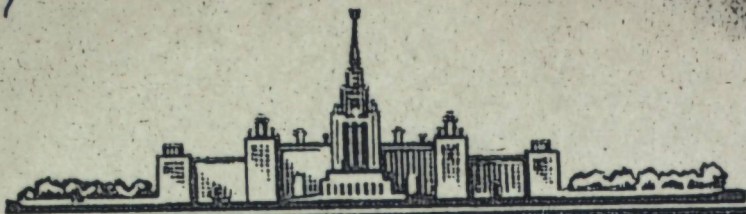


57  
A57



На правах рукописи

**Н. М. СОЛОВЬЕВА**

**РОСТ И РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ БОЯРЫШНИКА  
В УСЛОВИЯХ МОСКВЫ**

(03.094 — Ботаника)

Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

**ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА · 1970**

Работа выполнена в Ботаническом саду Московского университета имени М. В. Ломоносова.

Научный руководитель — доктор биологических наук, профессор Н. А. Базилевская.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор Л. В. Кудряшов, доктор биологических наук Е. З. Окнина.

Ведущее научно-исследовательское учреждение — кафедра селекции и дендрологии Московского лесотехнического института.

Автореферат разослан «        » 1971 г.

Защита диссертации состоится «        » 1971 г. на заседании Ученого совета биолого-почвенного факультета МГУ. Ваши отзывы и замечания присылайте по адресу: Москва, В-234, Ленинские горы, Биолого-почвенный факультет МГУ.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке.

Ученый секретарь

Н. С. Александрова

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М. В. ЛОМОНОСОВА

Боярышник — ценная декоративная порода, которая используется в различных видах зеленого строительства. Род *Crataegus* полиморфный и насчитывает большое число видов, но видовой ассортимент его, применяемый в озеленении, очень ограничен. Расширение видового состава боярышника желательнее еще и потому, что он является также плодовым и лекарственным растением. Всесоюзным совещанием по введению в культуру новых полезных растений боярышник рекомендован для изучения как порода, заслуживающая более широкого применения в декоративном садоводстве.

Биология боярышников еще мало изучена. Из специальных работ, посвященных изучению особенностей роста и развития боярышников в определенных климатических условиях, можно назвать только следующие работы: Ф. Н. Русанов /1965/ "Интродуцированные боярышники Ботанического сада УрСССР", Е. З. Бобореко /1967/ "Интродуцированные боярышники в Белорусской ССР и перспективы их использования", Х. Эссенова /1968/ "Интродуцированные виды *Crataegus* в условиях Туркмении".

Судя по литературным данным специальных исследований роста, развития и зимостойкости боярышников в условиях Москвы не проводилось. Поэтому для более широкого использования их в культуре и для расширения ассортимента видов, применяемых в озеленении Москвы и средней полосы Европейской части СССР, нами проведено изучение особенностей роста и развития 23 видов, разновидностей и форм боярышника в условиях Москвы.

Рукопись / 149 страниц машинописного текста / состоит из введения, 4 глав, заключения и выводов. Список литературы включает 168 названий на русском и 25 на иностранных языках. Рукопись содержит 16 таблиц, 10 рисунков и 72 фотографии, в том числе 40 микрофотографий.

I-1794

Центральная научная  
БИБЛИОТЕКА  
Академии наук Киргизской ССР

## Глава I. Направление, объект и методы исследования.

## Раздел I. Объект и место работы.

Изучение роста и развития боярышников велось по следующим направлениям:

1. Общий цикл роста и развития, начиная от появления проростков до наступления половозрелого состояния.
2. Сезонный цикл роста и развития, включая внутрипочечное развитие цветonoсных побегов.
3. Зимний покой и морозостойкость генеративных почек.
4. Причины низкой всхожести косточек некоторых видов.

Объектом работы являлась коллекция боярышников, собранная в дендрарии Ботанического сада Московского университета. Сад расположен на Ленинских горах, в наиболее высокой части юго-запада Москвы. Средний минимум температуры воздуха здесь немного выше, чем в других местах Москвы. Основные наблюдения велись над следующими видами боярышника.

Систематическое положение вида / по Поляковой, 1939; Böhder, 1949/	Область распространения	Происхождение и возраст растений	Число растений
I	2	3	4

## Секция Pinnatifidae Zbl.

- |                               |                              |                                  |   |
|-------------------------------|------------------------------|----------------------------------|---|
| I. <i>C. pinnatifida</i> Vge. | Д. Восток, Корея, Сев. Китай | Семена с Д. Вост., всходы 1951г. | 6 |
|-------------------------------|------------------------------|----------------------------------|---|

## Секция Sanguineae Zbl.

Цикл Sanguineae Pojark.

- |  |                                |  |    |
|--|--------------------------------|--|----|
| 2. <i>C. sanguinea</i> Pall.                 | В. Европа, Сибирь, Монголия    | Питомник ВНИИЛХ /Москов. обл./ 19.53г. раст. 3 лет | 15 |
| 3. <i>C. dahurica</i> Koehne                 | В. Сибирь, Д. Вост. С-В. Китай | Питомник ВНИИЛХ 19.53г. раст. 3 лет                | 10 |
| 4. <i>C. altaica</i> Lge.                    | Зап. Сибирь, Ср. Азия          | Гл. Бот. сад АН СССР осень 1951г. 3 лет            | 46 |
| 5. <i>C. altaica v. incisa</i> C.K. Schneid. | -"-                            | Гл. Бот. сад, осень 1951г., раст. 3 лет            | 15 |

I	2	3	4
6. <i>C. maximowiczii</i> C.K. Schneid. Ряд Nigrae A. Pojark.	В. Сибирь, Д. Вост.	Семена с Д. Вост. всходы 1953г.	10
7. <i>C. chlorosarca</i> Maxim.	Д. Вост., Япония	Акад. комм. хоз. питомн. /Москва/, 19.53г., раст. 3 лет	10
8. <i>C. schroederi</i> Koehne	Видимо форма <i>C. chlorosarca</i>	Семена с Уральск. оп. ст. /Свердловск/ всходы 1951г.	II
9. <i>C. nigra</i> Waldst. et Kit. Секция <i>Oxyacantha</i> Zbl. Ряд <i>Oxyacanthae</i> A. Pojark.	Зап. Европа	Семена из филиала Бот. сада МГУ, всходы 1951г.	3
10. <i>C. oxyacantha</i> L.	Зап. Европа	Семена из бот. сада г. Табор /Чехословакия/, всходы 1953г.	I
II. <i>C. oxyacantha</i> f. <i>splendens</i> C.K. Schneid. Ряд <i>Ambiguae</i> A. Pojark.	Саловая форма	Бот. ин-т им. Комарова 3 /Ленинград/, 1953г. раст. 3 лет	3
12. <i>C. songorica</i> C. Koch Ряд <i>Kurtostylae</i> A. Pojark.	Ср. Азия	Семена из Гл. Бот. сада, всходы 1953г.	3
13. <i>C. turkestanica</i> A. Pojark. Ряд <i>Monogyna</i> A. Pojark.	Ср. Азия	Семена из Бот. сада АН ТуркмССР /Ашхабад/, всходы 1952г.	5
14. <i>C. monogyna</i> Jacq. Вид гибридного происхождения	Зап. Европа, Кавказ	Рига, осень 1952г. растения 4 лет	20
15. <i>C. altaicensis</i> A. Pojark. <i>C. songorica</i> x <i>C. altaica</i>	Ср. Азия	Лесостеп. оп. станц. /Липец. обл./, 19.52г. растения 3 лет	20
Секция <i>Molles</i> Sarg.			
16. <i>C. submolles</i> Sarg.	В. Сев. Америки	Лесостеп. оп. станц. 19.52г., растения 3 лет	10
17. <i>C. arnoldiana</i> Sarg.	В. Сев. Америки	Семена из оп. пункта ВНИИЛХ /Камшин/ всходы 1952г.	25
Секция <i>Tenuifoliae</i> Sarg.			
18. <i>C. flabellata</i> (Bosc) C. Koch	В. Сев. Америки	Бот. ин-т им. Комарова / Ленинград/, 1953г., раст. 3 лет	2

I	2	3	4
<u>Секция</u> <i>Rotundifoliae</i> Ettl.			
19. <i>C. rotundifolia</i> Moench	В. Сев. Америки	Москов. комбинат, весна 1953г. растения 4 лет.	13
<u>Секция</u> <i>Crus galli</i> Loud.			
20. <i>C. crus galli</i> L.	В. Сев. Америки	Происхожд. неизвестно, всходы 1951г.	3
<u>Секция</u> <i>Punctatae</i> Loud.			
21. <i>C. punctata</i> Jacq.	В. Сев. Америки	Семена из Москвы, всходы 1953г.	4
<u>Секция</u> <i>Macracanthae</i> Loud.			
22. <i>C. macracantha</i> Lodd.	В. Сев. Америки	Семена из Гл. Бот. сада, всходы 1960г.	6
23. <i>C. prunifolia</i> (Marsh.) Pers	В. Сев. Америки	Бот. ин-т им. Комарова / Ленинград /, 1953г., раст. 3 лет	5
возможно гибрид <i>C. macracantha</i> x <i>C. crus galli</i>			

Определения видов были проверены А.И. Поярковой.

Кроме того, некоторые наблюдения были проведены над растениями тех же видов, но полученных из других мест, а также над растениями еще 18 видов.

## Раздел 2. Методы исследования.

Фенологические наблюдения за развитием проростков, сеянцев и взрослых растений велись по программе Фенологической комиссии Географического общества СССР, но несколько измененной и расширенной нами. Ежегодный учет обмерзаемости проводился по шкале С.Я. Соколова.

Для изучения особенностей роста измеряли: периодически высоту и прирост растений; длину вегетативных побегов у трех растений каждого вида, раз в 5 дней; длину междоузлий удлиненных побегов; длину цветоносных побегов с подсчетом числа листьев, пазушных почек на побеге и числа цветков в соцветии.

Формирование генеративных почек изучали анатомо-морфологическим методом. Предварительно измеренные почки препарировали, удаляя все чешуи и покровные листья /при этом подсчитывали их число/.

Заложение цветков и степень их развития просматривали под бинокулярным микроскопом. В зимне-весенний период учитывали повреждение почек низкими температурами. Формирование почек и развитие цветков в 1967 г. изучено на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятой методике.

Глубину зимнего покоя генеративных почек определяли путем наблюдения за обособлением протоплазмы и динамикой запасных веществ по методике, предложенной П.А. Генкель и Е.З. Окниной /1954/.

Определение жизнеспособности пыльцы проводили проращиванием ее во влажных камерах / Кострикова, 1945 /

Для изучения причин низкой всхожести у 15 видов боярышника исследовали косточки из плодов, собранных с одних и тех же деревьев в Ботаническом саду МГУ, а также косточки из плодов, собранных в других ботанических садах. Для анализа вскрывали по 100 косточек в двукратной повторности, при этом учитывали: число бессемянных косточек, косточек с нормальными, шуплыми и пораженными семеедом семенами. Одновременно была измерена толщина перикарпия штангенциркулем в области шва и вычислена средняя толщина его из 20 промеров.

## Глава II. Рост и развитие боярышников.

Сведений о росте и развитии боярышников в литературе мало и они очень разрознены. В основном опубликованы данные о высоте и зимостойкости видов в различных пунктах. По Москве имеются наблюдения Главного Ботанического сада АН СССР / 1959 / о росте и зимостойкости 27 видов и форм боярышника и наблюдения В.А. Новожиловой и М.И. Опекуновой / 1955 / о росте и зимостойкости 6 видов боярышника на питомнике Академии коммунального хозяйства им. К.Д. Памфилова /АКХ/ и в городских насаждениях.

## Раздел I. Рост и развитие боярышников на разных этапах онтогенеза.

При изучении биологии боярышников нами были изучены отдельные этапы онтогенеза начиная с проростания семян. Проростание у всех

изученных видов надземное. Первый лист образуется приблизительно через неделю после появления семядолей, следующие листья появляются почти с такими же интервалами. Через 30-40 дней после появления всходов, а у видов южного происхождения через 60-70 дней, начинается пожелтение и отмирание семядолей. К моменту полного отмирания семядолей проростки имеют 4-5 листьев, у видов южного происхождения 6-7; гипокотиль одревесневает, имеет длину 2,5-4,0 см; эпикотиль 1-2 см, главный корень 3-7 см.

Высота однолетних сеянцев значительно варьирует как у растений одного вида, так и среди растений одного образца. В среднем она бывает 5-10 см. Сеянцы видов южного происхождения часто имеют продолжительный непрерывный или вторичный и даже третичный рост, что приводит к большей высоте их. Рост сеянцев таких видов продолжается до глубокой осени и терминальная почка часто не успевает заложиться.

Ветвление у боярышников начинается на втором - третьем году жизни. Но у видов, сеянцы которых имеют вторичный рост, было отмечено начало ветвления и на первом году жизни, когда вторичный рост начался как из терминальных, так и из пазушных, расположенных близко к терминальной, почек.

На второй год прирост у боярышников достигает 20-40 см, в последующие годы - до 60 см. Растения большинства изученных видов к 1968 г. имели возраст 16-20 лет. Высота их приближалась к высоте растений этих видов на родине и у многих видов превышала высоту растений того же возраста, растущих в других пунктах Европейской части СССР /Архангельск, Ленинград, Минск, Липецкая обл. Горький/. По сравнению с высотой растений, произрастающих в других пунктах Москвы - Останкино /ГЭС, питомник АКХ/ и в городских насаждениях, оказалось, что в условиях Ленинских гор растения некоторых видов достигли большей высоты. Вероятно, в этом сказались влияние микроклимата Ленинских гор.

Наступление половозрелого состояния у растений большинства изученных видов произошло в возрасте 5-8 лет. Возраст наступления половозрелого состояния у растений одного и того же вида может изменяться в зависимости от происхождения семян. В первый год цветения было слабым и наступало позже, чем в последующие годы; у растений некоторых видов плоды не завязывались и плодоношение начиналось со следующего года. Самый ранний переход к половозрелому состоянию наблюдался у *S. almaatensis* в четырехлетнем возрасте. Нами отмечено, что виды секции *Sanguinea* начинали цвести раньше других видов - в 5-6 лет. Самое позднее наступление половозрелого состояния наблюдали у *S. prunifolia* в 11 лет и у *S. crus galli* в 15 лет. По сравнению с данными для Минска /Бобореко, 1967/ и Лесостепной опытной станции /Мисник, 1956/ первое цветение у боярышников в Москве наступает раньше - почти в том же возрасте, что и в Ташкенте /Русанов, 1965/.

#### Раздел 2. Рост вегетативных побегов и зимостойкость боярышников.

В период 1955-1963 гг. нами была изучена динамика роста вегетативных побегов у 21 вида боярышника. Это изучение показало, что продолжительность роста побегов зависит от происхождения вида и от возраста растений. Более продолжительный рост имеют удлиненные побеги, растущие из терминальных почек.

Разница в продолжительности роста побегов в зависимости от происхождения вида особенно значительна у растений в первые годы их жизни. У сеянцев изученных дальневосточных, сибирских и большинства североамериканских видов основной рост побегов происходит в мае, июне, незначительный рост может быть и в июле /40-70 дней/. Среди североамериканских видов отличаются длительным ростом молодые растения видов, имеющих более южные ареалы /*S. crus galli*, *S. punctata*/ и гибридный вид *S. prunifolia* /80-100 дней/. У сеянцев европейских видов /*S. kurtostylla* Fingerh., *S. monogyna*, *S. oxycantha*/ рост побегов продолжается до августа, свыше 100 дней. Рост до августа,

сентября, а иногда до заморозков наблюдали у сеянцев кавказских видов *C. orientalis* Pall., *C. pseudoheterophylla* A. Pojark. южно-европейского вида *C. azarolus* L. среднеазиатских видов *C. pseudoambigua* A. Pojark., *C. pontica* C. Koch, гибрида с *C. crus galli* - *C. lavalleyi* Hering. У видов, рост сеянцев которых продолжался до сентября и дольше - 120 и более дней, в первые две зимы, когда растения были еще небольшие и находились под снегом, обмерзала большая часть прироста, затем стала обмерзать 2-3-летняя древесина и растения погибли.

С увеличением возраста растений, особенно с переходом в половозрелое состояние, период роста побегов сократился. У взрослых растений большинства изученных видов основной рост побегов из терминальных почек происходит в мае - 70-90 до 100% прироста. Но у растений некоторых видов (*C. монголуа*, *C. oxycantha* f. *splendens*, *C. turkestanica*) / значительная часть прироста бывает и в июне, а у *C. crus galli* на июнь приходится основной прирост. Средняя продолжительность роста побегов 30-40 дней, а у только-что перечисленных видов - 50-60 дней. Рост укороченных побегов из пазушных почек продолжается 20-30 дней и заканчивается к середине мая.

У видов с коротким периодом роста удлиненных побегов, кривые изменения длины междоузлий одновершинные; побег имеет небольшое число междоузлий 10-15, с быстрым нарастанием и уменьшением их длины, максимальная длина междоузлий - 6 см. У видов с более длительным ростом побегов одновершинность кривой выражена слабее, нарастание длины первых и уменьшение длины последних междоузлий идет постепенно, число междоузлий достигает 20-25 и они короче.

Вторичный рост побегов, наблюдавшийся нами у молодых растений некоторых видов, можно отнести по классификации И.А. Грузинской к категории Ивановых побегов, так как между весенним и вторичным ростом имеется период покоя 15-25 дней. Вторичный рост побегов чаще

наблюдался у молодых растений видов южного происхождения. У растений, достигших половозрелого состояния, вторичный рост происходил очень редко. И только у половозрелых растений *C. crus galli* ежегодно часть побегов имела вторичный рост, затягивавшийся до осени.

### Раздел 3. Сезонное развитие боярышников.

С 1953-1968 гг. нами были проведены многолетние /от 8 до 15 лет/ фенологические наблюдения за сезонным развитием боярышников /Соловьева, 1962/. Вегетация у растений изученных видов в Москве начинается почти одновременно, с отклонением в 1-3 дня, примерно в середине апреля. Более поздним, в среднем на неделю, началом вегетации выделяется *C. crus galli*. Дата начала вегетации колебалась по годам, но почти всегда у большинства видов набухание почек наступало сразу после того дня, как среднесуточная температура начинала превышать 5°C. Самое раннее начало вегетации было отмечено в 1968 г. - 3 апреля, самое позднее в 1958 г. - 19 апреля. Полное облиствление у большинства видов происходит в конце первой, начале второй декады мая.

В числе первых, когда сумма эффективных температур /выше 5°C/ достигает 180-220°, в конце второй, начале третьей декады мая начинают цвести растения сибирских и дальневосточных видов. Из видов этого происхождения поздним цветением выделяется *C. pinnatifida*, распространенный южнее. В это же время начинают цвести и некоторые североамериканские виды /*C. arnoldiana*, *C. flabellata*, *C. rotundifolia* и *C. submollis*/. Большинство видов боярышника в Москве цветут в третьей декаде мая. Самыми последними, когда сумма эффективных температур достигает 360°, в первой декаде июня зацветают североамериканские виды с более южными ареалами /*C. crus galli*, *C. macrocarpa*/, *C. prunifolia*, садовая форма *C. oxycantha* f. *splendens* и среднеазиатский вид *C. turkestanica*. Самое раннее начало цветения боярышников было отмечено в 1967 г. - 9 мая, самое позднее в 1964 г. - 26 мая. Продолжительность цветения одного растения боярышника в среднем

у большинства видов 5-7 дней, период массового цветения 2-3 дня. Период цветения боярышников, от начала цветения первых видов до цветения последних, продолжается около месяца.

Если разница по времени зацветания крайних видов бывает в среднем две недели, то по времени созревания плодов разрыв между видами достигает двух месяцев. У растений сибирских и дальневосточных видов плоды созревают в конце июля, начале августа, через 65-75 дней после начала цветения / у *C. pinnatifida* - через 95 дней/. У растений европейских и среднеазиатских видов плоды созревают в августе, начале сентября. Позже всех, через 100 и более дней, во второй половине сентября, октябре созревают плоды североамериканских видов.

Изменение окраски листьев и листопад раньше наступают у сибирских и дальневосточных видов - в августе, сентябре. У остальных видов листопад проходит в октябре. У видов с продолжительным ростом побегов / *C. crus galli*, *C. monogyna*, *C. oxycantha f. splendens* / окраска листьев мало меняется и листопад задерживается до ноября. В облиственном состоянии в Москве боярышники находятся 150-170 дней.

Если в начале вегетации разница в ритме сезонного развития между видами бывает незначительной, то по мере прохождения вегетации она увеличивается и приводит к разной продолжительности вегетационного периода у видов разного происхождения. Сибирские и дальневосточные виды имеют самый короткий вегетационный период 168-173 дня. У североамериканских, европейских и среднеазиатских видов вегетация продолжается 180-190 дней, а у *C. crus galli*, *C. monogyna*, *C. oxycantha f. splendens* до 200 и более дней.

### Глава III. Формирование генеративных почек боярышников.

Очень важным моментом в сезонном развитии растений является формирование генеративных почек. Специальных исследований, посвященных изучению этого вопроса у боярышников, судя по литературным

данным, не проводилось. С 1961 по 1964 гг. и в 1967 г. нами было проведено изучение формирования генеративных почек, начиная от их заложения до полного сформирования цветоносных побегов и цветков, у 8 видов боярышника разного происхождения: дальневосточных и сибирских - *C. dahurica*, *C. pinnatifida*, *C. sanguinea*; среднеазиатских - *C. almatensis*, *C. altaica*, *C. turkestanica*; североамериканского - *C. submollis* и саловой формы *C. oxycantha f. splendens*. Взятые для изучения виды различаются по срокам цветения и по зимостойкости.

### Раздел I. Морфология цветоносных побегов боярышников.

Генеративные почки боярышников формируются как на удлиненных, так и на укороченных побегах. На удлиненных побегах они бывают терминальные и пазушные, на укороченных - терминальные. У молодых растений генеративные почки закладываются на удлиненных побегах; с увеличением возраста растений, когда рост побегов сокращается, больше генеративных почек закладывается на укороченных побегах.

Генеративные почки у разных видов боярышника значительно отличаются по форме, окраске и размеру, особенно у видов, относящихся к разным секциям. К осени в них бывает полностью сформирован зачаточный побег с соцветием. Н. Е. Булыгин /1965/ относит цветоносные побеги боярышников к типу слабоспециализированных генеративно-ростовых побегов, т. е. к побегам, несущим настоящие листья часто в несколько меньшем числе, чем ростовые, и имеющим одну или несколько почек возобновления. Цветоносные побеги изученных нами видов имеют длину 2-10 см и несут 2-7 листьев нормальной величины и формы. Часто сверху и, особенно, внизу побега располагаются листья меньшего размера и сильно отличающиеся по форме; сверху это крошечные листья, в пазухах которых закладываются боковые оси соцветия, нижние листья являются переходными от чешуй. В пазухах 1-4 листьев в средней части побега бывает заложены ооковные почки. Побег заканчивается соцветием.

Соцветие у боярышника многие авторы определяют как щиток

12  
/ Robinson и Fernald ,1908; Rehder ,1949; Комарницкий,1950, Britton и Brown ,1952; Тахтаджян,1964/, как щитковидное, реже зонтиковидное соцветие / Полякова,1939; Полетико,1954/, цимозный щиток / Sargent ,1961/. Мы придерживаемся определения типа соцветия боярышника, данного J.W.Ricket /1943/, который считает, что соцветие многих видов *Crataegus* /возможно всех/ является "суме" Под этим термином он понимает более или менее плосковершинную сложную кисть / cluster /, составленную из дихазиев или плейохазиев, возможно также монохазиев.

## Раздел 2. Дифференциация генеративных почек и формирование соцветий и цветков боярышников в летне-осенний период.

Весной и в начале лета у боярышников конус нарастания всех почек имеет одинаковое строение и находится на II этапе органогенеза по Ф.М.Куперман /1962/. Меристема конуса нарастания представляет из себя слегка выпуклую группу клеток и в ней можно различить 4 основные зоны, которые имеет конус нарастания покрытосеменных растений Кошпратьева,1955/. Мантия состоит из двух отчетливо видных слоев клеток. При достижении определенной фазы роста в некоторых почках наблюдается увеличение объема меристематической ткани и в верхушке конуса нарастания число правильных слоев клеток увеличивается до 3-4. Постепенно конус нарастания принимает коническую форму. Эти изменения конуса нарастания являются анатомическим показателем перехода его к генеративной деятельности. Почки к этому времени имеют 3-5 наружных чешуй, число внутренних чешуй и листовых зачатков достигает 10-15.

Дифференциация конусов нарастания почек начинается через некоторый период после окончания роста вегетативных побегов; раньше на удлиненных и позже на укороченных побегах. Из изученных видов боярышника раньше всех начинается дифференциация почек у *C.dahurica* - во второй половине июня, позже всех - в середине, второй половине июля у *C.pinnatifida* и *C.turkestanica*. Между сроками наступления

дифференциации почек и ареалами видов имеется определенная зависимость, чем южнее распространен вид, тем позже у него начинается дифференциация.

К началу дифференциации верхушечного конуса нарастания у зачаточных листьев побега бывает уже сформирована листовая пластинка и в их пазухах имеются вторичные конуса нарастания. По мере роста главной оси соцветия, на ней поочередно закладываются брактей и в их пазухах тоже образуются вторичные конуса нарастания, из которых идет рост осей второго и последующих порядков. В верхней части оси соцветия вторичные конуса чаще не ветвятся, а непосредственно формируют боковые цветки. Последним из верхушечной меристемы образуется бугорок терминального цветка. Терминальный цветочный бугорок бывает самым крупным в соцветии и в нем сразу же после его образования начинается заложение частей цветка. Дифференциация остальных цветочных бугорков наступает позже, поэтому терминальный цветок бывает наиболее сформированным в соцветии. Заложение частей происходит кругами в акропетальной последовательности.

При понижении температуры воздуха, в начале ноября, формирование цветков прекращается. В этот период терминальные цветки зачаточных соцветий у изученных видов боярышника находятся на разных этапах формирования. У *C.altaica*, *C.dahurica*, *C.submollis* и *C.sanguinea* бывают заложены все части цветка; у *C.almaatensis* и *C.oxycantha* f. *splendens* лишь начинается заложение плодolistиков; у *C.pinnatifida* идет заложение первого круга тычинок, а у *C.turkestanica* бывают заложены только доли двойного околоцветника. Таким образом, в условиях Москвы формирование зачаточных цветков боярышников осенью останавливается на V этапе органогенеза.

Из вторичных конусов нарастания, образовавшихся в пазухах листьев средней части зачаточного побега, формируются пазушные /дочерние/ почки. Конуса нарастания пазушных почек поздней осенью находятся на I этапе органогенеза, клетки их бывают слабо дифференцированы и на



14  
продольном срезе видны лишь слои мантии /протодермы/. У большинства изученных видов конус нарастания пазушных почек до зимы успевает образовать несколько чешуй / I-4 /.

На следующий год после заложения пазушные почки цветоносного побега развиваются как вегетативные и верхняя из них на третий год дает побег замещения. Но у более старых деревьев чаще верхняя пазушная почка цветоносного побега на следующий год формируется как генеративная и на третий год дает начало новому цветоносному побегу. Таким образом, генеративные почки боярышников имеют двухлетний цикл развития.

### Раздел III. Зимний покой и морозостойкость генеративных почек боярышников.

В течение 10 лет /1955- 1965 гг./ нами проводились наблюдения за морозостойкостью генеративных почек у 10 видов боярышника разного происхождения, различающихся по зимостойкости. Повреждение почек у *C. almaatensis*, *C. altaica*, *C. dahurica*, *C. nigra*, *C. pinnatifida*, *C. sanguinea*, *C. submollis* было отмечено лишь при резкой смене температур. Но у малозимостойких видов *C. monogyna*, *C. turkestanica* и особенно *C. oxucantha f. splendens* отмечено ежегодное повреждение некоторых почек низкими температурами.

Как известно, морозостойкость растений зависит от глубины и устойчивости зимнего покоя. Глубина зимнего покоя тесно связана с превращением запасных питательных веществ / Перетолчин, 1904; Пояркова, 1924; Проценко, Полещук, 1948; Петровская, 1955; Сергеев и др., 1961; Окнина, 1962; Нестеров, 1962; Ряднова, 1963 и др. /. В период покоя в клетках почек и побегов наблюдаются глубокие изменения свойств коллоидов протоплазмы, происходит ее обезвоживание и обособление. Чем больше обособление протоплазмы, тем выше морозостойкость растений / Генкель и Окнина, 1948, 1954, 1964; Окнина, 1948, 1962 /. В литературе имеются только отдельные данные о продолжительности зимнего покоя у некоторых видов боярышника / Мороз, 1948; Юновидов, Елагина, 1959 /.

15  
Нами было проведено изучение глубины покоя генеративных почек 5 видов боярышника в зиму 1963-1964 г., дополнительные наблюдения были сделаны зимой 1964-1965 г. Средняя температура зимы 1963-1964 г. почти приближалась к средней многолетней / ниже лишь на 0,1° /, самый холодный месяц был февраль. Изучение проводили путем наблюдения за динамикой запасных веществ - крахмала, жиров и липоидов, и обособлением протоплазмы - формой плазмолиза, наличием плазмодесма.

Наибольшую степень превращения запасных питательных веществ в клетках тканей генеративных почек наблюдали в середине февраля - максимум жиров, зимний крахмальный минимум; наибольшее обособление протоплазмы - в январе, феврале. У морозостойких видов *C. altaica*, *C. dahurica*, *C. sanguinea*, *C. submollis* происходит более глубокое превращение запасных питательных веществ / запасные вещества в виде жиров и липоидов /, более сильное обособление протоплазмы / отсутствие плазмодесма, выпуклый плазмолиз /. У менее морозостойкой формы - *C. oxucantha f. splendens* не весь крахмал переходит в жиры, обособление протоплазмы выражено слабее, но плазмодесмы отсутствуют. При наступлении благоприятных условий генеративные почки у этой формы скорее выходят из состояния покоя - быстрее увеличивается количество крахмала в клетках, появляются плазмодесмы, плазмолиз становится вогнутым / Соловьева, 1965, 1968 /.

### Раздел 4. Развитие генеративных почек боярышников в весенний период.

Весной, с наступлением положительных температур воздуха, в почках боярышников начинается быстрое формирование цветков. У видов, где все части цветков были заложены с осени, во второй половине апреля идет формирование пыльников. В конце апреля, начале мая пыльники бывают сформированы, появляются первичные клетки археспория и закладываются гнезда пыльников. Недели за две до цветения пыльники приобретают свойственную виду окраску. В течение первой, начале второй декады мая идет микроспорогенез и формирование пыльцы, которое заканчивается за несколько дней до раскрытия цветков. Одновременно идет и формирование пестиков. Плодолисточки срастаясь образуют синкарпный гинецей. В конце

апреля, начале мая в гнездах завязи, вдоль шва плодолистика появляются бугорки семяпочек /угловая плацентация по классификации Тахтаджяна, 1948, 1964/. В каждом гнезде завязи образуется по два бугорка семяпочек, но обычно развивается лишь одна из заложившихся семяпочек. По нашим наблюдениям может развиваться любая из них /верхняя или нижняя/, а иногда и обе, тогда в каждом плодолистике образуется по два семени. С. S. Sargent /1961/ отмечает, что у *Crataegus* семяпочки прямые /ovules ascending /, но все изученные нами виды боярышника имеют обращенную /анатропную/ семяпочку, красинуцелятную с двумя интегументами. Формирование зародышевых мешков заканчивается с раскрытием цветков.

Весной развитие цветков идет ускоренным темпом и разница в степени их сформированности как в соцветии, так и между видами быстро сокращается. В соцветии верхушечные цветки осей второго порядка почти догоняют в своем развитии терминальный цветок, поэтому часто одновременно с терминальным цветком раскрывается один или несколько верхушечных на боковых осях. Распускание цветков на боковых осях базипетальное. По срокам зацветания изученные виды располагаются в той же последовательности, в какой у них начиналась дифференциация почек.

У *C. altaica* и *C. nigra* иногда происходит образование длинных цветonoсных побегов /до 40 см/. Формирование соцветий и заложение цветков на таких побегах происходит позже, чем на побегах обычной длины и поэтому цветение на следующий год также начинается позже. Разрыв во времени цветения на побегах разной длины приводит к растянутости цветения у растений этих видов, а в отдельные годы даже к вторичному запоздалому цветению.

Мы неоднократно наблюдали осеннее цветение у боярышников. Чаще это цветение было единичным, но в 1961 г. у *C. altaica* v. *incisa* и в 1963 г. у этого же вида и *C. nigra* с сентября по ноябрь наблюдали массовое цветение, причем в 1963 г. произошло завязывание плодов, которые достигли 6-9 мм в диаметре. При осеннем цветении образование

новых цветonoсных побегов может происходить из терминальных и пазушных почек ростовых побегов, но чаще они образуются из верхней пазушной почки весеннего цветonoсного побега, в таких случаях осенний цветonoсный побег бывает слабо развит. Погодные условия лета в годы, когда происходило осеннее вторичное цветение, были совершенно различны, но во всех случаях осеннее цветение наблюдалось в годы с продолжительной, теплой и сухой осенью и у видов систематически близких, относящихся к секции *Sanguinea* Ф. Н. Рusanов /1965/ также отмечает, что в Ташкенте вторичное осеннее цветение наблюдали в основном у видов боярышника этой же секции.

#### Глава IV. О причинах низкой всхожести косточек у некоторых видов боярышника.

Род *Crataegus* имеет плод яблоко, образованное из гинецея, обросшего снаружи мясистым гипантием, Гинецей состоит из 1-5 плодолистиков и в каждом из них обычно развивается одно семя. Ко времени созревания плода вся ткань плодолистика подвергается склерофикации и образует каменистый перикарпий /Кален, 1964, 1968/. В ботанической литературе каменистую часть плода боярышника называют косточкой. Мы придерживаемся этого термина, имея, однако, в виду отличие косточки боярышника от косточки вишни, сливы и других подобных им плодов, которые возникают при склерофикации мезодокарпия.

Боярышники размножаются посевом косточек. Размножение боярышников осложнено покоем зародышей, тормозящем действием семенных покровов и перикарпия, все это приводит к замедленному и растянутому на 2-3 года прорастанию семян у многих видов. Но, помимо этого, некоторые виды имеют еще низкую всхожесть косточек. Из работ ряда исследователей известно, что у боярышников встречаются косточки не содержащие семян /Adams, 1927; Fleming, 1938; Нестерович, 1955; Голубкова, 1964; Бобореко, 1967/. Кроме того, по данным Р. Я. Циновского /1959/, у многих видов боярышника отмечено поражение семян личинками большого яблон-

ного семееда / *Callinome druparum* Boh. /.

При посеве косточек боярышников, растущих в дендрарии Ботанического сада МГУ, мы часто получали очень мало всходов, а посев косточек некоторых видов совсем не давал всходов. В течение четырех лет /1963-1966/ нами было проведено исследование косточек 15 видов, растущих в саду, а также косточек тех же видов, полученных из Ботанического сада АН УзССР /Ташкент, 1964/ и собранных в других ботанических садах /Алма-Ата, 1963 г.; Калининград, 1964 г./ и близь Белгорода /1965 г./.

У всех видов ежегодно часть косточек не содержала семян, такие косточки бывают заполнены склерофицированными клетками перикарпия. По числу бессемянных косточек между видами оказались значительные различия. Больше всего бессемянных косточек, до 60-80 % в отдельные годы, было у *C. almaatensis*, *C. altaica*, *C. arnoldiana*, а меньше всего у *C. dahurica*, *C. pinnatifida* - 9-38 % и у *C. monogyna* - 1,5-10,5%.

Метеорологические условия в период цветения боярышников в годы исследования косточек резко отличались, однако максимальное число бессемянных косточек было отмечено в разные годы. Таким образом нельзя связать большую или меньшую бессемянность с теми или иными погодными условиями. Резких колебаний числа бессемянных косточек у растений одного вида, но растущих в разных пунктах сбора не обнаружено.

Известно, что имеется прямая зависимость между числом семян и размерами плодов /Gustafson, 1942, 1950/. Мы подсчитали число косточек с семенами в разных по величине плодах у 4 видов боярышника. Оказалось, что крупные плоды имеют значительно меньше бессемянных косточек и реже бывают совсем бессемянными, чем мелкие плоды того же вида. Особенно четко эта зависимость проявилась у однокосточкового вида *C. turkestanica*, у которого все исследованные 200 крупных плодов /сред. дм. 9,1 мм/ имели косточки с семенами, а 100 мелких плодов /сред. дм. 5,0 мм/ оказались бессемянными. Плоды, собранные в разных частях кроны, не отличались по числу бессемянных косточек, но

плоды, первыми начинающие менять окраску, имеют значительно больше бессемянных косточек, чем плоды, собранные в период массового созревания.

У всех видов ежегодно встречались косточки со шуплыми семенами /2-30 %/. После холодного и дождливого лета 1965 г. число таких косточек достигало 40-60 % . У многих видов мы наблюдали поражение семян личинками семееда. Число пораженных семян колебалось по годам. У ряда видов / *C. dahurica*, *C. monogyna*, *C. sanguinea* / наблюдалось ежегодное поражение, которое в отдельные годы достигало 70-80 %, но у некоторых видов / *C. arnoldiana*, *C. submollis*, *C. turkestanica* / встречались лишь единичные косточки с личинками и не каждый год. В плодах 13 видов боярышника, полученных из Ташкента, пораженных семян не было только у двух видов - *C. monogyna* и *C. oxycantha* . По нашим наблюдениям степень поражения семян зависит от толщины перикарпия. Сильнее поражаются семена тех видов, которые имеют небольшую толщину перикарпия 0,25 - 0,40 мм, а у видов мало поражаемых толщина перикарпия достигает 0,5 - 1,0 мм.

Все перечисленные причины приводят к тому, что косточки некоторых видов боярышника содержат очень мало нормальных семян. Так в годы исследования у *C. almaatensis* число косточек с нормальными семенами составляло 0-7 %, у *C. altaica* - 0-13,5 %, *C. dahurica* - 4-17%, *C. sanguinea* - 3,5-12,5 %, поэтому при посеве косточек этих видов получались единичные всходы или их не было совсем. У остальных видов косточек с нормальными семенами было менее 50 %, за исключением *C. pinnatifida* , у которого число косточек с семенами было 56,5 - 91,0 % / Соловьева, 1968/.

Образование бессемянных косточек у боярышников по литературным данным можно объяснить следующими факторами. Еще из работы L.M. Standish /1916/ известно, что многие виды боярышника имеют высокую стерильность пыльцы. Нами также в 1967 г. было проведено определение жизнеспособности пыльцы у 15 видов, у 11 из них жизнеспособность

была менее 50 %.

При цитологическом изучении рода оказалось, что у *Crataegus* имеется большое число триплоидных и тетраплоидных видов / Longley, 1923, 1924; Гладкова, 1967, 1968/. Причем триплоидные виды со стерильной пылью изобильно плодоносят и размножаются семенами, у сеянцев триплоидных видов нет отклонения от числа хромосом 51. К. Sax /1931/ и E. J. Palmer /1932/ объяснение этому явлению видели в том, что, по-видимому, триплоидные виды размножаются апотамно или партеногенетически без редукции хромосом. На основании этих работ A. Nygren /1954/ и С. С. Хохлов /1967/ включили *Crataegus* в сводки апомиктических растений. В обзорных работах по партенокарпии *Crataegus* не упоминается, но партенокарпия довольно широко распространена у других розоцветных семечковых - *Malus* и, особенно, - *Rugos* /Gustafson, 1942, 1950; Vazart, 1955; Великанова, 1937/.

Для экспериментального выявления причин бессемянности нами в 1967 г. было проведено опыление цветков у 5 видов боярышника по следующей схеме.

1. Кастрация и опыление пылью другого вида боярышника.
2. Кастрация и опыление чужеродной пылью / *Cerasus vulgaris* Mill., *Taxacum officinale* Web. ex Wigg. /.
3. Кастрация без опыления.
4. Удалены околоцветник, тычинки и столбик, оставлена только завязь.
5. Самоопыление.
6. Свободное опыление.

Для опыта были выбраны виды боярышника резко отличающиеся по числу бессемянных косточек и по жизнеспособности пыльцы. В каждом варианте изолировали приблизительно по 100 бутонов в двухкратной повторности. Кастрацию проводили путем удаления тычинок перед раскрытием бутонов, опыляли сразу после кастрации.

У всех видов, во всех вариантах опыта были получены плоды, за исключением варианта, где у цветков оставлялась только завязь.

У *C. altaica*, *C. monogyna*, *C. pinnatifida* больше всего плодов было получено при опылении пылью другого вида боярышника / 20,0 - 46,4 % /, у *C. arnoldiana* - при самоопылении / 50,3 % /, а у *C. altaica* при опылении кастрированных цветков пылью *Taxacum officinale* / 40,2 % /.

У кастрированных и оставленных без опыления цветков всех видов произошло завязывание плодов, часть которых сохранилась до созревания. Зрелых плодов в этом варианте опыта было получено мало, больше всего у *C. altaica* - 8,4 %. Факт образования плодов без оплодотворения говорит о возможности партенокарпического образования плодов у боярышников. При опылении чужеродной пылью, особенно *Taxacum officinale* число завязавшихся плодов было намного больше, чем в цветках оставленных без опыления. Следовательно, при стимуляции опылением, даже не способной к оплодотворению пылью, число завязавшихся плодов увеличивается. О стимулирующем действии своей и чужой пыльцы на формирование партенокарпических плодов известно из работ ряда исследователей / Великанова, 1937; Vasudo, 1939; Беленева, 1946; Gustafson, 1950/.

В плодах всех вариантов опыта у всех видов часть косточек содержала семена. В вариантах - кастрация без опыления и при опылении чужеродной пылью - процент от числа косточек с семенами был почти такой же, как и при опылении пылью другого вида боярышника и при самоопылении. Зародыши этих семян оказались жизнеспособными. В. А. Паддубная-Арнольди /1964/ отмечает, что если партенокарпия возникает у апомиктических растений, то плоды могут иметь семена.

#### Выводы и рекомендации.

1. Зимостойкость боярышников зависит от продолжительности роста побегов, особенно в первые годы жизни растений. Наиболее продолжительный рост имеют сеянцы европейских, кавказских, многих среднеазиатских и североамериканских видов, имеющих более южные ареалы.

У семянцев, с периодом роста свыше 100 дней, обмерзают побеги; а виды, у которых рост семянцев продолжается свыше 120 дней, не могут произрастать в условиях Москвы, так как сильно обмерзают и погибают. С увеличением возраста растений, особенно с наступлением половозрелого состояния, период роста побегов сокращается и зимостойкость растений возрастает.

2. Изученные 23 вида и разновидности боярышника в условиях Москвы хорошо растут и сравнительно быстро развиваются. У растений большинства изученных видов половозрелое состояние наступило в возрасте 5-8 лет, и в возрасте 16-20 лет растения имели высоту близкую к высоте их на родине.

3. Дальневосточные и сибирские виды / *C. dahurica*, *C. chlorogarpa*, *C. maximowiczii*, *C. pinnatifida*, *C. sanguinea*, *C. schroederi* / отличаются наиболее быстрым ритмом сезонного развития, имеют самый короткий вегетационный период 168-173 дня. Североамериканские / *C. arnoldiana*, *C. crus galli*, *C. flabellata*, *C. macrocarpa*, *C. prunifolia*, *C. punctata*, *C. rotundifolia*, *C. submollis* /, европейские / *C. monogyna*, *C. nigra*, *C. oxycantha* / и среднеазиатские виды / *C. almaatensis*, *C. altaica*, *C. altaica v. incisa*, *C. songorica*, *C. turkestanica* / имеют более замедленный ритм сезонного развития, продолжительность вегетации у них 180-190 до 200 дней. Взрослые растения перечисленных видов зимостойки, за исключением *C. crus galli*, *C. oxycantha f. splendens*, которые имеют период вегетации 200 и более дней.

4. Дифференциация генеративных почек у боярышников начинается после окончания роста вегетативных побегов, во второй половине июня-июле. Формирование цветков в Москве продолжается до ноября. Наиболее развитые терминальные цветки зачаточных соцветий к этому времени в зависимости от вида боярышника находятся на разных этапах развития: от заложения долей околоцветника до заложения всех частей

цветка. Зимой формирования и заметного роста зачаточных цветков не наблюдали.

5. Морозостойкость генеративных почек исследованных видов боярышника различная; у большинства видов повреждение почек зимой происходило лишь при резкой смене температур, а у некоторых видов наблюдали ежегодное подмерзание почек. Из-за слабой сформированности зачаточных цветков к зиме зависимости между степенью дифференциации генеративных почек и их морозостойкостью не обнаружено.

6. Наибольшая глубина зимнего покоя генеративных почек боярышников была отмечена в феврале / наибольшая степень превращения запасных питательных веществ и обособления протоплазмы /. У исследованных видов имеется прямая зависимость между морозостойкостью генеративных почек и глубиной зимнего покоя.

7. Цветки боярышников имеют циклическое расположение частей, которые закладываются в акропетальной последовательности. Гинецей синкарпный, плацентация угловая, семяпочка анатропная, красинуцелитная с двумя интегументами. В каждом гнезде завязи закладывается по две семяпочки, обычно развивается одна, верхняя или нижняя, но могут развиваться и обе.

8. У боярышников преобладает двухлетний цикл развития генеративных почек от пазушного конуса нарастания до образования цветочного побега, но в годы с повышенным тепловым режимом у некоторых видов секции *Sanguinea* наблюдали ускоренный однолетний цикл развития генеративных почек.

9. Исследование косточек 15 видов боярышника показало, что у всех видов часть косточек не содержала семян. По этому признаку между видами наблюдали значительное различие и не отметили влияния метеорологических и климатических условий на бессемянность косточек. Мелкие плоды имеют больше бессемянных косточек, чем крупные плоды того же вида и часто бывают совсем бессемянными. Все виды имели

косточки, содержащие шуплые семена, и во всех пунктах сбора наблюдали поражение семян семяежом, особенно у видов, имеющих небольшую толщину перикарпия. Все эти причины резко снижают число косточек с нормальными семенами и приводят к низкой всхожести косточек некоторых видов или даже к отсутствию всходов в отдельные годы.

10. Из проведенного эксперимента, когда были получены плоды из неоплодотворенных цветков / кастрированные цветки пяти видов были оставлены без опыления или опылены чужеродной пылью /, можно сделать предположение о возможности у боярышников партенокарпического развития плодов, которое, вероятно, и является причиной образования бессемянных косточек.

В результате проведенных исследований можно дать следующие практические рекомендации.

1. Все исследованные виды боярышника могут быть использованы в озеленении Москвы. Очень декоративный вид *S. crataegus galli* и розоцветную, махровую форму *S. oxycantha f. splendens* из-за недостаточной зимостойкости необходимо высаживать в более защищенных местах и укрывать в первые годы жизни растений.

2. Изучение ритма сезонного развития дало возможность установить ряд моментов, важных при использовании рекомендуемых видов боярышника как декоративной породы, — даты наступления и продолжительности цветения, даты созревания плодов; продолжительность периодов облиствления и вегетации.

3. Проведенное нами подробное изучение формирования генеративных почек дает основу для разработки конкретных сроков проведения агротехнических приемов, направленных на получение обильного цветения и плодоношения. Зная динамику формирования цветочных зачатков и влияние на этот процесс погодных условий, можно заранее прогнозировать обилие цветения, урожай плодов. Изучение морозостойкости генеративных почек необходимо для интродукционных целей.

4. Несомненно практический интерес для размножения боярышников

представляет выяснение причин низкой всхожести косточек некоторых видов. В процессе исследования определены виды, имеющие ежегодно большое число бессемянных косточек; выяснено, что для большей вероятности получения косточек с семенами лучше брать косточки из крупных плодов в период массового созревания. Рекомендуем перед посевом проводить проверку содержания семян в косточках у всех видов боярышника, особенно после дождливого и холодного лета и в первую очередь у видов, косточки которых имеют небольшую толщину перикарпия,

По материалам диссертации опубликованы статьи:

1. "Свзозное развитие боярышников в Ботаническом саду Московского университета" Вестник Московского ун-та, сер. VI, № 5, 1962.
2. "Изучение некоторых видов боярышника для использования в народном хозяйстве". Тезисы Московской конференции молодых ученых-биологов. Изд-во Московского ун-та, 1962.
3. "О формировании генеративных почек у боярышников". Сб. "Вопросы озеленения". Изд-во Московского ун-та, 1965.
4. "Формирование и зимостойкость генеративных почек боярышников". Рефераты научных сообщений. Изд-во Московского ун-та, 1965.
5. "Зимний покой и морозостойкость генеративных почек у некоторых видов боярышника". Сб. "Физиология состояния покоя у растений". Изд-во "Наука", М., 1968.
6. "О причинах низкой всхожести у некоторых видов боярышника". Научные доклады высшей школы, биологические науки, № 10, 1968.
7. "Фенология боярышников в условиях Москвы". Материалы Московского филиала Географического общества СССР, фенология, вып. 3 /находится в печати/.

Подп.к печати 16/XI-70 г. Л-43429 Ф.60x90/16  
Объем 1,75 л Тираж 200 экз. Заказ 1794

---

Отпечатано на роталпринтах в типографии Изд-ва  
М Г У. Москва, Ленгори