Т. И. Белова*
Художественный редактор *Н. Н. Власик*
Технические редакторы *Н. Н. Плохова, Л. И. Куприянова*
Корректор *Е. Н. Белоусова*

ИБ № 16132

Сдано в набор 01.IX.78.
Подписано к печати 26.01.79.
Т-02815. Формат 70×108¹/₁₆
Бумага типографская № 1
Гарнитура обыкновенная
Печать высокая
Усл. печ. л. 11,2. Уч.-изд. л. 11,1
Тираж 1550 экз. Тип. зак. 937
Цена 1 р. 70 к.

Издательство «Наука»
117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94а

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

В МАГАЗИНАХ «АКАДЕМКНИГА»

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ:

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 94. 1974. 104 с. 97 к.

Выпуск открывается сообщением, подводящим итоги интродукции деревьев и кустарников в Нижнем Поволжье. Сообщается также о результатах интродукции видовых групп и отдельных видов в различных районах. Публикуются данные о находках новых растений и о таксономии некоторых родов и видов. В выпуск входят данные по биохимии и физиологии интродуцентов, по семеноведению, защите растений от болезней и вредителей и информация о текущей жизни ботанических садов.

Книга рассчитана на биологов, ботаников, агрономов, лесоводов и широкие круги любителей и испытателей природы.

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 98. 1975. 92 с. 58 к.

В выпуске публикуются результаты научных исследований, проведенных в Главном ботаническом саду и в системе ботанических садов по основным разделам тематики (интродукция и акклиматизация, отдаленная гибридизация, селекция, охрана природы, зеленое строительство), а также сообщения о текущей научной работе в ботанических садах.

Книга рассчитана на научных сотрудников ботанических садов, ботаников, агрономов и на широкие круги любителей-растениеводов.

ВАСИЛЬЧЕНКО И. Т. и ВАСИЛЬЕВА Л. И.
Гербарии Советского Союза. Справочник. 1975. 60 с. 27 к.

Книга представляет собой справочник, в котором помещены сведения о 66 гербариях Советского Союза. Приведены данные об основных их коллекциях и коллекторах, о специальных коллекциях (карпологических, палинологических и др.), о наличии типового материала для каждого из гербариев, данные о штате и специализации сотрудников. Указывается важнейшая литература о каждом гербарии.

Издание рассчитано на ботаников широкого профиля, сотрудников советских и зарубежных гербариев.

Заказы просим направлять по одному из перечисленных адресов магазина «Книга — почтой» «Академкнига»:

480001 **Алма-Ата,** 91, ул. Фурманова, 91/97;
370005 **Баку,** 5, ул. Джапаридзе, 13;
734001 **Душанбе,** проспект Ленина, 95;
252030 **Киев,** ул. Пирогова, 4;
443002 **Куйбышев,** проспект Ленина, 2;
197110 **Ленинград,** П-110, Петрозаводская ул., 7;
220012 **Минск,** Ленинский проспект, 72;
117192 **Москва,** В-192, Мичуринский проспект, 12;
630090 **Новосибирск,** 90, Морской проспект, 22;
620151 **Свердловск,** ул. Мамина-Сибиряка, 137;
700187 **Ташкент,** ул. Дружбы народов, 6;
450059 **Уфа,** 59, ул. Р. Зорге, 10;
720001 **Фрунзе,** бульвар Дзержинского, 42;
310003 **Харьков,** Уфимский пер., 4/6.