

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БЮЛЛЕТЕНЬ  
ГЛАВНОГО  
БОТАНИЧЕСКОГО  
САДА

*Выпуск 89*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

1973

БЮЛЛЕТЕНЬ  
ГЛАВНОГО  
БОТАНИЧЕСКОГО  
САДА

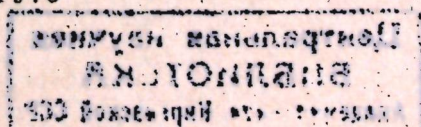
*Выпуск 89*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1973



В выпуске помещены материалы, посвященные 75-летию открытия С. Г. Навашиным двойного оплодотворения у покрытосеменных растений, неопубликованная ранее статья Н. Г. Холодного «Чему учил С. Г. Навашин как естественный испытатель» и исследования по эмбриологии высших растений.

Приведены результаты сравнительного цитозембриологического исследования диплоидной и автотетраплоидной форм *Nicotiana glauca* и характеристика вновь районированного сорта пшенично-пырейного гибрида Грекум 114. Сообщается о морфологических признаках отдельных видов и морфогенезе некоторых растений, о физиологии и биохимии интродуцентов. Освещаются вопросы семеноведения, зеленого строительства и защиты растений. Помещена информация о фитотроне в Канберре.

Выпуск рассчитан на работников ботанических садов, ботаников, агрономов, лесоводов, озеленителей и на любителей природы.

## РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Ответственный редактор академик Н. В. Цицин

Члены редколлегии: А. В. Благоевский, В. Н. Былов,  
В. Ф. Верзилов, А. П. Воронцов, В. П. Ворошилов,  
П. И. Лапин (зам. отв. редактора), Ю. Н. Мамыгин,  
Г. С. Оголеву (отв. секретарь), А. К. Скворцов

К 75-ЛЕТИЮ ОТКРЫТИЯ С. Г. НАВАШИНЫМ  
ДВОЙНОГО ОПОЛОДОТВОРЕНИЯ  
У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ



В 1973 г. исполняется 75 лет со времени открытия двойного оплодотворения у покрытосеменных растений. Это открытие, в корне изменившее господствовавшие до конца прошлого века представления об оплодотворении у этой группы растений, было сделано в 1898 г. крупнейшим отечественным ученым С. Г. Навашиным, который в то время заведовал кафедрой ботаники Киевского университета. Помимо открытия двойного оплодотворения С. Г. Навашин сделал немало тонких и интересных наблюдений по образованию и строению мужских и женских гамет, характеру продвижения пыльцевых трубок к зародышевому мешку, по развитию и строению зародышевых мешков, по морфологии хромосом и т. д. С. Г. Навашин в значительной степени способствовал развитию цитологии и эмбриологии в нашей стране.

Академик Н. В. Цицин

Выдающемуся ученому Сергею Гавриловичу Навашину посвящена большая литература, но ее нельзя признать достаточной, так как многие стороны его жизни и деятельности остаются невыясненными. Огромные же заслуги его перед мировой наукой заставляют обстоятельно изучать его жизнь и деятельность. И эта задача стоит прежде всего перед нашими современниками, которым могут оказать помощь и непосредственные ученики Сергея Гавриловича и многие ученые, работавшие под его руководством. Первые попытки, предпринятые нами в этом направлении, увенчались, как нам кажется, некоторым успехом, которым мы и хотели бы поделиться в связи с исполняющимся в этом году 75-летием открытия двойного оплодотворения.

Николай Григорьевич Холодный (1882—1953) в своей, к сожалению, еще не опубликованной автобиографии, названной им «Мысли и воспоминания натуралиста», среди профессоров Киевского университета, куда он поступил в 1900 г., уделяет важное место С. Г. Навашину. Охарактеризовав своих непосредственных руководителей — физиологов растений К. А. Пуриевича и О. В. Баранецкого, Н. Г. Холодный пишет: «Третьим университетским профессором ботаники в годы моего студенчества был С. Г. Навашин, занимавший кафедру морфологии и систематики растений. Его окружал ореол ученого, недавно сделавшего крупное научное открытие (двойное оплодотворение, 1898 г.), и этим определялось отношение к нему учащейся молодежи. Кроме того, он принадлежал к левому крылу профессуры, что также поднимало его авторитет в наших глазах. Лекции его всегда были содержательными и заставляли задумываться над основными вопросами биологии. Однако в преподавание С. Г., по-видимому, не вкладывал всей души. Больше и прежде всего он был исследователем и поэтому особенно сильное влияние оказывал на окружающую его молодежь не в аудитории, а в лаборатории. Сюда и стремились попасть почти все студенты-биологи, избравшие своей специальностью ботанику» (стр. 74—75).

После смерти С. Г. Навашина Н. Г. Холодный написал широкоизвестные воспоминания о своем учителе, опубликованные на украинском языке («Кілька спогадів за С. Г. Навашиною», Вісник Київського ботанічного саду, вып. XII—XIII, 1931, стр. 23) и русском («Несколько воспоминаний о С. Г. Навашине», Журнал Русского ботанического общества, т. 16, № 5—6, 1931, стр. 383); менее известна его статья «С. Г. Навашин как естествоиспытатель и педагог», недавно опубликованная в переводе на украинский язык в сборнике «Ботанічні сади — науці і народному господарству» (Киев, Изд-во Киевск. гос. ун-та, 1966), являющемся 27 выпуском Трудов ботанического сада им. акад. А. В. Фомина Киевского университета; она была написана для журнала «Природа» в 1950 г. в связи с 20-летием со дня смерти С. Г. Навашина, но почему-то не опубликована тогда и возвращена автору.

В архиве Трудов ботанического сада им. акад. А. В. Фомина автор настоящего сообщения обнаружил статью Н. Г. Холодного «Чему учил С. Г. Навашин как естествоиспытатель», датированную 21.VIII 1948 г. и написанную, по-видимому, в связи с 50-летием открытия двойного оплодотворения. Статья эта — несколько расширенный вариант предыдущей, полный текст ее впервые публикуется ниже<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Украинский перевод этой статьи печатается также в сборнике, посвященном 75-летию открытия двойного оплодотворения: «Ботанічні сади вузів УРСР — науці і народному господарству», вып. 2, 1973.

## I

Без малого полвека назад, осенью 1900 г. С. Г. Навашин читал нам, студентам-естественникам первого курса Киевского университета, лекции по морфологии растений. В течение трех следующих лет Сергей Гаврилович преподавал нашему курсу систематику и эмбриологию растений, руководил практическими занятиями по определению растений и провел семинар по микологии. Тогда же мне удалось поработать некоторое время в его лаборатории над специальной темой. Позже, уже по окончании университета, в течение нескольких лет я часто встречался и беседовал с С. Г. как с председателем Киевского общества естествоиспытателей, в котором я был в то время секретарем.

Длительное общение с С. Г. Навашиным сначала как с учителем, а потом как со старшим товарищем по работе дало мне возможность хорошо познакомиться со взглядами этого крупнейшего естествоиспытателя по ряду вопросов, касающихся исследования природы и преподавания естественных наук в высшей школе. Многое из того, чему я научился у С. Г. за эти годы, впоследствии было проверено на собственном опыте и может быть подтверждено примерами, свидетельствующими о правильности и жизненности взглядов, которые он стремился передать своим ученикам.

Не следует, впрочем, думать, что С. Г. любил «поучать» молодежь. Он был очень сдержан в выражении своих мыслей и часто довольствовался короткими репликами, замечаниями, сделанными вскользь, мимоходом. Но при том большом авторитете, каким он пользовался среди окружавших его учеников и сотрудников, все эти его высказывания надолго запоминались, усваивались и часто становились руководящими. Еще большее значение в этом смысле имела для нас возможность видеть, как работает этот талантливый ученый, чувствовать воодушевление, с каким он ставит и решает научные задачи, заражаться от него благородным энтузиазмом исследователя, охотника за тайнами природы.

С. Г. был, конечно, далеко не единственным «мастером науки», у которого мы перенимали трудное искусство установления новых фактов и закономерностей в области естествознания. У нас были и другие выдающиеся учителя, многое мы заимствовали из векового опыта великих ученых всех времен и народов, накопленного в их печатных трудах; кое-что мы постигали и самостоятельно в процессе практической деятельности. И если теперь, спустя 20 лет после моей последней встречи с С. Г., я ставлю перед собой задачу вспомнить, чему учил он нас как естествоиспытатель, то эта задача может быть решена только с некоторым приближением. Другими словами, нельзя поручиться ни за полную точность в передаче мыслей С. Г., ни за то, что к этим мыслям с течением времени не примешалось кое-что и из других источников. Могу только с уверенностью сказать, что первоосновой тех взглядов, о которых дальше будет идти речь, в большинстве случаев были либо высказывания С. Г., либо выводы из наблюдений над его работой как ученого и как преподавателя.

## II

Первые годы XX столетия, когда С. Г. читал нам упомянутые курсы, были периодом глухой реакции. В университеты допускались только окончившие классическую среднюю школу. В этой школе основой пре-

подавания было изучение древних языков — латинского и греческого. Естествознание, за исключением физики и космографии, полностью отсутствовало в программах мужских гимназий. Поэтому студенты-естественники первого курса в большинстве своем были круглыми невеждами в избранной ими области знания. Очень мало они были знакомы и с методами исследования природы, которые стали общепризнанными еще со времен Бэкона Веруламского. Учитывая такую недостаточную и по существу неправильную общую подготовку своих слушателей, С. Г. всю первую свою лекцию по морфологии растений (в 1900 г.) посвятил изложению основных принципов естественнонаучного исследования. Он говорил об огромном значении опыта и точных наблюдений для всех наук о природе, подчеркивая решающую роль «факта», которую впоследствии И. П. Павлов столь удачно сформулировал в своем известном выражении: «Факты — это воздух ученого».

Отмечая первенствующее значение фактов в исследовании природы, призывая молодых ученых «любить факты», находить высокое удовлетворение в поисках новых фактов, С. Г. в то же время предостерегал против увлечения простой их регистрацией. Всякий новый факт становится ценным достоянием науки и способствует ее развитию только в том случае, если он будит мысль, толкает ее на путь сопоставлений и обобщений, заставляет задумываться над давно поставленными, но не решенными или, наоборот, совсем новыми вопросами. Другими словами, мало наблюдать и регистрировать, нужно уметь не только видеть, но и осмысливать видимое; натуралист не может оставаться пассивным созерцателем; его пытливая мысль должна находиться в постоянной деятельности, только тогда он будет подлинным «испытателем природы», способным решать большие вопросы естествознания или даже пролагать новые пути исследования.

Яркой иллюстрацией правильности этих мыслей могут служить некоторые данные, относящиеся к истории открытия двойного оплодотворения. В 1907 г. мне пришлось быть в Ботанической лаборатории Харьковского университета. Проф. В. М. Арнольди, который тогда ею заведовал, показал мне замечательный препарат, на котором при небольшом увеличении прекрасно были видны оба спермия в зародышевом мешке: один возле яйцеклетки, другой — в центре, в непосредственной близости от ядра самого зародышевого мешка. Этот препарат был сделан и «изучен» до опубликования С. Г. Навашиным его знаменитой работы о двойном оплодотворении (1898 г.). Но харьковские ботаники не могли понять значения открывшейся перед их глазами картины — либо потому, что недостаточно упорно думали над ней, либо потому, что им не хватало знаний и широты мысли, чтобы сопоставить новый факт с другими, на первый взгляд, не имеющими с ним ничего общего (образование эндосперма, ксении).

Конечно, для того чтобы правильно понять новый факт, оценить его значение для науки, мало обладать «широтой взгляда, склонностью к далеко идущим обобщениям. Необходимо еще располагать нужными знаниями, быть в курсе всех важнейших достижений современной науки в своей области. Отсутствие таких знаний часто ведет к возникновению «доморощенных теорий», которые опираются только на ограниченный опыт их авторов и поэтому большей частью бывают ошибочными. «Суди, любезный друг, не свыше сапога», — говорил в таких случаях С. Г.

Как известно, в иностранной, а иногда и в русской литературе рядом с именем С. Г. Навашина ставится имя французского ботаника Гиньяра как ученого, открывшего будто бы независимо от С. Г. и одновременно с ним явление двойного оплодотворения. Сравнение соответствующих хронологических дат делает такое утверждение более чем сомнительным. С. Г. спокойно и не без иронии относился к попыткам некоторых авторов

умалить его заслуги. В одну из своих поездок за границу он посетил и Гиньяра, о чем потом рассказывал, добродушно посмеиваясь и называя французского ученого «mon rival» (мой соперник).

### III

Лекции С. Г. были довольно своеобразны. С. Г. любил повторять, что лекции преподавателя-естественника должны быть прежде всего «свидетельством очевидца». Другими словами, он считал необходимым, чтобы лектор излагал предмет не «с чужих слов», а на основании собственного опыта и не останавливался подробно на том, что ему известно только из книг. Этого принципа он и придерживался в своих университетских курсах, уделяя в них главное внимание тем вопросам, над которыми ему самому приходилось работать.

Но даже таким своим лекциям, которые в сущности напоминали скорее серию научных докладов, С. Г. не придавал особенного значения. Он полагал, и не без основания, что лекционная система преподавания естественных наук малоцелесообразна. Она оставляет слушателя пассивным, не приучает его к самостоятельной умственной работе, не прививает ему навыков исследователя. Поэтому С. Г. охотно отходил от этого традиционного метода преподавания, если к тому представлялась хоть какая-нибудь возможность. Так, например, в 1903—1904 учебном году, когда весь наш курс был оставлен на второй год в связи с длительными студенческими «беспорядками», С. Г. в первом семестре не читал нам лекций, [а] организовал семинар по микологии, на котором студенты выступали с докладами, подготовленными не по учебникам, а на основе оригинальных работ крупных микологов, а отчасти и по собственным наблюдениям. Во втором семестре того же года С. Г. прочитал нам курс эмбриологии растений с демонстрацией препаратов и рисунков. Как видим, и в этом случае С. Г. остался верен своему принципу; и в микологии и в эмбриологии он был крупнейшим специалистом и многое знал как «очевидец».

В вопросах руководства работой молодых университетских преподавателей и начинающих ученых С. Г. также не следовал установившимся традициям. Особенно ясно это проявлялось в период подготовки его учеников к магистрантским экзаменам. Просмотрев составленную магистрантом программу, С. Г. заранее, задолго до экзамена, назначал несколько специальных тем, по которым следовало подготовиться более основательно, указывал необходимую литературу, иногда заставлял собрать и обработать кое-какой материал в природе. Он не требовал от магистранта, чтобы тот загромождал свою память огромным количеством разнородных знаний по всем отделам курса, но считал более важным убедиться, что экзаменуемый умеет самостоятельно и критически разбираться в научных вопросах, знает, как подойти к интересному объекту, встреченному в природе, знаком с основными направлениями и теориями в той области биологии, в которой он намерен специализироваться. Такой подход к экзаменам для лиц, готовящихся к научной деятельности, несомненно, является самым правильным. К сожалению, академические традиции живучи, и до сих пор еще наших аспирантов экзаменуют обычно по тому же трафарету, какой применяется к рядовому студенту.

### IV

Особенно ценными качествами естествоиспытателя С. Г. считал наблюдательность и настойчивость в преследовании намеченной цели. Сам он был наделен этими качествами в высокой мере. Они ярко проявлялись во всех его работах. Нельзя было не удивляться терпению и усидчивости, которые обнаруживал С. Г., изучая микроскопические препараты. Ча-

сами он мог не отрываться от микроскопа, по многу раз возвращаясь к одному и тому же объекту, внимательно изучая мельчайшие его подробности, мимо которых легко прошел бы более поверхностный и менее вдумчивый наблюдатель. Так были открыты спутники хромосом, так установлены и многие другие интереснейшие новые факты из области цитологии и эмбриологии растений.

Тех же качеств требовал С. Г. от своих учеников и под этим углом зрения он судил прежде всего о их работе. В этом я имел возможность лишний раз убедиться во время моего последнего свидания с С. Г. в 1928 г. в Ленинграде. Сначала С. Г. расспрашивал, над чем работают киевские ботаники, а под конец нашей беседы заговорил и о моих работах, оттиски которых я обычно ему посылал. Среди них было несколько исследований по экологии растений, по физиологии клетки, по фитогормонам и другие. Я с понятным интересом ждал оценки С. Г. и был несколько удивлен и, пожалуй, даже разочарован, когда он остановился более обстоятельно только на моей недавно вышедшей монографии о железо-бактериях, хотя вопросами микробиологии никогда особенно не интересовался. Но скоро мне стало понятно, почему эта работа заслужила одобрение С. Г. То, что было в ней нового, было добыто путем тщательного и терпеливого изучения большого числа микроскопических препаратов, а наиболее ценная часть ее, посвященная морфологии и истории развития некоторых представителей этой группы микроорганизмов — в особенности галлионелли, которая оставалась «микробиологической загадкой» в течение 90 лет, — эта часть потребовала от автора многочисленных и тонких наблюдений, вполне во вкусе С. Г. И я думаю, что умением терпеливо, внимательно и критически изучать то, что открывает наблюдателю микроскоп, все мы, ученики С. Г., обязаны главным образом этому непревзойденному мастеру тончайших микроскопических исследований, много раз доказывавшему своими прекрасными работами правильность старинного изречения: «*natura maxima in minimis*».

## V

К. А. Тимирязев подчеркивал огромное значение для развития науки «внутренней логики фактов». «Наука... не может развиваться... под влиянием только внешних импульсов». Она, «вырастая из потребностей практики..., в то же время имеет и собственную логику», — писал недавно С. И. Вавилов<sup>1</sup>.

Если бы нужны были доказательства этих положений, представляющихся бесспорными всем, кто принимал или принимает активное участие в разработке какой-либо отрасли науки, то их можно было бы почерпнуть из истории исследований и открытий С. Г. Навашина. Их хронологический порядок есть в то же время и порядок логический. Начав с изучения мхов, С. Г. скоро обнаруживает грибы, паразитирующие на некоторых мхах, исправляет на основе своих наблюдений ряд ошибок в работах своих предшественников и естественно переходит к углубленному исследованию грибных паразитов высших растений. Далее «логика фактов» заставляет его перейти от наблюдения над грибом *Sclerotinia betulae* к вопросу о прохождении пыльцевой трубки у березы и о халазогамии вообще, что затем привлекает его внимание к явлениям оплодотворения. Влестящий итог этой работы — открытие двойного оплодотворения в свою очередь заставляет С. Г. задуматься над вопросами тонкого строения мужских половых ядер. Следующий шаг, столь же логичный, приводит его к исследованию структуры хромосом вообще, к открытию спутников и других тончайших особенностей этих «единиц жизни». И, наконец,

<sup>1</sup> С. И. Вавилов. Советская наука на новом этапе. М., 1946, стр. 75.

не менее естественным представляется переход от цитологии или точнее от кариологии цитогенетики к проблемам наследственности, определения пола и к другим родственным вопросам, занимавшим С. Г. в последние годы его жизни.

Таков был «жизненный путь к науке» С. Г. Навашина — одного из классиков советской и мировой биологии. С внешней стороны — ряд немотивированных скачков, случайных переходов из одной области в другую, с внутренней — строгая «логика фактов», ведущая исследователя со ступени на ступень, постепенно поднимающая его все выше, открывающая перед ним все более широкие перспективы. И когда проследишь все этапы этого пути, становится ясно, что пройти его мог только исследователь, одаренный исключительно тонкой наблюдательностью и сильно развитым чувством нового, умеющий смотреть на природу своими глазами и видеть в ней гораздо больше того, что она открывает поверхностному наблюдателю.

## VI

С. Г. был очень осторожен в обобщениях и избегал гипотез. Он принадлежал к числу тех ученых, которые предпочитают не отрываться от почвы хорошо проверенных фактов, какой бы соблазнительной ни представлялась возможность дать некоторый простор полету научной фантазии. Этим объясняется его неизменно критическое отношение к смелым «теоретическим построениям» вроде «теории зародышевого мешка и двойного оплодотворения», выдвинутой Б. М. Козо-Полянским, гипотезы «митогенетического излучения» А. Г. Гурвича и т. п. Так же критически он подходил и к некоторым выводам генетиков из школы Моргана, называя их «*fata morgana*».

Придерживаясь золотого правила «*nullius in verba*», всегда в своих рассуждениях и выводах опираться в первую очередь на данные, почерпнутые из собственного опыта, на то, чему сам был очевидцем, С. Г. только один раз отступил от этого правила — в совместной работе с В. В. Финном «К истории развития халазогамных», где была изложена изящная гипотетическая схема филогенеза мужского гаметофита покрытосемянных, построенная главным образом на литературных данных. Впоследствии С. Г. высказывал сожаление по этому поводу и шутя говорил, что В. В. Финн ввел его «в искушение».

Теоретические воззрения С. Г. в области биологии сложились, по-видимому, не без влияния К. А. Тимирязева, у которого он работал в молодые годы в качестве ассистента. Как и его славный учитель, С. Г. был убежденным дарвинистом, но, насколько мне известно, только один раз выступал с докладом по поводу эволюционной теории Дарвина — в 1909 г. на заседании Киевского общества естествоиспытателей, посвященном 100-летию со дня рождения Ч. Дарвина и 50-летию его «Происхождения видов».

С. Г. очень ценил крупный вклад в учение Дарвина, сделанный Н. В. Цингером в его прекрасном исследовании о *Samolida* и *Spergula*. Н. В. Цингер — первый ученик и сотрудник С. Г., как известно, посвятил этот свой труд С. Г. Навашину.

Таковы некоторые характерные черты С. Г. Навашина как естествоиспытателя и таковы уроки, которые мы, его ученики, могли извлечь из знакомства с его взглядами и с его научной деятельностью. Если говорить о «заветах», оставленных нам этим талантливым исследователем природы, то их можно было бы резюмировать в следующих словах:

«Цените больше всего хорошо проверенные факты, но не довольствуйтесь простой их регистрацией. Путем сопоставления новых фактов с тем, что уже известно, идите смело вперед и не бойтесь широких обобщений, если их подсказывает опыт, внимательное изучение действительности.

Избегайте только необоснованных или построенных на слишком узкой основе гипотез. В избранной вами специальной области старайтесь все увидеть и проверить собственными глазами. Не слишком полагайтесь на авторитеты, но будьте в курсе всего, что сделано другими по интересующим вас вопросам. Будьте осторожны в суждениях о том, что выходит за пределы ваших специальных знаний, и помните, что невежество никому и ни при каких обстоятельствах не может служить оправданием. Будьте наблюдательны и старайтесь развивать в себе чувство нового, чтобы не упустить тот счастливый момент, когда вам в ваших поисках истины удастся на мгновение приоткрыть завесу неведомого. Будьте настойчивы в преследовании вашей цели и не приходите в уныние от временных неудач: вдумчивому наблюдателю они часто помогают найти верный путь. Поддерживайте в себе неустанное горение мысли, живой интерес к своей работе, энтузиазм, без которых в науке, как и во всяком другом деле, нельзя достичь крупных успехов».

**ТЕОРИЯ С. Г. НАВАШИНА  
О СТРУКТУРНОМ ДИМОРФИЗМЕ ПОЛОВЫХ ЯДЕР  
КАК ОСНОВЕ ИХ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ  
В ДВОЙНОМ ОПЛОДОТВОРЕНИИ И ЕЕ ДАЛЬНЕЙШАЯ  
КОНКРЕТИЗАЦИЯ**

М. С. Навашин

Главная загадка двойного оплодотворения с самого его открытия — вопрос об избирательности, иными словами, происходит ли при оплодотворении двух женских клеток двумя спермиями их случайное соединение или каждый из спермиев и каждая из оплодотворяемых клеток имеют определенное назначение.

Сразу должно было казаться вполне вероятным наличие существенных различий между компонентами пар спермиев и женских клеток, обеспечивающих «выбор» ими соответственных партнеров. Однако в литературе указания на различия между компонентами пары спермиев появились довольно поздно, а именно, самого автора открытия двойного оплодотворения, который возвестил о таком существовании парных различий у последнего своего объекта *Phelypaea ramosa* С. А. Меу., детальное исследование которого он поручил своей тифлисской ученице М. Гурженовой в 1923 г. Этот вопрос был подробно проанализирован С. Г. Навашиным в выдающейся работе, вышедшей последней при его жизни, — «Опыт структурного изображения свойств половых ядер» [1]. Он связал попарное различие двух спермиев с их движением к месту своего назначения, выдвинув совершенно новую мысль об источнике этого движения. Эта мысль вылилась в стройное теоретическое представление о попарном структурном различии в каждой паре сопрозводных половых клеток. В основу этого представления легло открытие С. Г. Навашиным новой, округлой, формы спермиев, т. е. не наделенных червевидным строением, которому он до того придавал решающее значение в обеспечении способности спермиев к самостоятельному движению.

Вполне естественно, что появление новой точки зрения вызвало большой интерес и стимулировало исследования, авторы которых пытались

открыть соответственные факты и влить более конкретное содержание в идею о различиях между половыми элементами и в первую очередь в решение вопроса о различиях между компонентами пары спермиев.

Однако из-за неподготовленности вопроса, в силу недостатка технических средств для анализа, вся совокупность наблюдений, относящихся к различиям между компонентами пар половых клеток, представлялась неупорядоченной массой фактов, не поддающихся классификации, которая могла бы содействовать вскрытию природы различий между этими клетками. С. Г. Навашин, естественно, обратил внимание на встречавшиеся ему случаи очевидных различий между компонентами пар половых клеток и прежде всего, как уже было сказано, у нового для него объекта, изучавшегося и описанного Гурженовой, — *Ph. ramosa* [2].

Как теперь уже совершенно ясно, многочисленные указания на существование визуальных различий не имеют отношения к главной проблеме, т. е. к причинной связи между различиями и источником специфического поведения спермиев, — «выбора» ими соответственных женских клеток. На первых порах, при недостатке имевшихся тогда данных это было естественно и неизбежно. В первую очередь сказанное относится к явлениям, установленным уже после смерти С. Г. Навашина его последней ученицей Герасимовой [3—6], а именно к природе изменений, происходящих в ходе развития и объединения половых клеток, т. е. к различиям их митотических (циклических) состояний.

Действительно, в настоящее время уже можно считать несомненным, что едва ли не большая часть различий между парами сопрозводных мужских клеток представляет результат функциональной изменчивости — явления, не имеющего никакого отношения к проблеме попарного структурного различия сопрозводных половых клеток, которую С. Г. Навашин клал в основу своей теории, называемой нами для краткости «теорией ядерного энантиоморфизма». Пока это не станет ясно исследователям и будет продолжать существовать смешение ничего общего не имеющих между собой явлений, каковы интимные различия, связанные с фундаментальным строением авторепродуцирующихся структур (структурный диморфизм половых элементов) и функциональные изменения, проходящие в разных направлениях в любой функционирующей клетке, сохранится препятствие на пути дальнейшей разработки проблемы.

Приведем конкретный пример. Современная литература изобилует данными о различии компонентов пары спермиев, находящихся в пыльцевой трубке на пути к зародышевому мешку; при этом делаются попытки доказать, что вид спермия (например, интенсивность нуклеальной реакции) находится в прямой связи с его дальнейшей судьбой, т. е. с «выбором» им своего компонента. Между тем уже давно известно, что спермии в пыльцевой трубке находятся под влиянием сильнейшего продольного градиента и поэтому различия спермиев в зависимости от их положения по отношению к концу пыльцевой трубки всего естественнее было бы признать за результат действия этого градиента. Сходное явление обнаруживается и на цитоплазме пыльцевой трубки, где можно наблюдать результаты такого продольного различия по изменению ее физико-химических свойств, примером чего может быть степень ее дисперсности, а именно увеличение последней по направлению к верхушке пыльцевой трубки. Было бы поистине странным, если бы это не отражалось на спермиях. Тем более вероятно, что направленное и избирательное движение спермиев в пыльцевой трубке, очевидно, связано с физико-химическим взаимодействием их с цитоплазмой определенного «настроения», так как оба спермия всегда находятся в одном из двух движущихся потоков цитоплазмы, а именно в восходящем, направленном к верхушке пыльцевой трубки.

Подобного рода указания совершенно неубедительны и меньше всего говорят о существовании структурных различий конституционального порядка между компонентами пары спермиев в духе идей С. Г. Навашина. Тем более это ясно из прямых данных, сообщаемых Гургуеновой [2] и наблюдавшихся самим С. Г. Навашиным на примере *Ph. ramca*, где такие различия на поздних стадиях отсутствуют, очевидно, в связи с условиями ослабления продольного градиента и уравнивания в этот период свойств цитоплазматической среды пыльцевой трубки. К этим же выводам пришел и автор этой статьи [7, 8] при прижизненных наблюдениях над пыльцевыми трубками у ряда объектов.

Из сказанного ясно, что и в дальнейшем наделяемое принципиальным значением различие в обоих спермиях одной и той же пары весьма часто в действительности принадлежит к числу таких, которые можно назвать *э к о л о г о - ф и з и о л о г и ч е с к и м и*. Чаще всего они связаны с прохождением спермиями митотических фаз как в непрерывно изменяющихся условиях зародышевого мешка, так и при сингамии с ядрами оплодотворяемых клеток, столь различных по своим физико-химическим свойствам.

Между тем несомненно, что среди изменений и порождаемых ими различий компонентов пары спермиев должны быть выделены такие, которые действительно непосредственно связаны с конституциональными и интимными свойствами, возникающими каждый раз при делении материнской производящей их клетки, порождающей и дающей начало паре сопряженных, т. е. обратиться к истории их возникновения, что, как известно, и было положено С. Г. Навашиным в основу анализа постулированного им диморфизма половых ядер.

С. Г. Навашин [1] со смелостью, свойственной большому исследователю таланту, аналогизировал различия спермиев и женских клеток одной и той же пары со стереохимическими, а именно с право- и левовращающими формами веществ, открытие которых великим Пастером произвело исторический переворот в воззрениях на связь структуры молекулы с ее химическими свойствами. Как пишет сам Сергей Гаврилович, неизгладимое впечатление произвело на него сравнение обстоятельств, существующих у право- и левовращающих органических соединений, с тем, что открывается в своеобразном мире половых клеток, где необходимо допустить существование попарных различий далеко не поверхностно напоминающих те, которые определяют взаимоотношения между химическими индивидами энантиоморфной, т. е. зеркально подобной или била-терально симметричной, природы. Подобно тому как левовращающая форма молекулы в химических реакциях может быть совмещена только с соответствующей ей по знаку, так и копуляция может происходить лишь в соответствии со сходством структуры. Отсюда следует, что мужские и женские половые клетки должны быть попарно различными. Вполне очевидно, что это составляет «необходимое и достаточное» условие для создания механизма «выбора» соединяющимися гаметами друг друга при двойном оплодотворении.

Такое совершенно новое теоретическое построение С. Г. Навашина связывал с гаплоидностью, видя только в ней условия возникновения асимметрии, ведущей к образованию двух противоположных форм, которые можно уподобить правой и левой формам оптически деятельного вещества. Ближайшее рассмотрение показывает, однако, что гаплоидное состояние не составляет неперемного условия для установления полового «настроения» и притяжения, а вместе с тем и для случайного выбора гаметой партнера, о чем, впрочем, имел уже понятие и сам С. Г. Навашин. В настоящее время совершенно очевидно, что образование зеркально-подобных сопряженных химических структур при делении клетки не ограничивается лишь гаплоидным состоянием, а распространяется на

любую плоидность, начиная с диплоидного и кончая высокоплоидным уровнем, что во времена С. Г. Навашина было еще неизвестно. Поэтому мы можем с полной уверенностью принять, что любое клеточное деление сопровождается образованием структур, хотя бы в некоторых отношениях энантиоморфных. Это вполне соответствует теории С. Г. Навашина, предполагавшего наличие двигателя или регулятора специфического или ферментативного притяжения гамет друг к другу. Полная разгадка поведения гамет при двойном оплодотворении должна лежать в области явлений молекулярного уровня. Здесь, несомненно, важнейшую роль должны играть исследования, посвященные механизму митоза, в первую очередь его кинетике, начиная с образования динамического поля, в котором происходит ориентация и первоначальное перемещение спермиев на пути к их цели.

Изложенная в самых кратких чертах теория С. Г. Навашина представляет разносторонний интерес. Прежде всего прямое наблюдение говорит о высокой вероятности исходного предположения. Так, доступные наблюдения структурные детали митоза говорят о существовании широко распространенного энантиоморфизма, открывающегося в замечательной области расположения хромосом в ходе деления, а именно в метафазах и при анализе сопряженных групп в ана- и телофазах, дающих начало сестринским ядрам. Этой проблеме автор настоящей статьи посвятил достаточно большое внимание [9, 10], чтобы получить убеждение в том, что, не будучи сами факторами, управляющими поведением гамет и их элементов, эти структурные детали служат, однако, показателями наличия конфигураций, которые на соответствующем уровне, и прежде всего на молекулярном, несомненно, дают представление о механизме поведения элементов, осуществляющих оплодотворение. Выражая эту мысль иначе, можно сказать, что непосредственно видимые надмолекулярные конфигурации хромосомных механизмов представляют как бы наглядную модель или отражение того, что должно существовать и действовать в тех же структурах на молекулярном уровне.

Изложенная вкратце теория С. Г. Навашина с внесенными нами конкретизирующими добавлениями оставляет, однако, не затронутым основной вопрос о движении спермиев в ходе оплодотворения и подготовки к нему. Поведение оплодотворяющих элементов едва ли не более сложно, чем в случае других движущих элементов клетки, и прежде всего движений, происходящих в митозе. В то же время убедительно открывается морфофизиологическое сходство между двумя фундаментальными явлениями живой природы — оплодотворением и митозом, — поскольку в обоих протекают циклические изменения, несущие в себе много общего. Это, как известно, дало основания Е. Н. Герасимовой-Навашиной [3—6] на основе отмеченного сходства искать в митозе и оплодотворении органическое родство. Оно позволило ей выдвинуть так называемую митотическую гипотезу оплодотворения, исходный пункт которой заключается в функциональном сходстве процессов воспроизведения элементов делящейся клетки и их репродукции в митозе, а также и предполагаемой интерпретации природы их движения, оставшейся в теории С. Г. Навашина открытой.

Тщательное исследование этой проблемы приводит к далеко идущим параллелям, что позволяет надеяться на будущее разъяснение ряда существенных моментов механизма митоза, начиная с его стимуляции и кончая репродукцией новых особей из вегетативных одиночных клеток — новейшей задачи современной цитозембриологии.

В заключение следует отметить, что уже после работы С. Г. Навашина получены значительные результаты, относящиеся к природе процессов оплодотворения и сопутствующих ему явлений, вносящие конкретные данные, бывшие еще недостаточно проанализированными С. Г. Навашиным



из-за недостатка наблюдательного материала. Это особенно относится к только что отмеченному органическому параллелизму между функциональными процессами, характеризующими любой митоз, и превращениями, происходящими в спермиях в ходе оплодотворения (особенно при сингамии), изучение которых позволило установить важные закономерности, в частности существование т и п о в оплодотворения, охватывающих оба царства органического мира и свидетельствующих об общности принципов, лежащих в основе воспроизведения.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. С. Г. Навашин. 1927. Опыт структурного изображения свойств половых ядер. — Юбилейный сборник, посвященный И. П. Бородину, стр. 94.
2. М. Гуреева. 1927. Оплодотворение у *Phelipaea ramosa* С. А. Меу. — Сборник им. С. Г. Навашина. Изд. Гос. биол. и-та им. К. А. Тимирязева, стр. 157. М.
3. Е. Н. Герасимова-Навашина. 1947. Митотическая гипотеза двойного оплодотворения. — Докл. АН СССР, 57, № 4.
4. Е. Н. Герасимова-Навашина. 1951. Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосемянных. — Труды БИН АН СССР, серия 7, вып. 2.
5. Е. Н. Герасимова-Навашина. 1961. Цитологические вопросы двойного оплодотворения. — В сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, стр. 431.
6. Н. Герасимова-Навашина. 1969. Some cytological aspects of double fertilization. — Rev. Cytol. et Biol. vég., 32, 301.
7. М. С. Навашин. 1968. Пыльцевая трубка покрытосемянных растений как полярно-дифференцированная система. Материалы Всес. симпозиума по эмбриологии растений. Киев, «Наукова думка», стр. 141.
8. М. С. Навашин. 1969. On the nature of the movement of the generative cell in the pollen tube and the problem of the localization of cell elements. — Rev. Cytol. et Biol. vég., 32, 141.
9. М. Навашин. 1936. Chromosomenanordnung und Chromosomenanomalien in somatischen Metaphasen und ihre Bedeutung für die Theorie der Chromosomenindividualität. — Bericht. d. Deutsch. Bot. Gesel., 54, H. 4.
10. М. С. Навашин. 1947. Расположение хромосом в метафазе и динамика ядра. — Докл. АН СССР, 57, № 6.

Ордена Ленина  
Институт химической физики  
Академии наук СССР  
Москва

### НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ОБ УЛЬТРАСТРУКТУРЕ КЛЕТОК ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА *CREPIS CAPILLARIS* (L.) WALLR. ПОСЛЕ ОПЫЛЕНИЯ

Е. Н. Герасимова-Навашина, В. А. Гуляев

Несколько лет тому назад нами было сделано краткое сообщение об ультраструктуре клеток зародышевого мешка и о некоторых заключительных моментах процесса оплодотворения у сложноцветного *Crepis capillaris* (L.) Wallr. [1]. В настоящей статье излагаются более полно как вышеуказанные материалы, так и вновь полученные, что представляет интерес, поскольку в настоящее время появилось много сведений об ультраструктуре клеток зародышевого мешка у ряда растений и в особенности у близкого вида того же рода — *Crepis tectorum* L. [2—4]. По отношению к последним наши данные кроме сравнительного интереса несут и некоторую дополнительную информацию, так как касаются ультраструктуры клеток зародышевого мешка на более поздних стадиях его развития.

Зрелые зародышевые мешки *C. capillaris* фиксировали в день распускания цветка, следовательно, их клетки были вполне готовы для оплодотворения. Фиксацию проводили через определенные интервалы, начиная с 20 мин. после контролируемого опыления, по методике, разработанной нами ранее [5]. Для электронно-микроскопического исследования использовали фиксатор Паладе при pH 7,4, затем материал обезвоживали в этанольной серии: 30, 50, 70, 96 (три проводки) и 100%-ном (три проводки) растворе и заливали в н.-бутилметакрилат + метилметакрилат (4 : 1) + 2% перекиси бензоила. Голубовато-серые и серебристые срезы контрастировали цитратом свинца по Рейнольдсу. Снимки выполнены на микроскопе JEM-SY при ускоряющем напряжении 80 кВ.

Как известно, зародышевый мешок *C. capillaris*, находясь в однопочковой семязачке, окружен клетками внутреннего эпидермиса интегумента, поскольку в процессе развития нуцеллус семязачки полностью резорбируется [6]. Эти клетки, называемые выстилающими клетками зародышевого мешка, или клетками интегументального тапетума, по своему характеру могут считаться меристематическими, так как они безостановочно делятся (в тангенциальном направлении) вслед за быстрым ростом и развитием всей семязачки и находящегося в ней зародышевого мешка, что продолжается довольно долго и после оплодотворения.

На электронографии (рис. 1) видно, что клетки, окружающие зародышевый мешок, одеты толстой клетчаточной оболочкой волокнистого строения, которая особенно развита со стороны зародышевого мешка, где покрыта слоем кутикулы (темный слой). Следует отметить крупные размеры ядер этих клеток, часто находящихся в делении, слабую вакуолизацию, обилие рибосом и митохондрий, несильно развитый эндоплазматический ретикулум и весьма умеренное количество запасных веществ в форме липидов. Протопласты этих клеток обнаруживают заметное сходство с протопластом яйцеклетки.

Полученная нами характеристика клеток выстилающего слоя почти совпадает с кратким описанием, приводимым Гоудино для *C. tectorum*. Однако эти клетки не достигают той сложной дифференциации своей цитоплазмы, которая характерна для *Calendula*, как это в последнее время показали Васильев и Плиско [7]; впрочем более сильное развитие этих клеток у ряда изученных сложноцветных было установлено еще с помощью светового микроскопа. Что касается выводов многих авторов, начиная с Гегельмайера [8], о защитной роли выстилающего слоя у сложноцветных, то с этим можно вполне согласиться, имея данные электронной микроскопии [7]. Экранизирующее действие рассматриваемого слоя (главным образом очень толстых внутренних оболочек) подтверждается и нашими данными. Так, еще в 1963 г. нами было выяснено [9], что интегументальный тапетум сильнее подвергается действию ионизирующей радиации, чем клетки зародышевого мешка. Однако различие это можно отнести и за счет более меристематического состояния клеток интегументального тапетума.

Клетки яйцевого аппарата (синергиды и яйцеклетка), как это впервые обнаружил Дженсен у хлопчатника [10, 11], на значительном своем протяжении со стороны, обращенной к халазе, не имеют плотных целлюлозных или пектиновых оболочек, а окружены лишь плазматическими мембранами. У нашего объекта клетки яйцевого аппарата в этом районе также отграничены и отделены друг от друга и от центральной клетки, окружающей их в этом месте, только плазматическими мембранами, имеющими типичное для клеточных мембран строение. Плазматические мембраны (плазмалеммы) клеток яйцевого аппарата и центральной клетки непосредственно граничат с межклеточным пространством, которое не везде имеет одинаковую ширину. Местами клетки примыкают друг к другу довольно плотно, местами отходят одна от другой на значительное расстояние. На

срезах поэтому межклеточное пространство выглядит как цепочка пузырьков, что, по-видимому, способствует разъединению клеток. Это хорошо видно на электронографиях на смежных поверхностях рассматриваемых клеток, где обнаруживаются разного рода складки, выпячивания и выросты (см. рис. 2—4, 8, 9).

Особенно ясно указанное отделение (отщепление) прилегающих поверхностей друг от друга происходит в районе между апикальной частью яйцеклетки и граничащей с ней частью центральной клетки, где мы наблюдаем значительное отхождение клеток друг от друга (рис. 2, 5, 6). На рисунках видно, что образовавшийся межклетник имеет тонко фибриллярное содержимое и не является поэтому артефактом заливки (рис. 5, 6). Такова, следовательно, природа той схизогеной щели («пространства»), которая, как указал еще С. Г. Навашин [12], воспринимает мужской оплодотворяющий элемент («гамоцит») со всеми его составляющими частями и о которой мы указывали во всех своих работах, выполненных с помощью светового микроскопа (см. [5] и др.).

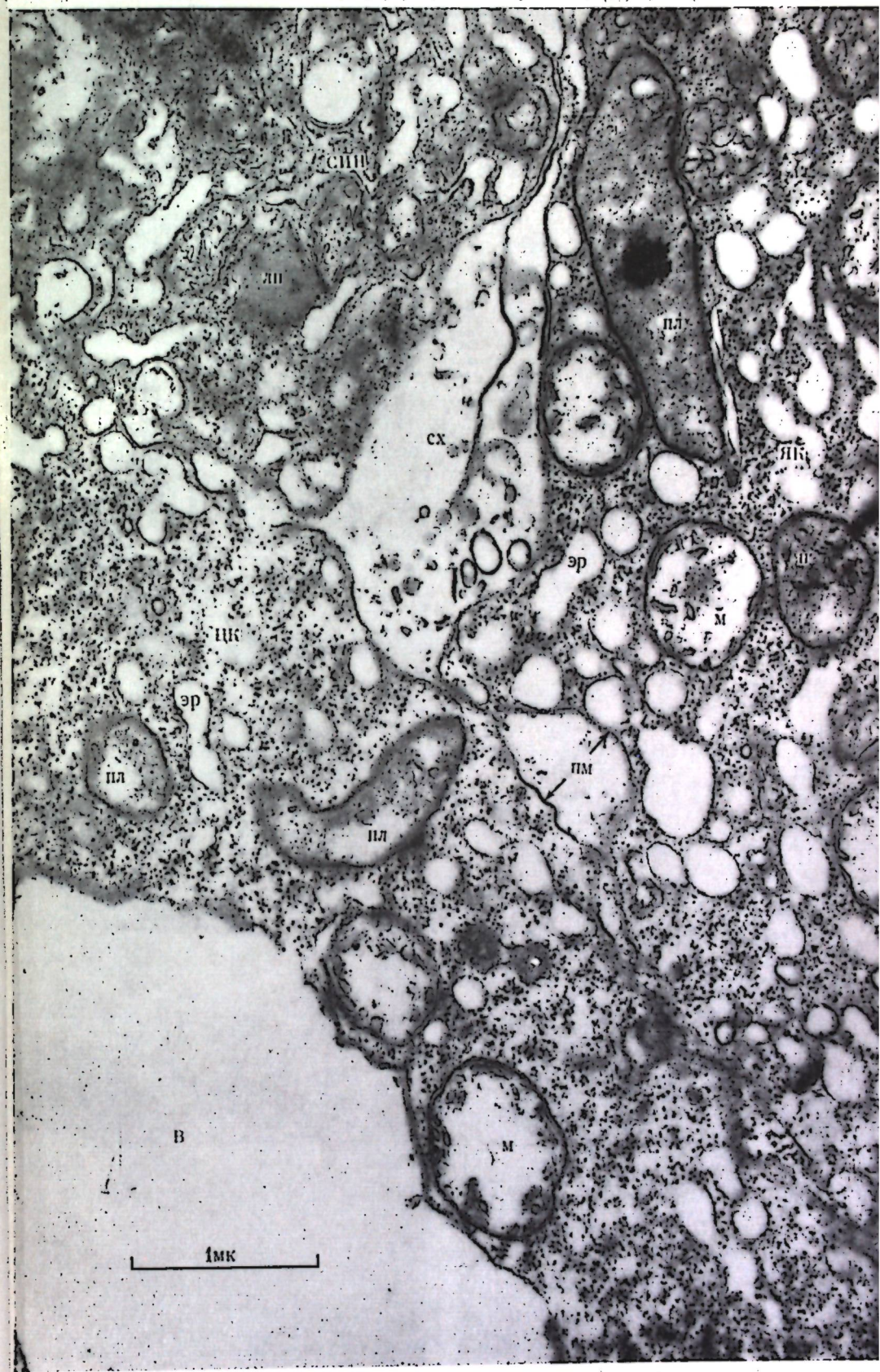
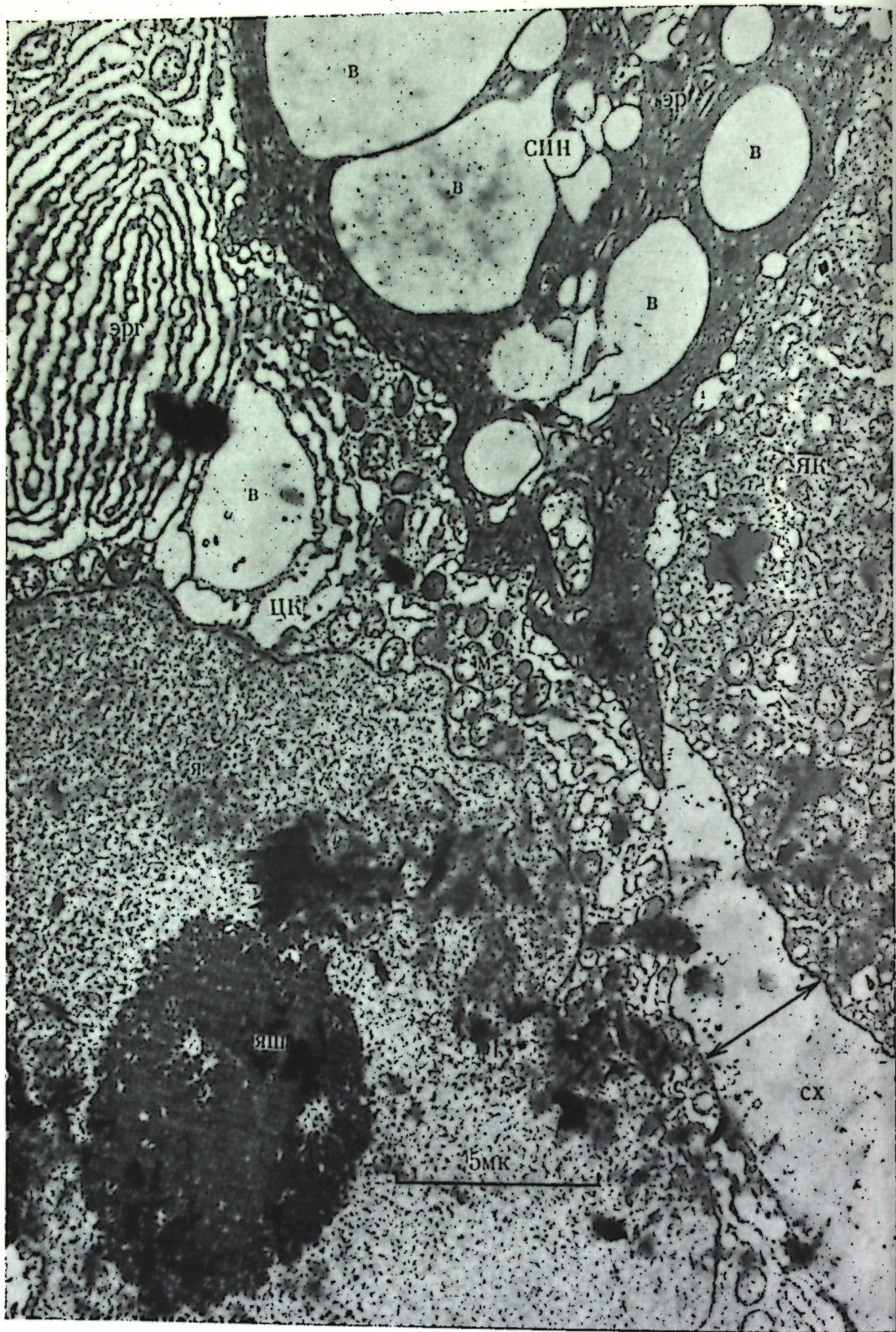
На электронографиях, опубликованных Гоудио [4, табл. 1], отчетливо видна граница между яйцеклеткой и центральной клеткой у *C. tectorum* в только что описанной нами области зародышевого мешка. Но так как у Гоудио представлены более ранние стадии развития этих клеток, то здесь обнаруживается более плотное смыкание их плазмалемм, общий вид которых на иллюстрации совпадает с данной нами выше характеристикой. Довольно сходно описывает Вазар [13] эту область зародышевого мешка у льна; характер граничащих плазмалемм яйцевого аппарата примерно тот же.

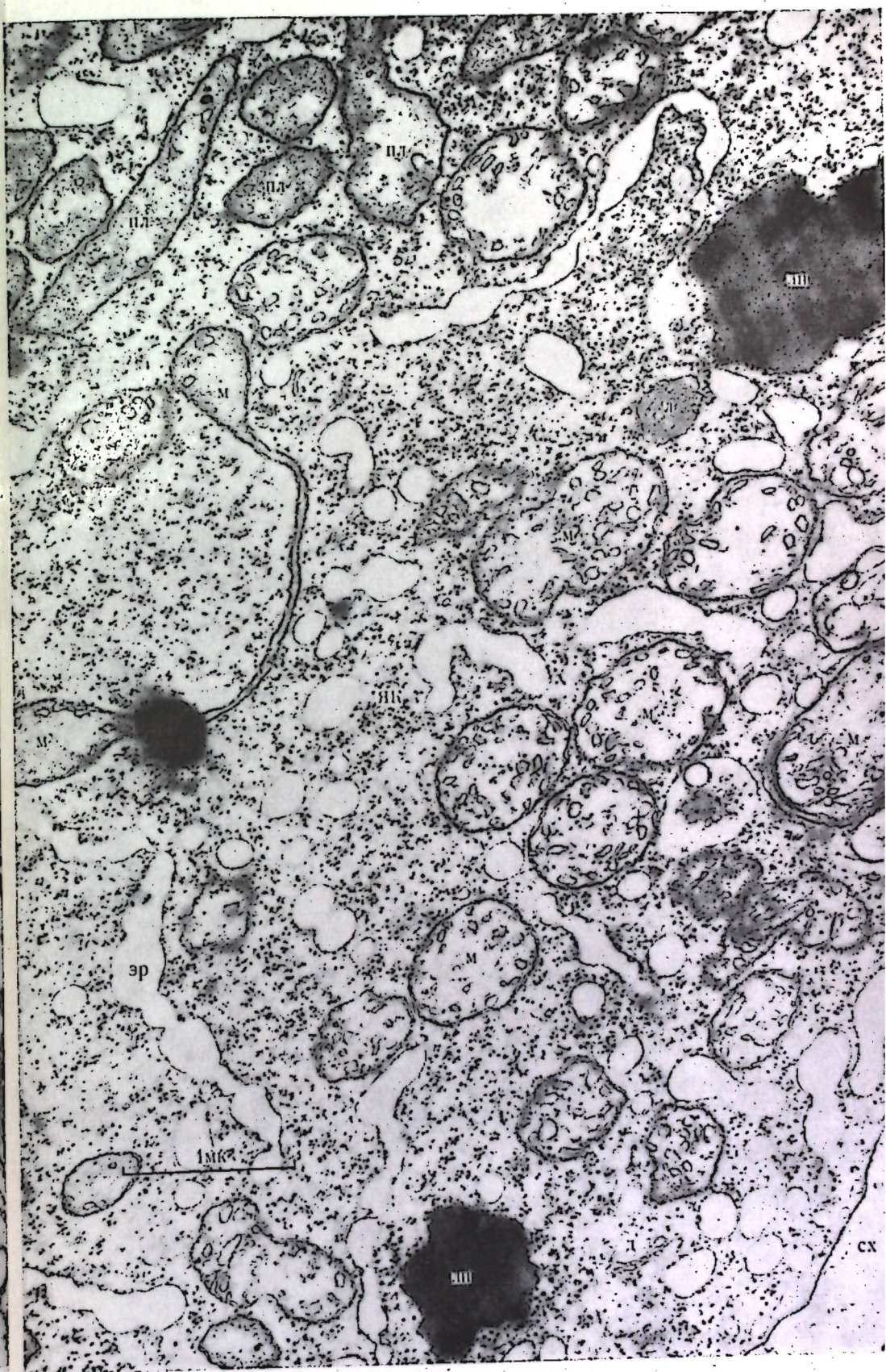
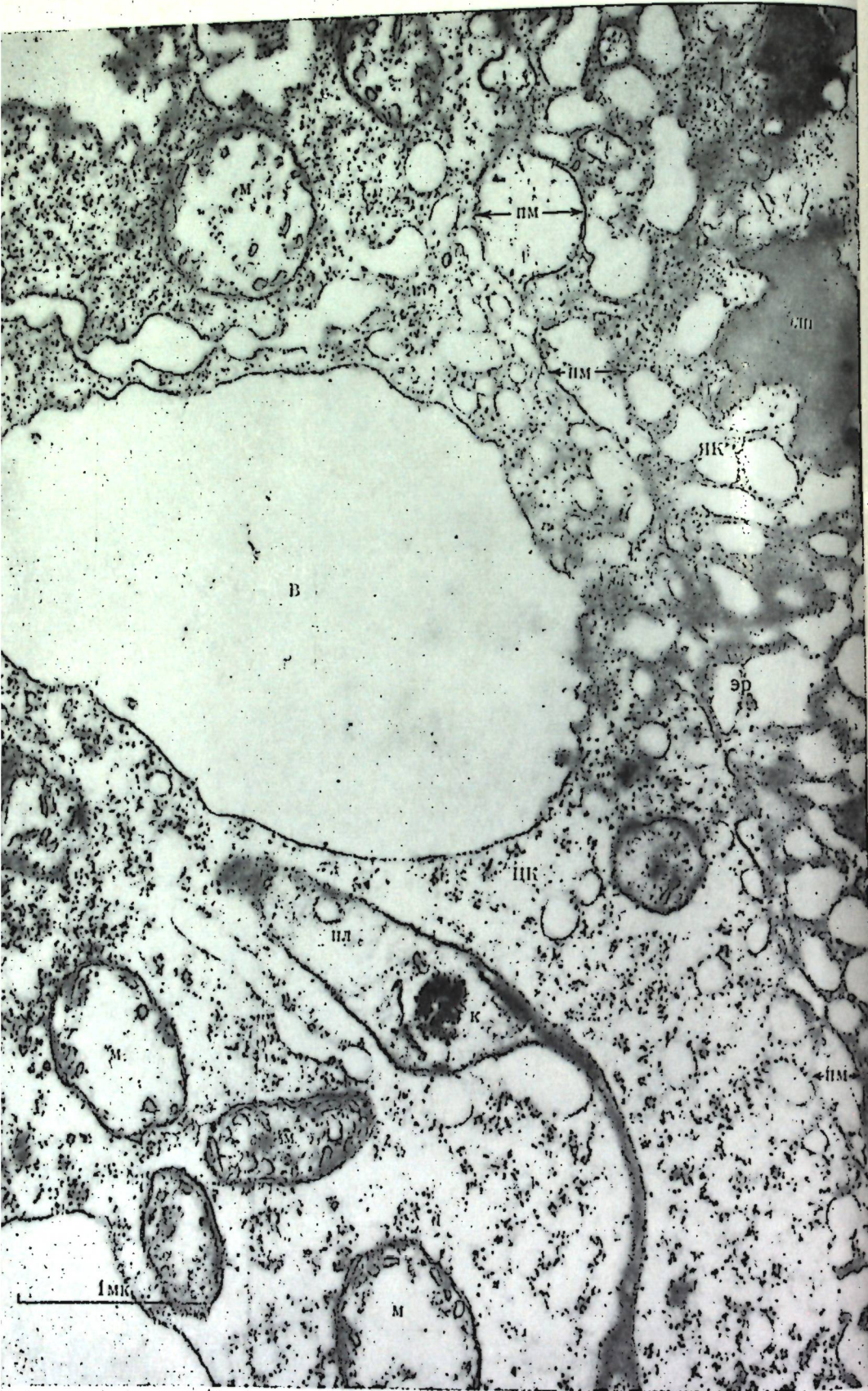
На рис. 2 и 3, где одновременно представлены участки трех клеток зародышевого мешка, можно видеть, как это нами уже указывалось ранее [1], существенные различия протопластов этих соседствующих клеток.

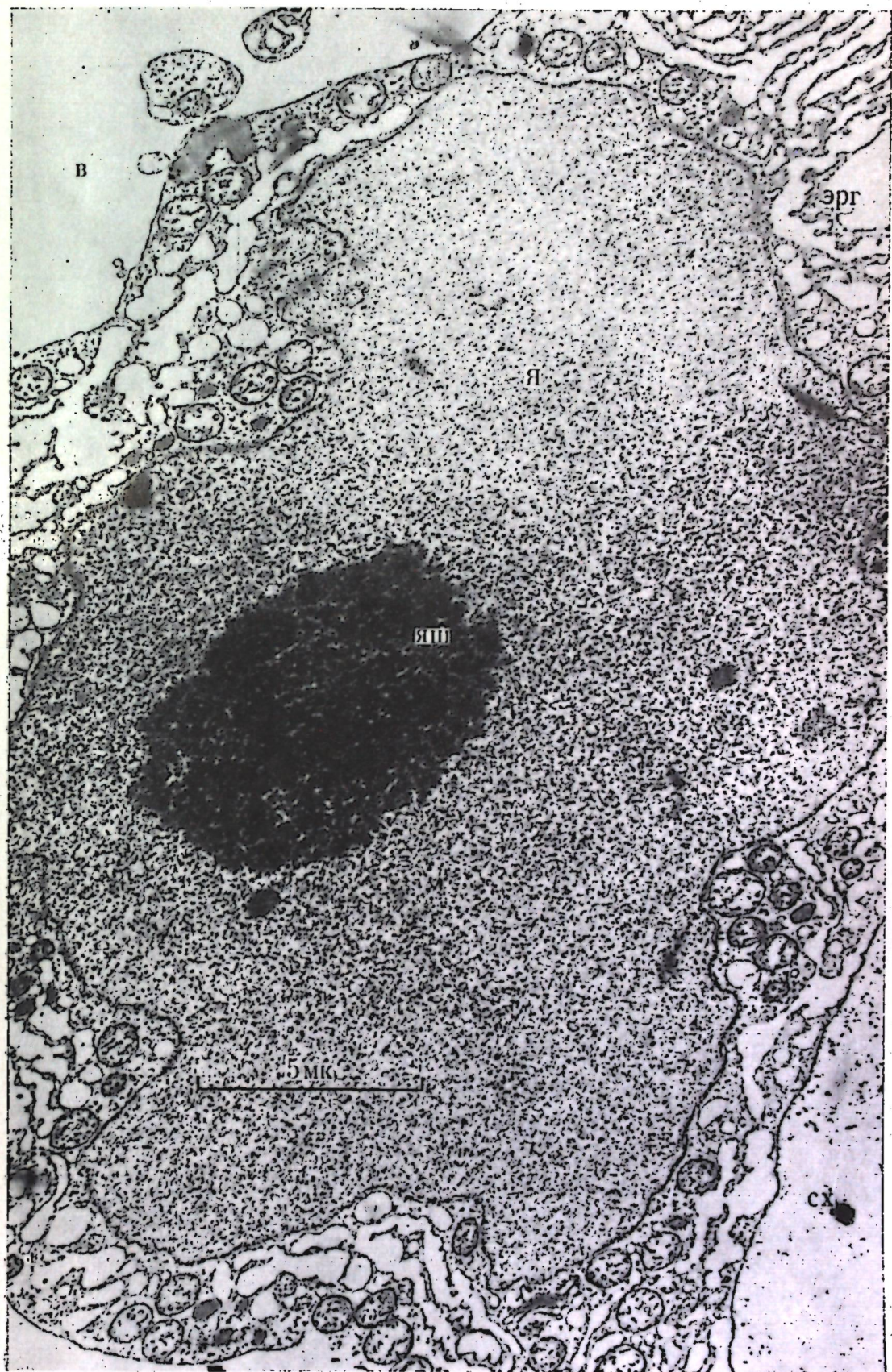
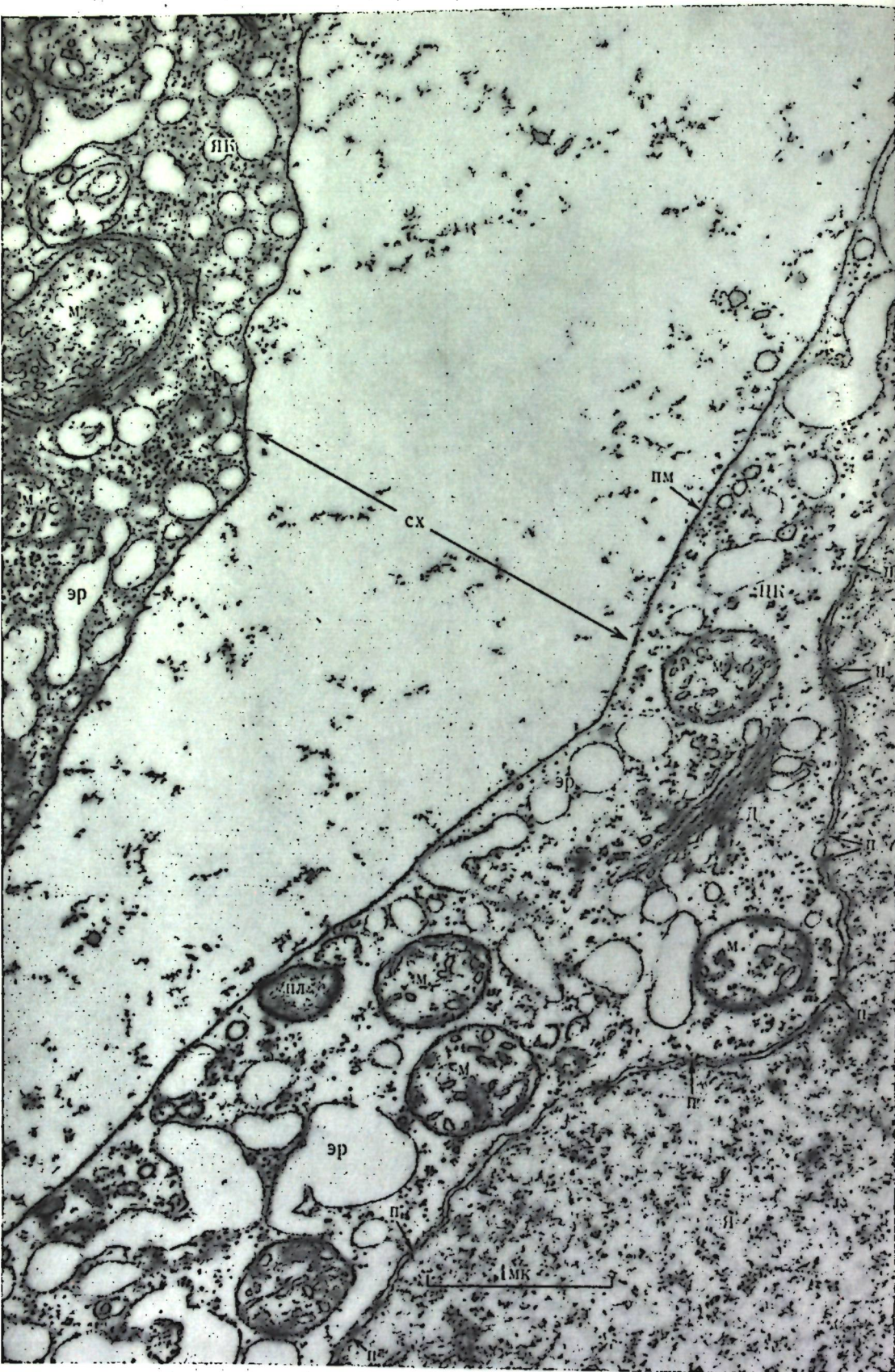
Протопласт яйцеклетки (рис. 1—6) наиболее близок по своей характеристике к таковым меристематических (эмбриональных) клеток. В нем обнаруживается обилие свободных рибосом, многие из которых объединены в полисомы. Митохондрии многочисленны, большинство их овальной формы, внутренняя мембрана образует тубулярные кристы. Наличие митохондрий чашевидной формы не является типичным, хотя отдельные профили таких митохондрий встречаются на срезах (рис. 5). Некоторые митохондрии имеют перетяжки, возможно, свидетельствующие о делении их. Пластиды также обильны, от митохондрий легко отличаются более плотным матриксом, скудостью внутренних мембранных структур и удлиненной формой. Крахмальные зерна в пластидах не обнаружены. Эндоплазматическая сеть (ретикулум) представлена довольно широкими каналами, имеющими перетяжки, так что некоторые из них выглядят четковидными. Мембраны эндоплазматического ретикулума, как правило, гладкие. Рибосомы на их поверхности весьма редки. Диктиосомы очень мелкие в сравнении с другими органоидами и очень редко встречаются. Из параплазматических включений выделяются звездчатые капли липидов. Наличие этих жировых включений и столь многочисленные митохондрии не наблюдались в более молодых яйцеклетках *C. tectorum* [4].

В связи с сильным разрастанием центральной клетки (рис. 2, 4, 6—8) ее протопласт сильнее вакуолизирован, чем у апикального конца яйцеклетки, но обнаруживает значительное сходство в ультраструктуре с последним. Рибосомы многочисленные, собранные в полисомы, структура митохондрий и пластид аналогична. Эндоплазматический ретикулум также представлен четковидно перешнурованными каналами, особенно в околоядерной области. Его каналы, однако, местами образуют ламеллярную эргастоплазму, особенно развитую в микропиларной

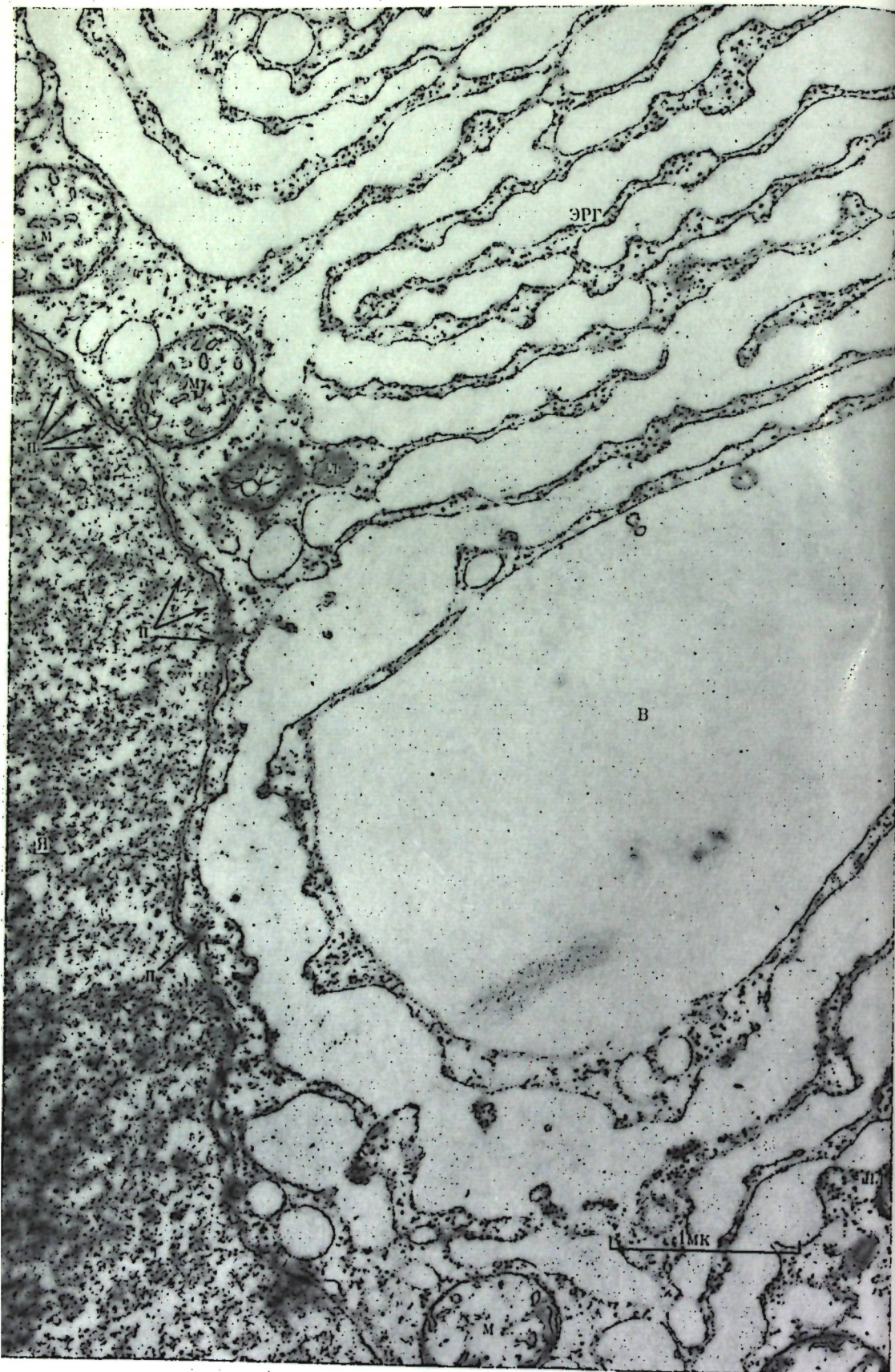


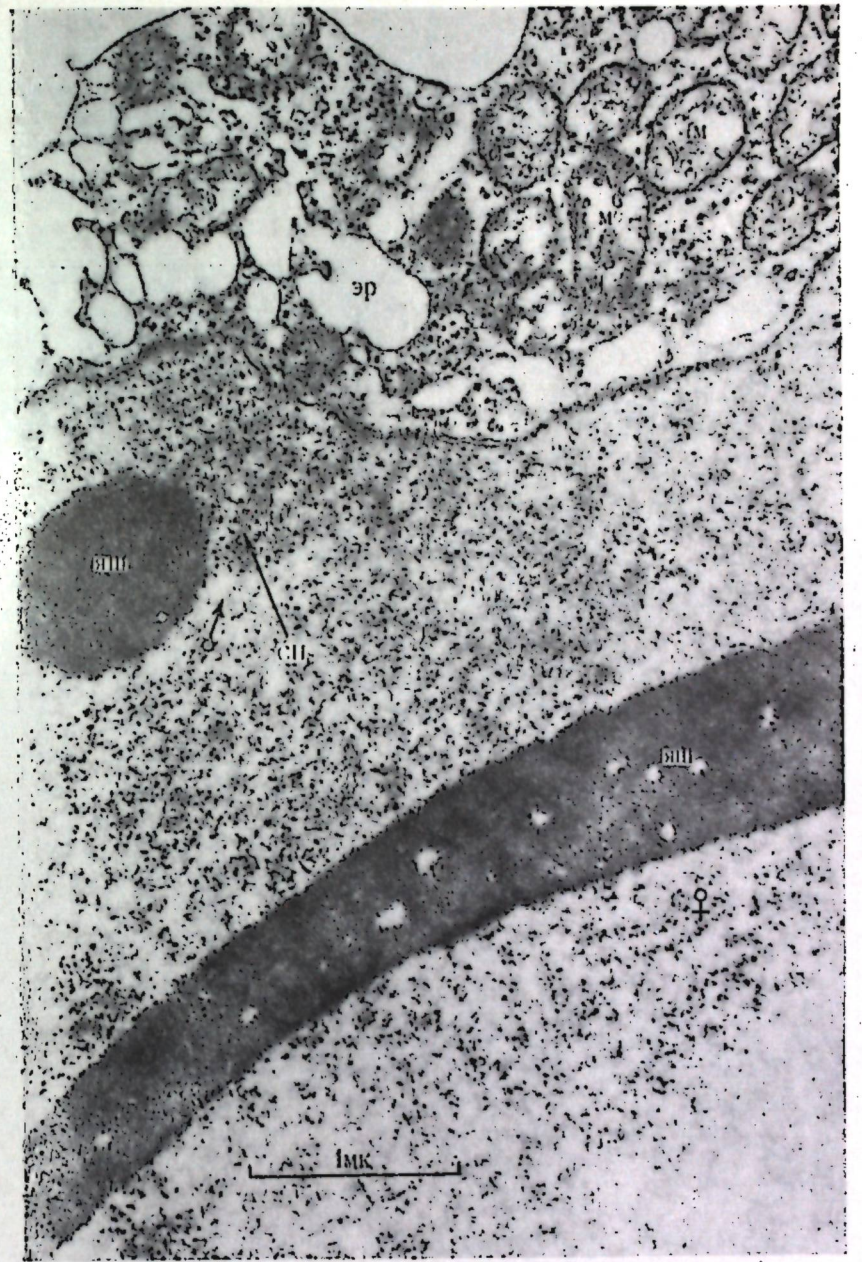
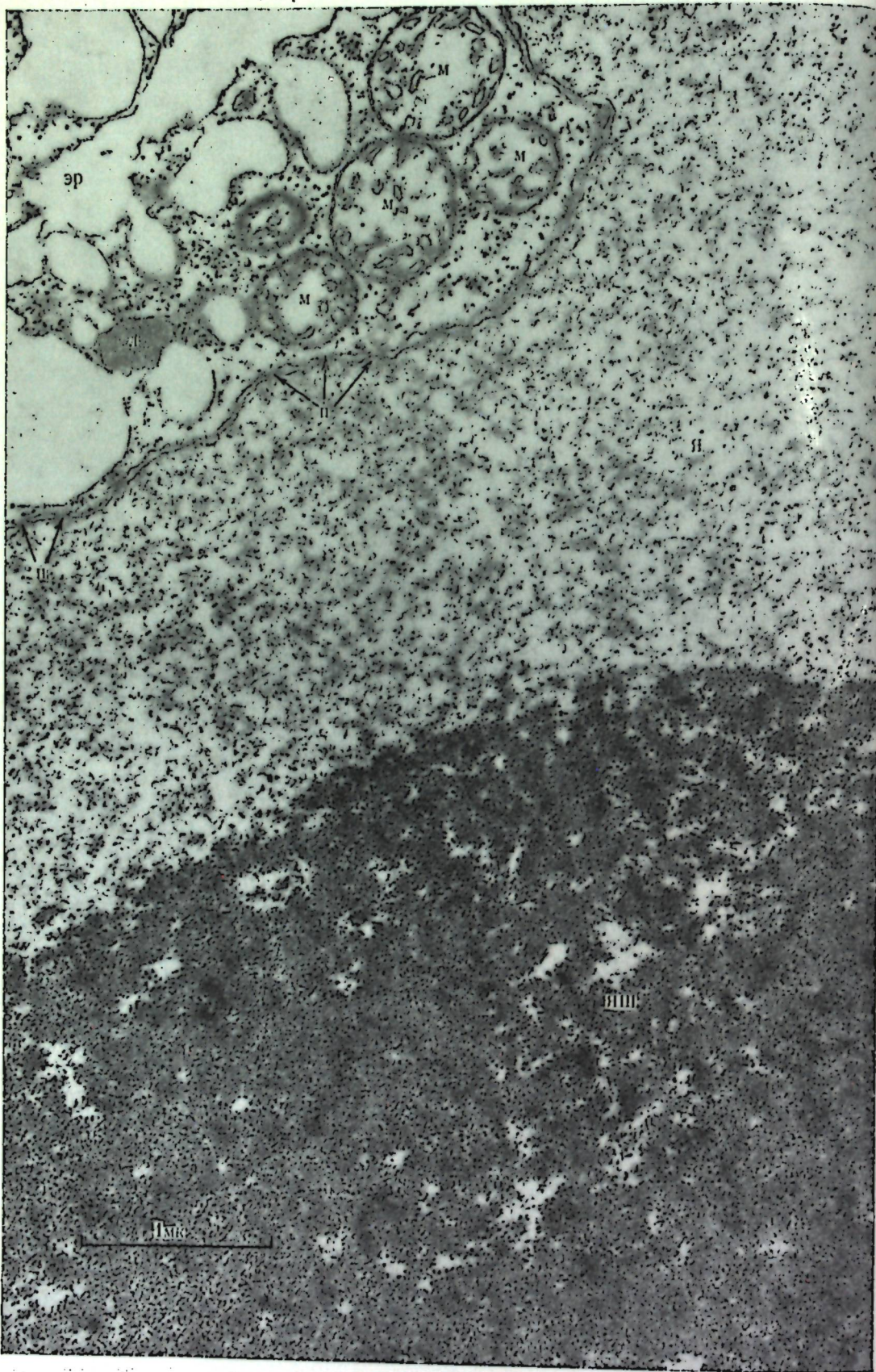














ОБОЗНАЧЕНИЯ НА РИСУНКАХ:

|                                  |                                       |
|----------------------------------|---------------------------------------|
| в — вакуоль;                     | сни — синергида;                      |
| д — диктосомы;                   | сп — спермий;                         |
| зэн — клетка зачатка эндосперма; | сх — схизогенная «щель»;              |
| зг — зигота;                     | тап — выстилающий (тапетальный) слой; |
| л — лизосомы;                    | цк — центральная клетка;              |
| лп — липиды;                     | эр — эндоплазматический ретикулум;    |
| м — митохондрии;                 | эрг — ламиллярная эргастоплазма;      |
| п — поры в оболочке ядра;        | я — ядро;                             |
| пл — пластиды;                   | як — яйцеклетка;                      |
| пм — плазматическая мембрана;    | янп — ядрышко                         |
| р — рибосома;                    |                                       |



Р и с. 1.

Часть микропиларного конца зародышевого мешка с прилегающими к нему клетками выстилающего (тапетального) слоя (тап) с целлюлозными оболочками, особенно толстыми со стороны клеток зародышевого мешка. Видны часть яйцеклетки (як), над ней — участки двух синергид (сни) (20 мин. после опыления)

Р и с. 2.

Части граничащих друг с другом трех клеток микропиларного конца зародышевого мешка: яйцеклетка (як), центральная клетка (цк), между ними — синергида (сни). Вырост синергиды обращен в сторону «щели» (сх) между апикальной частью яйцеклетки и проксимальной частью центральной клетки; в цитоплазме последней видно ядро (я) с ядрышком (янп) и эргастоплазматическое образование (эрг) (20 мин. после опыления)

Р и с. 3.

Соприкасающиеся участки трех клеток зародышевого мешка: яйцеклетки (як), синергиды (сни) и центральной клетки (цк). Обращает на себя внимание различные структуры цитоплазмы этих клеток и характер контакта их плазматических мембран (пм), что показано стрелками (20 мин. после опыления)

Р и с. 4.

Часть пограничного участка яйцеклетки (як) и центральной клетки (цк). Специфический характер области контакта этих клеток: отсутствие целлюлозных оболочек и наличие выростов и впадин (20 мин. после опыления)

Р и с. 5.

Строение цитоплазмы апикальной части яйцеклетки; видна часть схизогенной «щели» (сх) (20 мин. после опыления)

Р и с. 6.

Продолжение изображенной на рис. 5 апикальной части яйцеклетки в сторону центральной клетки. Видны часть яйцеклетки (як), часть центральной клетки (цк), между ними широкий схизогенный межклетник — «щель» (сх), разделяющий яйцевую и центральную клетки. Стрелками показаны поры на оболочке ядра центральной клетки (20 мин. после опыления)

Р и с. 7.

Вторичное ядро центральной клетки (я) с ядрышком (ян). Видны часть схизогенной «щели» (сх) и эргастоплазма (эрг) центральной клетки (20 мин. после опыления)

Р и с. 8.

Деталь рис. 7 при большем увеличении. Видны концентрические (лабиринто-ламеллярные каналы) эргастоплазмы (эрг), митохондрии (м) и пластиды (пл) в центральной клетке и часть ее ядра, а также участки синергиды (син) и яйцеклетки (як) (20 мин. после опыления)

Р и с. 9.

Деталь рис. 8 при большем увеличении (20 мин. после опыления)

Р и с. 10.

Деталь части центральной клетки в области ее ядра (я) и прилегающей к нему ламеллярной эргастоплазмы (эрг). Стрелками показаны поры в ядерной оболочке центральной клетки (20 мин. после опыления)

Р и с. 11.

Часть синергиды в области ее ядра (я); последнее с большим ядрышком (ян). Уплотненное строение цитоплазмы и ее форменных элементов (20 мин. после опыления)

Р и с. 12.

Деталь строения ядра центральной клетки (я) с ядрышком (ян). Стрелками показаны поры в оболочке ядра (20 мин. после опыления)

Р и с. 13.

Часть вторичного ядра центральной клетки в момент объединения с ним спермия, выделившего свое ядрышко (ян). Область, занимаемая веществом деспирализующегося спермия, резко не ограничена; вблизи от мужского ядрышка видно еще спиральное очертание спермия с микроспиралями в нем (60 мин. после опыления)

Р и с. 14.

Конец двойного оплодотворения. Слияние мужского ядрышка с женским в ядре зиготы (зг) и ядре клетки зачатка эндосперма (зэн) (80 мин. после опыления)

области, прилежащей к синергиде (рис. 2, 7—10). Здесь мы видим обширный эргастический аппарат с концентрически расположенными каналами эндоплазматического ретикулума, который в световой микроскоп часто различается в виде своего рода «завихрения» цитоплазмы, иногда изображавшийся на рисунках [14, рис. 8 и 10, *Scilla sibirica*]. В очень ранних работах, например у Моттье [15], он показан для зародышевого мешка *Lilium martagon* и назван автором «трофоплазменное тело». Точнее этот эргастический аппарат может быть охарактеризован как лабиринтообразная система каналов ламеллярного строения. Мембраны эргастоплазмы имеют большее количество прикрепленных полирибосом, чем эндоплазматический ретикулум других участков клетки. Наряду с липидными звездчатыми включениями в центральной клетке встречаются также включения, видимо, аналогичные сферосомам.

Судя по описанию Гоудино [4], в центральной клетке *C. tectorum*, эндоплазматическая сеть вообще более развита, чем у *C. capillaris*. Возможно, однако, что на более поздних стадиях развития зародышевого мешка происходит перегруппировка каналов сети с формированием ламеллярных тел, подобных описанному выше. В тексте Гоудино также упоминает о позднейшем возникновении в центральной клетке «больших многослойных концентрических образований». Сходные, но слабее развитые «завитки» эндоплазматического ретикулума описывает и Дженсен для хлопчатника [11]. Дексгеймер наблюдал аналогичную структуру в пыльце лобелии, но он считает его образование результатом подавления синтеза РНК актиномицином [16]. Однако М. С. Навашин (неопубликованные данные) указывает, что он уже в 1916 г. отчетливо видел подобные образования с помощью светового микроскопа в нормальной одноядерной пыльце *Rosa*.

Протопласт с и н е р г и д (рис. 1—3, 8, 9, 11) имеет наиболее плотную гиалоплазму и сильно развитый эндоплазматический ретикулум, явно поляризованный вдоль клетки. Каналы ретикулума значительно уже, чем в яйцевой и центральной клетках, и разделены узкими слоями гиалоплазмы. На халазальной полюсе эндоплазматический ретикулум переходит в систему вакуолей, почти смыкающихся своими мембранами (тонопластами) (рис. 2, 9, 11). На ориентацию эндоплазматической сети вдоль длинной оси синергиды хлопчатника указывал также и Дженсен [10]. Протопласт синергид содержит сравнительно небольшое количество митохондрий, располагающихся вблизи ядра; они имеют здесь как бы деформированный вид, матрикс их довольно плотен, а контуры извилисты. Многочисленные пластиды сосредоточены преимущественно на периферии клетки.

Большая электронная плотность гиалоплазмы и митохондрий, своеобразная вакуолизация протопласта придают синергидам такой вид, как если бы в них шел процесс дегенерации. Но это отнюдь не значит, что они подвергаются разрушению перед вхождением пыльцевой трубки, как это утверждает Вазар для одной из синергид льна [17]. Сказанное подтверждает наш более ранний вывод, что синергиды в соответствии с ходом развития зародышевого мешка и их положением в нем претерпевают наибольшую дифференциацию.

Что касается я д е р описываемых нами клеток зародышевого мешка, то в их двойных мембранных оболочках хорошо видны многочисленные поры, а содержимое обнаруживает типичную картину интерфазных ядер (рис. 2, 6—8, 10—13). Их крупные я д р ы ш к и имеют рыхлое строение, состоя в основном из гранулярного компонента, и не отделены от кариолимфы собственными оболочками. Ядрышко (например, центральной клетки на рис. 12) имеет такой вид, как будто бы с его поверхности все время отделяются в кариолимфу гранулярные или субгранулярные элементы, которые в свою очередь через поры ядерной оболочки (как это местами

видно) выходят наружу в цитоплазму. Однако в этом отношении ядро центральной клетки резко отличается от ядра синергиды, где такого процесса не обнаруживается, во всяком случае столь отчетливо (рис. 11). В ядре синергиды ядрышко более компактно, а карнолимфа обладает большей плотностью для электронов. Как увидим далее, не обнаруживается процесса отделения гранул с поверхности ядрышка и в сильно вакуолизированном ядрышке ядра центральной клетки в момент слияния с ним спермия, так же как и в ядрышке, выделяемом спермием при его погружении в это ядро (рис. 13).

Поры оболочки центральной клетки, как и двуконтурные мембранные элементы этой оболочки, имеют вид, характерный для активно функционирующего ядра, обнаруживая некоторые признаки взаимодействия с цитоплазмой. Перинуклеарное пространство оболочки (пространство между двумя мембранами) имеет здесь переменную толщину, а именно между ними образуются характерные пузырьки, которые, по-видимому, при достаточном увеличении отшнуровываются (отрываются) от поверхности ядра в цитоплазму (рис. 6—8, 10, 12). Возможно, что эти пузырьки являются предшественниками каких-то форменных элементов цитоплазмы, развивающихся позднее, например в митохондриях. Интересно отметить, что такая трактовка происхождения митохондрий близка к данной С. Г. Навашиным в 1916 г. [18] на основании его классических наблюдений в световом микроскопе.

Поры, образованные слиянием краев отверстий двух мембранных оболочек ядра (внешней и внутренней), здесь многочисленны и типичны в отношении структуры, как показывает, например Поляков [19]. В просвете поры видно более уплотненное вещество в виде «диафрагмы», перекрывающее отверстие параллельно поверхности ядра, а по обеим ее сторонам наблюдаются как бы «облачка тумана». Последние структуры бывают видны то более, то менее отчетливо. Поскольку это часто наблюдается на оболочке одного и того же ядра (рис. 6, 8, 10, 12), надо думать, что мы имеем здесь дело с различными фазами их функционирования.

Оболочка ядра синергиды (рис. 11) повторяет только что описанные структуры, но в менее отчетливо выраженном виде, возможно, потому, что тут к оболочке ядра тесно прижаты элементы эндоплазматического ретикулума, чего нет в центральной клетке. Последнее также свидетельствует о более сильной дифференциации синергид.

Различается и форма ядер. Ядра синергид, во всяком случае на изученных нами срезах, имеют неправильную форму, с глубокими вдавлениями и выростами. Контур ядра центральной и яйцевой клеток менее извилисты. Наружная мембрана ядерной оболочки не имеет прикрепленных рибосом. Прямой связи мембраны с каналами эндоплазматического ретикулума не наблюдалось, хотя косвенно можно предполагать наличие такой связи (рис. 6), по крайней мере в центральной клетке.

Если обратиться к картинам оплодотворения, наблюдавшимся в его заключительных фазах (через 60 и 80 мин. после опыления), то на полученных нами электронографиях обнаруживаются следующие детали этого процесса. На рис. 13 видно окончание слияния спермия с ядром центральной клетки и его деспирализация. Составляющие элементы спермия после выделения мужского ядрышка полностью уподобляются таковому женского ядра. В световом микроскопе хромосомы спермия в это время становятся невидимыми и перестают обнаруживать реакцию Фельгена. На электронографиях они выявляются в виде спиралек, местами вполне отчетливо заметных, особенно в зоне расположенных «растворяющегося» спермия, где его собственные очертания еще заметны. Несколько позднее мужское ядрышко, выделенное спермием при взаимодействии с карнолимфой женского ядра, объединяется с ядрышком последнего (рис. 14), завершая процесс сингамии. (Срез, представленный на рис. 14, сделан

с материала, предварительно фиксированного глютаральдегидом, чем объясняется заметно большая плотность цитоплазмы и набухшее состояние пластид и митохондрий.)

Из сказанного следует, что центральная клетка отличается от яйцеклетки более сильным развитием эндоплазматического ретикулума, образующего ламеллярную эргастоплазму, а также, по-видимому, более активным ядром с крупным и рыхло сложенным ядрышком (см. также [11]). Это обстоятельство, т. е. более высокая синтетическая активность центральной клетки, вероятно, позволяет последней после завершения объединения ее со спермием на несколько часов раньше приступить к делениям. Яйцеклетка, видимо, получающая вещества, необходимые для деления, в основном от пыльцевой трубки, запаздывает со вступлением в первый митоз.

Что касается синергид, то данные электронно-микроскопического исследования подтвердили наш вывод, сделанный ранее на основе изучения развития зародышевого мешка с помощью светового микроскопа, что эти клетки являются сильно дифференцированными и неспособными возобновить деления, но в ходе оплодотворения играющими важную роль [20].

#### ЛИТЕРАТУРА

1. В. А. Гуляев, Е. Н. Герасимова-Навашина. 1968. Изучение процесса оплодотворения с помощью электронного микроскопа. Материалы Всес. симпозиума по эмбриологии растений. Киев, «Наукова думка».
2. J. C. Godineau. 1966. Ultrastructure du sac embryonnaire du *Crepis tectorum* L.: les cellules du pôle micropylaire. — C. r. Acad. sci. Paris, 263, N 12, 852.
3. J. C. Godineau. 1969. Ultra-structure des synergides chez quelques composées. — Rev. cytol. et biol. végét., 32, fasc. 3—4, 209.
4. J. C. Godineau. 1971. Ultra-structure du sac embryonnaire de *Crepis tectorum* L.: état après la cellularisation et la fusion des noyaux polaires. — Ann. Univ. et arers. Reims, 9, fasc. 1, 78.
5. Е. Н. Герасимова. 1933. Оплодотворение у *Crepis capillaris* (L.) Wallr. — La Colule, 42, 103.
6. Е. Н. Герасимова-Навашина. 1954. Двойное оплодотворение покрытосемянных, его природа и происхождение. Докт. дисс. Л.
7. А. Е. Васильев, М. А. Плиско. 1971. Электронно-микроскопическое исследование интегументального тапетума и смежных тканей семязачатка у *Calendula officinalis* L. — Bot. журн., 56, № 3.
8. F. Hegelmater. 1889. Ueber den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung. — Bot. Ztbl., 47, 805.
9. Е. Н. Герасимова-Навашина, Т. Б. Батыгина, С. Н. Коробова, О. А. Долгова. 1963. Изучение процесса оплодотворения, развития зародыша и эндосперма при рентгенизации половых элементов. Тезисы Всес. эмбриологического совещания. 21 июня. Ленинград.
10. W. A. Jensen. 1965. The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton. — Amer. J. Bot., 52, N 3, 238.
11. W. A. Jensen. 1965. The ultrastructure and composition of the egg and central cell of cotton. — Amer. J. Bot., 52, N 8, 781.
12. С. Г. Навашин. 1910. О самостоятельной подвижности мужских половых ядер у покрытосемянных растений. — Записки Киевск. об-ва естествоисп., 20, вып. 4, 321.
13. J. Vazart. 1969. Organisation et ultrastructure du sac embryonnaire du Lin (*Linum usitatissimum* L.). — Rev. cytol. et biol. végét., 32, fasc. 3—4, 227.
14. Е. Н. Герасимова-Навашина, Т. Б. Батыгина. 1958. Процесс оплодотворения у *Scilla sibirica* Andr. — Bot. журн., 43, № 7, 959.
15. D. M. Mottier. 1904. Fecundation in plants. Washington.
16. M. J. Dexheimer. 1968. Sur la synthèse d'acide ribonucléiques par les tubes polliniques en croissance. — C. r. Acad. sci. Paris, 267, N 25, 2126.
17. J. Vazart. 1971. Degenerescence d'une synergide et penetration du tube pollinique dans le sac embryonnaire de *Linum usitatissimum* L. — Ann. Univ. et arers, Reims, 9, fasc. 1, 89.
18. С. Г. Навашин. 1916. Принцип преемственности и новые методы в учении о клетке высших растений. — Журн. Русск. бот. об-ва, № 1.

19. В. Ю. Поляков. 1970. Особенности тонкого строения ядерной оболочки в связи с различным функциональным состоянием клеточного ядра. Материалы Всес. симпозиума «Структура и функции клеточного ядра». 16—20 сентября. М., «Наука».
20. Е. Н. Герасимова-Навашина, С. Н. Коробова. 1959. О роли синергид в процессе оплодотворения. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 64, вып. 5, 69.

Ордена Ленина  
Институт химической физики  
Академии наук СССР  
Научно-исследовательский институт медицинской радиологии  
Академии медицинских наук СССР  
Москва

## ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЛЮЦЕРНЫ РОДОПСКОЙ (*MEDICAGO RHODORAEA* VEL.)

Д. П. Терзийски, В. А. Поддуби́я-Ариольди

Во флоре Болгарии род *Medicago* представлен многочисленными видами; некоторые из них могут быть использованы в генетико-селекционных работах как исходный материал для селекции.

Мы поставили перед собой задачу изучить развитие микроспор, семязпочек, женского и мужского гаметофитов, гамет, эндосперма и зародыша у эндемичного для Болгарии диплоидного вида *Medicago rhodoraеа* Vel. Ценные хозяйственные свойства этого вида сделали его объектом внимания многих исследователей. Он интересен и тем, что является промежуточным между болгарской и крымской группами эндемичных люцерн [1]. Однако в цитоэмбриологическом отношении он изучен мало [2].

Материал для нашего исследования был собран в природных условиях Южной Болгарии и фиксирован в фиксаторах Навашина, Кларке и Яковлева; препараты изготовляли по общепринятой методике при толщине микротомных срезов 10—16 мк. Для окрашивания использовали железный гематоксилин, гематоксилин Делафи́льда и метилгрюн-пиронин по Унна. Поздние стадии эмбриогенеза изучали *in vivo* на тотальных препаратах. Для изучения спермиогенеза пыльцу проращивали на искусственной питательной среде, состоящей из 1% агара и 5—10% сахарозы.

**Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита.** Вполне дифференцированные тычинки *M. rhodoraеа* содержат по четыре микроспорангия, округлых в поперечном срезе. Их стенки относятся к *Dicotyledonous*-типу [3]. На стадии синезисиса материнских клеток микроспор ясно видны эндотеций, эфемерный промежуточный слой и тапетум (рис. 1, а). Тапетум секреторного типа; клетки его одноядерные и сохраняют свою индивидуальность до конца микроспорогенеза; они резко отличаются от клеток соседних тканей по своей базофильной цитоплазме и перегруженным хроматином ядрам. Мейоз в материнских клетках микроспор протекает нормально. Мы ни разу не заметили унивалентных хромосом, микроядер или других отклонений от нормы. Морфологические картины гетеротипного и гомотипного делений в пыльниках *M. rhodoraеа* показаны на рис. 1, б — к. Как видно, мейоз протекает по симультанному типу. На стадии диакинеза и метафазы I (рис. 1, б, в) ясно видно гаплоидное число хромосом ( $n = 8$ ). Биваленты очень короткие и при образовании двух терминальных хиазм выглядят почти круглыми. Микроспоровые тетрады расположены тетраэдрически (рис. 1, к).

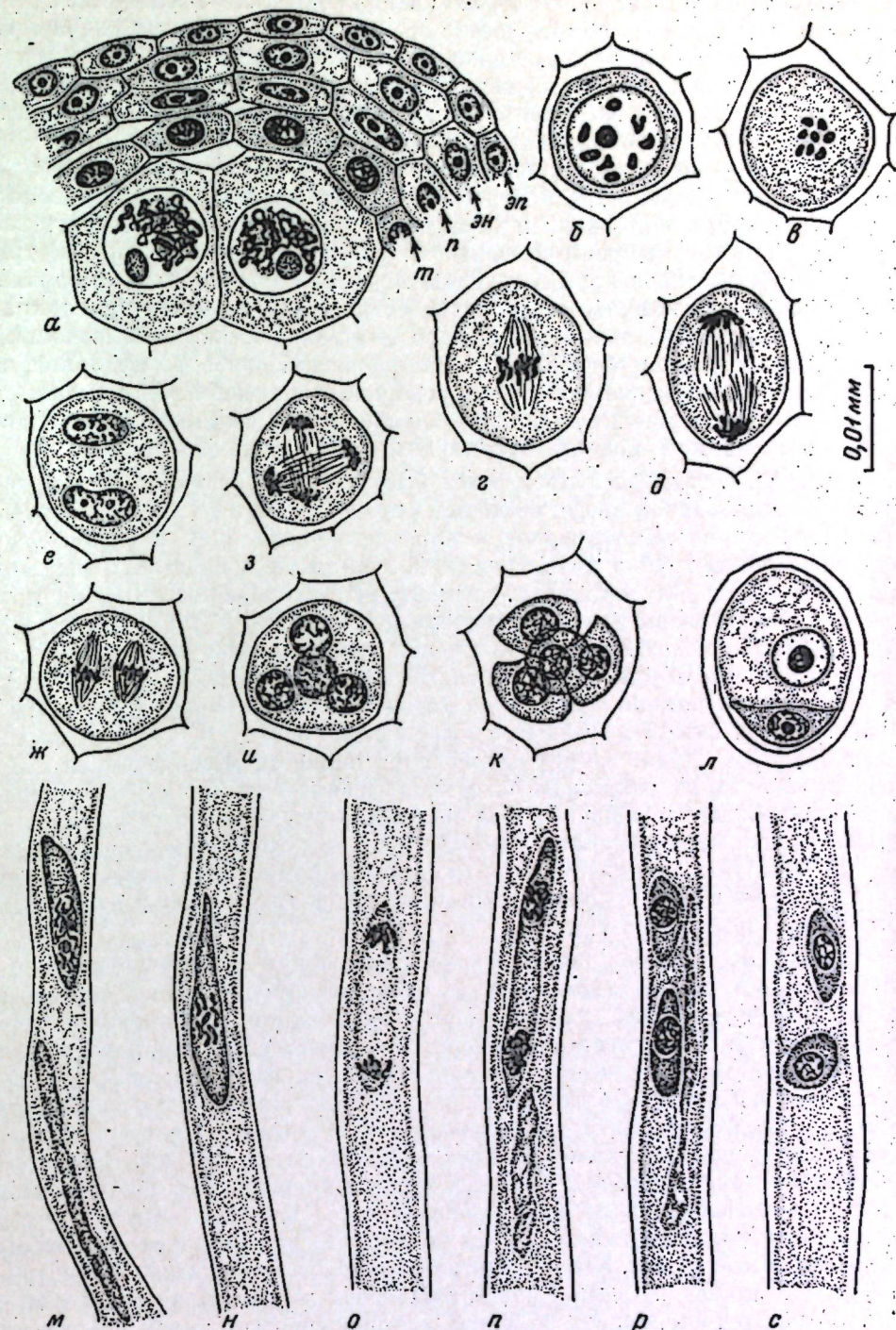


Рис. 1. Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у *M. rhodoraеа* Vel.

а — устройство стенки микроспорангия на стадии синезисиса; эп — эпидермис, эн — эндотеций, п — промежуточный слой, т — тапетум; б — диакинез; в — метафаза I; г — е — дальнейшие стадии гетеротипного деления; ж — к — гомотипное деление; л — зрелое, двухклеточное пыльцевое зерно; м — п — последовательный ход спермиогенеза в пыльцевой трубке; р — с — спермициты в пыльцевой трубке.

Мужской гаметофит *M. rhodopaea* является двухклеточным (рис. 1, л), и в этом отношении он не отличается от остальных изученных видов сем. бобовых. Литературные данные показывают, что двухклеточный тип мужского гаметофита является для них преобладающим и характерным [4—7]. Только у *Milletia ovalifolia* обнаружен случай протекания спермиогенеза в пыльцевом зерне и образовании трехклеточной пыльцы [8].

Двухклеточная пыльца наблюдается вскоре после распада микроспоровых тетрад. Из-за эксцентрического расположения ядер микроспор митоз протекает с образованием характерного асимметрического веретена. Зрелая пыльца приобретает овальную форму, гладкую экзину и три поры. Дифференцированная генеративная клетка веретеновидной формы, ее цитоплазма гомогенна, ядро слегка овальное, а ядрышко темноокрашенное (рис. 1, л). В то же время ядро вегетативной клетки в несколько раз больше ядра генеративной. Его кариоплазма слабо базофильная, а ядрышко большое. Вскоре после вхождения генеративной клетки в цитоплазму пыльцевого зерна ядро вегетативной клетки начинает терять свои ясные очертания и приобретает характер бесформенного тела.

Пыльца *M. rhodopaea* прорастает быстро и одновременно на искусственной питательной среде, состоящей из 1% агара и 7—10% сахарозы. Пыльцевое зерно моносифонное и образует только одну неразветвленную пыльцевую трубку диаметром 6—8,5 мк. При прорастании пыльцы в пыльцевую трубку обычно первым входит вегетативное ядро, за ним следует генеративная клетка. Отмеченные изменения в форме вегетативного ядра наблюдаются и в пыльцевой трубке. Здесь оно принимает самые различные формы, имеет неясные очертания и дает слабую реакцию на ДНК, белки, аминокислоты; оно сильно вакуолизировано и часто распадается на несколько отдельных фрагментов (рис. 1, м, п, р). Как известно, вопрос о роли вегетативного ядра является дискуссионным. По мнению некоторых исследователей, оно физиологически активно, поддерживает жизнеспособность целой системы, стимулирует рост пыльцевой трубки и является абсолютно необходимым для протекания спермиогенеза [9—11]. По мнению других, — это атавистическое образование и вряд ли играет существенную роль в росте пыльцевой трубки и развитии мужского гаметофита. [12—14].

По нашему мнению, наблюдающиеся изменения в морфологии и химическом составе вегетативного ядра во время его онтогенеза являются типичными признаками прогрессивной дегенерации. Мы считаем, что представления о причинах протекания спермиогенеза в зависимости от вегетативного ядра трудно согласуются с современными данными. Экспериментально доказано, что условия для деления каждого ядра создаются во время предшествующей интерфазы, когда происходят процессы репродукции хромосом, митотических центров, синтез вещества митотического аппарата и накопление необходимых запасов энергии [15]. Наступление профазы отмечает начало распределительного периода митоза, и его дальнейший ход определяется затем факторами, уже созданными в ядре. Однако у *M. rhodopaea*, как и у других изученных нами видов, генеративное ядро вступает в профазу еще в пыльцевом зерне или верхнем конце пыльцевой трубки. Подобные факты установлены и у видов из других семейств с двухклеточной пыльцой. Даже у растений с двухклеточным пыльцевым зерном генеративная клетка часто находится уже в профазе [16]. Поэтому интерпретация вегетативного ядра как решающего фактора для протекания спермиогенеза в пыльцевой трубке трудно объяснима в свете современных представлений. Даже те случаи, когда вегетативное ядро нормальной структуры находится в пыльцевой трубке и показывает признаки метаболической активности, дегенерируя поздно [17], не дают основания связать протекание спермиогенеза с обязательным присутствием в пыльцевой трубке вегетативного ядра.

Спермиогенез у *M. rhodopaea* протекает в нижней части пыльцевой трубки примерно через 20 час. после посева пыльцы. В отличие от видов *Vicia*, у которых цитоплазма генеративной клетки выражена неясно и наблюдается с трудом [4, 7], у изучаемого вида она видна в значительном количестве во время всех фаз спермиогенеза (рис. 1, м — с) и может быть причислена к среднеплазменным генеративным клеткам [6]. Деление генеративной клетки *M. rhodopaea* демонстрирует все морфологические признаки нормального митоза. Профаза очень продолжительна и начинается еще в пыльцевом зерне. В поздней профазе ядро часто занимает эксцентрическое положение в веретеновидной генеративной клетке (рис. 1, м). Метафазная пластинка нормальна и обычно наклонена к оси пыльцевой трубки. Спирализация хромосом тоже протекает нормально, и в поздней метафазе отчетливо видна типичная форма хромосом, составляющих кариотип *M. rhodopaea* (рис. 1, п). Нормально протекают также анафаза и телофаза (рис. 1, о, н). Однако ни при одной из использованных методик мы не обнаружили ахроматинового веретена. Причины этого явления, наблюдаемого и у других видов, пока не выяснены. Нормальная спирализация хромосом и протекание всех фаз деления ядра бесспорно показывают, что деление генеративной клетки в данном случае идет по типу нормального митоза.

Обособленные спермии — настоящие клетки, они имеют слегка удлинённую форму с диаметром ядер 3,2—4 мк (рис. 1, р, с). Максимальная длина спермиев достигает 9,6 мк. Ядра их остаются в телофатическом состоянии — ядрышки у них не наблюдаются. К моменту образования спермиев вегетативное ядро обнаруживается как сильно вакуолизированное и деформированное амёбовидное тело.

*Семяпочка, макроспорогенез и развитие женского гаметофита.* В начальных стадиях дифференциации репродуктивных органов завязь прямая и в ней видно от трех до пяти зачатков семязпочек. Позднее она закручивается, образуя от двух до трех спиралей. Прямые в начале развития семязпочки постепенно поворачиваются, и в стадии зрелого зародышевого мешка они становятся типичными кампилотропными, краснецуллярными с двумя интегументами (рис. 2). Зачатки интегументов возникают одновременно в основании нуцеллуса (рис. 2, б, в). Внешний интегумент развивается быстрее внутреннего (рис. 2, д—з), который состоит из двух рядов клеток. В образовании микропиле участвуют оба интегумента, однако большая часть образуется из внешнего интегумента, очень толстого, вследствие многократных периклиналильных делений (рис. 2, л). В результате немногочисленных антиклиналильных делений молодой нуцеллус становится коническим, и сбоку молодого зародышевого мешка обычно имеется один-два слоя клеток (рис. 2, г—з). В нуцеллусе, как правило, образуется многоклеточный археспорий. Четыре спорогенные клетки расположены вдоль оси нуцеллуса (рис. 2, а); их число в некоторых случаях достигает шести. Заложение только одной археспориальной клетки наблюдалось очень редко. В каждом случае археспориальные клетки делятся периклиналильными перегородками, откладывая наружу париетальные клетки. Особенно четко их образование наблюдалось тогда, когда закладывалась только одна археспориальная клетка. Первичные париетальные клетки также проходят несколько пери- и антиклиналильных делений, и над материнскими клетками макроспор всегда наблюдаются от одного до трех париетальных слоев (рис. 2, а, б). Формирование париетальной ткани различной мощности у видов рода *Medicago* вполне доказано и не вызывает сомнений. Этот архаический эмбриологический признак не соответствует морфологической подвинутости и высокому месту *Medicago* в сем. бобовых.

Соответственно наличию многоклеточного археспория в семязпочках *M. rhodopaea* в мейоз одновременно вступает несколько спорогенных

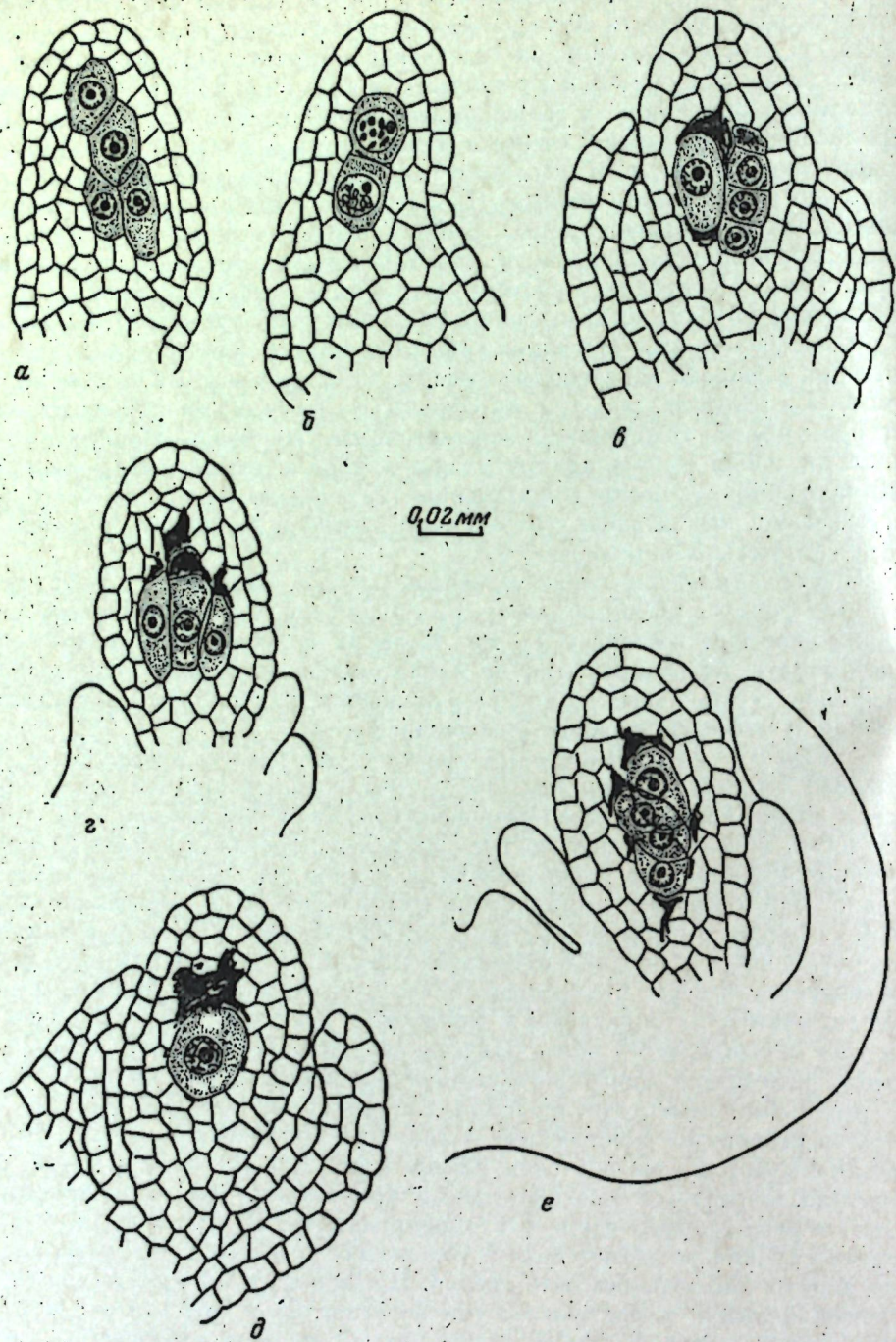
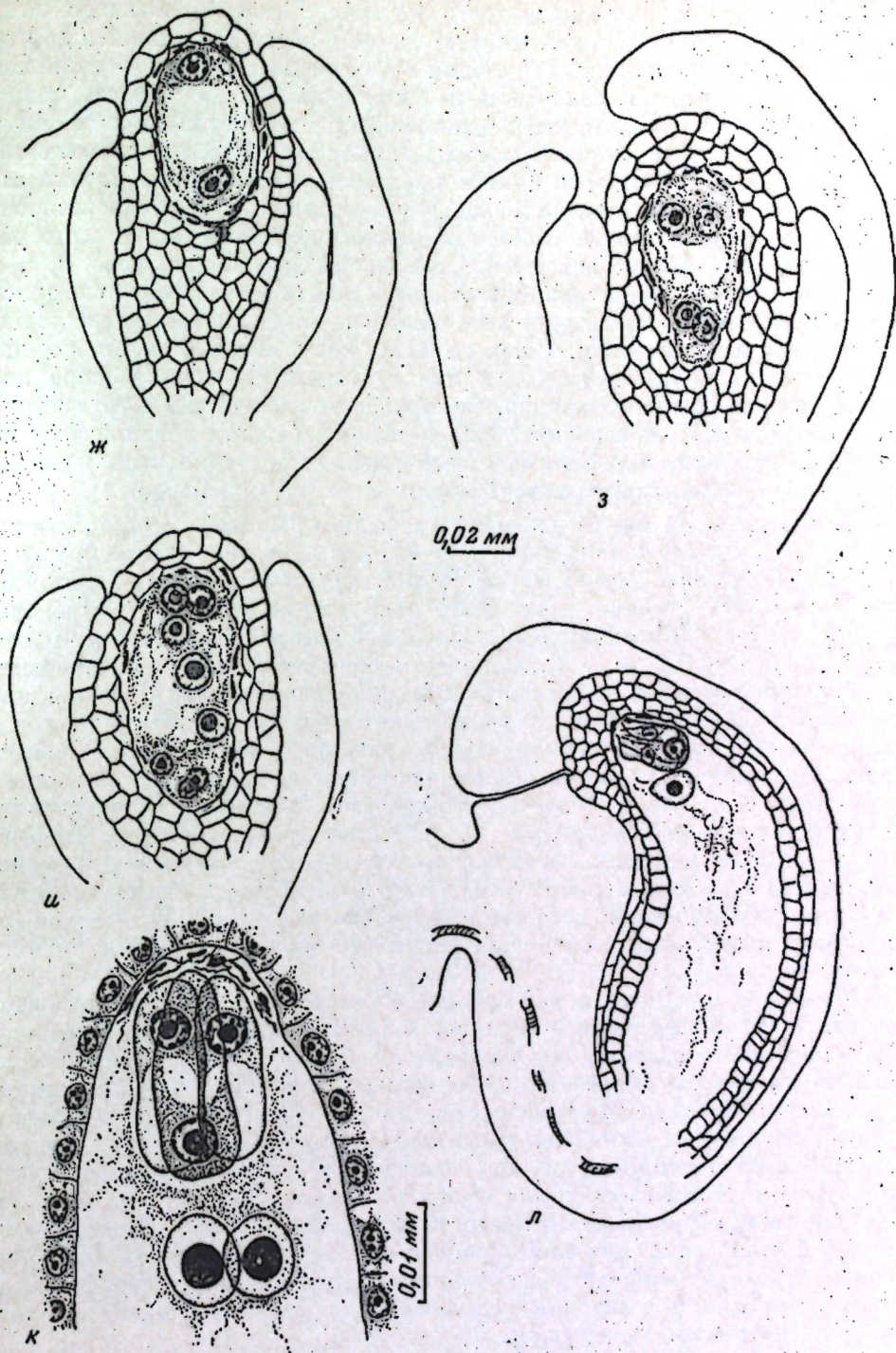


Рис. 2. Формирование семяночек, макроспорогенез и развитие женского гаметофита у *M. rhodopaea* Vel. j

а — многоклеточный археспорий в пучеллусе. Над верхней спорогенной клеткой виден слой кроющих клеток; б — две спорогенные клетки в мейозе — верхняя в диакнеше, нижняя в синапсисе; в — одновременно сформированные тетрада и одноядерный зародышевый мешок; г — три параллельно расположенных одноядерных зародышевых мешка; д — в пучеллусе только один зародышевый мешок; е — несколько зародышевых мешков на разных стадиях развития;



ж — и — двух-, четырех- и восьмидерные зародышевые мешки; к — микропиллярный конец зрелого зародышевого мешка; л — вид семяночки на стадии зрелого зародышевого мешка

клеток, число которых иногда достигает трех. Мы наблюдали параллельное развитие двух спорогенных клеток, расположенных одна над другой, одна из них находится на стадии синапсиса, другая — диакинеза (рис. 2, б). Тетрада макроспор и одноядерный зародышевый мешок, возникшие в результате почти одновременного развития двух спорогенных клеток, размещаются параллельно (рис. 2, в). Вообще в семязпочках *M. rhodopaea* нуцеллярные клетки проявляют спорогенную активность. Обычно (независимо от числа тетрад) образуется только один жизнеспособный зародышевый мешок. Однако из макроспор разных тетрад часто развиваются параллельно два и даже три зародышевых мешка (рис. 2, г, е), причем не наблюдается никакой закономерности ни в отношении ориентации макроспоровых тетрад, ни в отношении того, какая из макроспор разовьется в дальнейшем. В тех случаях, когда образуется только одна тетрада макроспор, халазальная или субхалазальная макроспора дает зародышевой мешок. Очевидно, не только многоклеточный археспорий, но и тенденция к образованию больше одной тетрады и начальное развитие больше одного зародышевого мешка являются стабильными и генетически обусловленными признаками для всего рода *Medicago*.

Независимо от числа развивающихся зародышевых мешков полной зрелости достигает только один. Все остальные обычно дегенерируют на одноядерной, реже двухъядерной стадии. Развитие женского гаметофита протекает по *Polygonum*-типу. Фазы поляризации ядер и формирование двух-, четырех- и восьмиядерных зародышевых мешков проходят последовательно (рис. 2, ж — и). Молодой зародышевый мешок имеет овальную форму и хорошо выраженную центральную вакуоль, а вполне дифференцированный — очень широкий, слегка изогнутый в микропиларном конце и окружен интегументальным тапетумом (рис. 2, а). Элементы яйцевого аппарата по форме цилиндрические и по величине почти одинаковы (рис. 2, к). Синергиды очень стойкие и наблюдаются даже на стадии двухклеточного проэмбрио (рис. 3, а). Антиподы эфемерные и, как правило, не видны в зрелом, готовом к оплодотворению зародышевом мешке. Полярные ядра имеют слабо базофильную кариплазму, а также крупные богатые РНК ядрышки, которые в несколько раз превышают по размеру ядрышки яйцеклетки и синергид. Полярные ядра сливаются до оплодотворения.

**Развитие зародыша и эндосперма.** В оплодотворенном зародышевом мешке *M. rhodopaea* первым начинает делиться первичное ядро эндосперма. При этом образуется эндосперм нуклеарного типа. Свободные эндоспермальные ядра округленные, большие, с одним — тремя ядрышками (рис. 3, а). Вначале ядра эндосперма накапливаются вокруг зародыша, а потом вместе с цитоплазматическими тяжами передвигаются к халазе. Позднее они накапливаются и на периферии зародышевого мешка, где образуют плотный слой клеток с сильно базофильной цитоплазмой. Это физиологически наиболее активный слой эндосперма. Вскоре после заложения семяздолей в микропиларном конце зародышевого мешка эндосперм переходит в клеточное состояние. Однако в халазе эндосперм до конца сохраняется в ядерном состоянии. У зрелых семян эндосперм полностью потреблен зародышем.

Развитие зародыша у *M. rhodopaea* в общем протекает, как и у остальных изученных видов рода *Medicago* [18, 19]. Первое деление оплодотворенной яйцеклетки происходит в поперечном направлении, в результате чего образуются терминальная (ca) и базальная (cb) клетки (рис. 3, а). Эти производные зиготы тоже делятся поперечно, в результате чего образуется четыре расположенных одна над другой клетки, что характерно для категории  $S_2$  эмбриогенетической классификации Суэжа [19]. Такой тип проэмбриональной тетрады считается некоторыми авторами эволюционно самым прогрессивным. В дальнейшем обычно обе производные

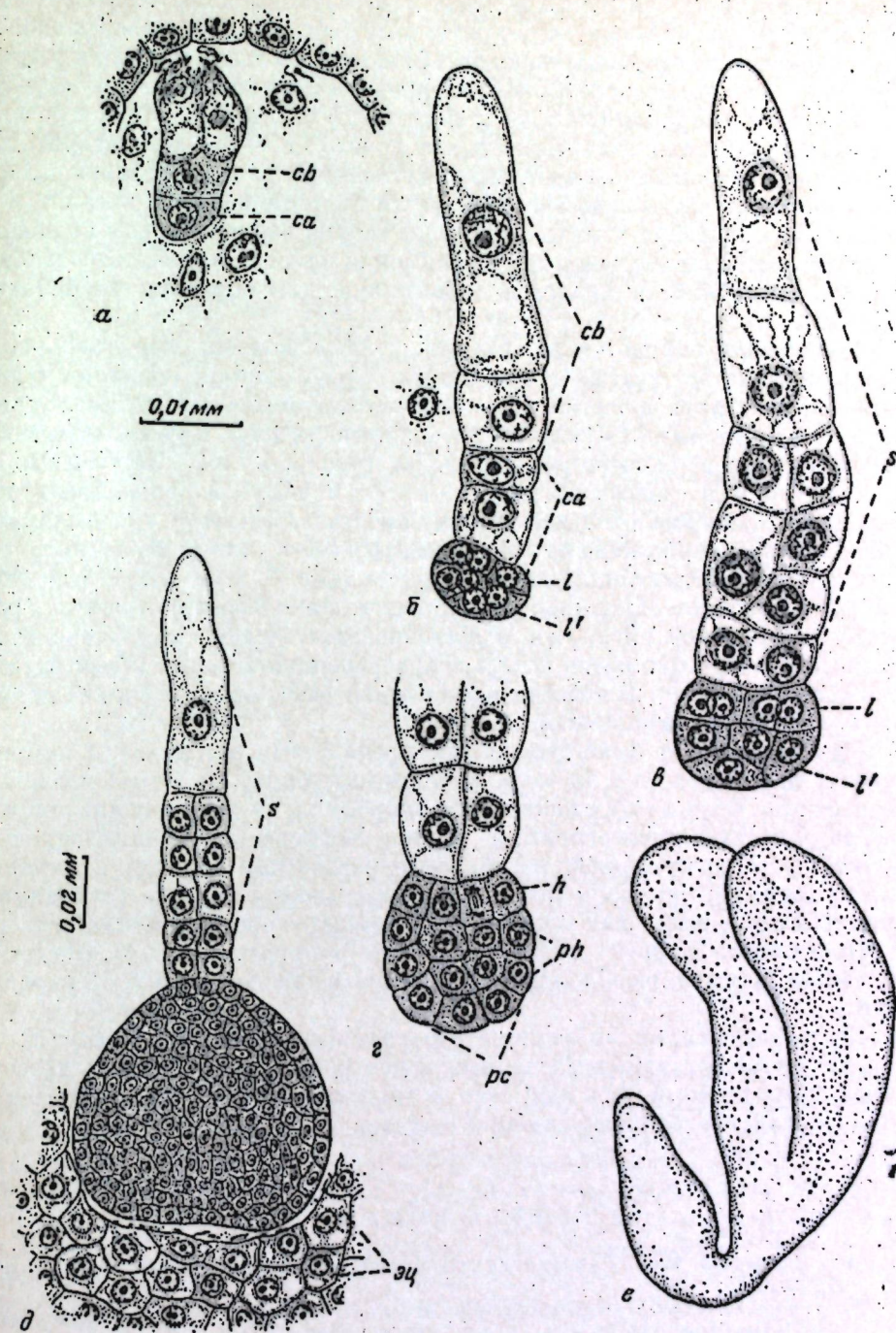


Рис. 3. Эмбриогенез у *M. rhodopaea* Vel.

а — двухклеточный проэмбрио; б — стадии онтанта из двух ярусов и неполностью дифференцированный подвесок; в — д — дальнейший ход эмбриогенеза; е — полностью дифференцированный зародыш *in vivo*.

са — терминальная клетка; cb — базальная клетка; l, l' — ярусы, производные собственно эмбрионной клетки; pc — ярус, из которого дифференцируются семяздоли; ph — гипокотильный, h — гипофизарный районы зародыша; sc — эндосперм цитоплазматический; s — подвесок

базальной клетки больше не делятся, или только нижняя из них делится еще раз. Эти клетки образуют верхнюю часть подвеска зародыша (рис. 3, б). Последующие деления протекают только в терминальной клетке, в результате чего возникает проэмбрио линейной конструкции из семи клеток. Из них только верхняя клетка формирует зародыш *sensu stricto*, а остальные образуют нижние ярусы подвеска (рис. 3, в — д). Ход сегментации производных зигот показывает, что у *M. rhodopaea* не только весь зародыш, но и большая часть подвеска образуется из терминальной клетки, в то время как базальная клетка формирует только верхние ярусы подвеска. Надо отметить, что такая четко выраженная конструктивная способность терминальной клетки является характерной для большинства бобовых [18—20].

Собственно эмбриогенная клетка делится вначале вертикально, а потом обе клетки делятся поперечными перегородками; получается квадрат из двух ярусов клеток. В результате следующего деления образуется октант, в котором восемь клеток расположены в двух ярусах вследствие периклиальной ориентации перегородок (рис. 3, б, l и l'). Затем из яруса l' образуются два новых яруса (ph и h). Из яруса ph в дальнейшем дифференцируется гипокотильный район зародыша, а из h — гипофизарный район. Наиболее интенсивные деления протекают в ярусе pc, из которого впоследствии дифференцируются семядоли (рис. 3, з) и полностью формируется подвесок зародыша. Он состоит из пяти-шести пар клеток, размещенных в одной плоскости, и заканчивается одним-двумя одноклеточными ярусами, верхний из которых превращается в подвесочный гаусторий (рис. 3, б, в, д). Клетки подвеска гипертрофированы с сильно вакуолизированной цитоплазмой и ядром.

Одновременно с фиксированными препаратами мы изучали эмбриогенез у *M. rhodopaea* и *in vivo*. Молодые зародыши *in vivo* совершенно бесцветные. Позже в них появляется хлорофилл, так что в конце эмбриогенеза они становятся зелеными. Вполне дифференцированный зародыш *M. rhodopaea* согнут, имеет массивный зародышевый корешок и длинные слегка согнутые семядоли (рис. 3, е). Зародышевая почка слабодифференцирована и имеет вид маленького бугорка меристематической ткани.

Полученные данные показывают, что эмбриогенез у *M. rhodopaea* протекает по Сарурфилла-типу [21] или по VI мегархи-типу, II периоду [19].

По совокупности эмбриогенетических признаков *M. rhodopaea* не отличается от остальных изученных видов рода. Следовательно, чрезвычайно полиморфный род *Medicago* в цитоэмбриологическом отношении характеризуется большой константностью.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Ст. Кожужаров. 1965. Видовые на род *Medicago* в България. — Известия на Бот. ин-та, кн. 15.
2. Н. Nicoloff. 1961. Cytological study of *Medicago rhodopaea* Vel. — Compt. rend. Acad. Bulgare sci., 14, 8.
3. G. L. Davis. 1966. Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y., London, Sydney.
4. Л. Н. Кострикова. 1959. Мужской гаметофит *Vicia sativa* L., *Vicia villosa* Roth и *Vicia sepium* L. — Научные докл. высш. школы, биол. науки, № 2.
5. М. М. Чубирко. 1962. Микроспорогенез та розвиток чоловічого гаметофиту у *Vicia villosa* Rot. — Наукові зап. Ужгородськ. держ. ун-ту, 14, 2.
6. Ф. Е. Руденко. 1965. Развитие мужских гамет у представителей сем. Papilionaceae. — Бот. журн., 50, № 11.
7. Д. П. Терайски. 1969. Цитологично и хистохимично проучване върху развитото на мъжкия гаметофит при *Vicia stricta* M. B. и *Vicia melanops* S. S. — Генетика и селекция, № 3, 2. София.

8. P. Niranjan. 1960. Development of the seed of *Milletia ovalifolia*. — Bot. Gaz., 122, 2.
9. Е. Н. Герасимова-Невашина. 1951. Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных. — Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 7, вып. 2.
10. Т. Ф. Полякова. 1959. Развитие мужского гаметофита у *Trifolium pratense* L. II. Вестник Ленинградск. ун-та, Биология, № 2.
11. Т. Ф. Полякова, С. Е. Подставек. 1960. О поведении вегетативного ядра у растений с двухъядерным и трехъядерным типом пыльцевых зорен. — Докл. АН СССР, 133, 6.
12. W. Suida. 1938. Studies on the male «Gametophyte in Angiosperms». IV. Behaviour of the «Droplets sheat» in the pollen tube. — Cytologia, 8, N 3—4.
13. К. И. Мейер. 1953. Эволюция мужского гаметофита покрытосеменных растений. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 58, 5.
14. В. А. Поддубная-Арнольди. 1964. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., «Наука».
15. Д. Мэзия. 1963. Митоз и физиология клеточного деления. М., ИЛ.
16. Ф. Е. Руденко. 1956. Развитие мужского гаметофита покрытосеменных. — В сб. «Проблемы современной эмбриологии». Л.
17. Л. Я. Якобсон. 1968. Спермиогенез у *Rhododendron mucronulatum*. — Научные докл. высш. школы, биол. науки, № 6.
18. R. Soueges. 1929. Recherches sur l'embryogenie des Legumineuses. *Medicago lupulina*. — Bull. Soc. bot. France, 76, N 1, 2.
19. R. Soueges. 1939. Embryogenie et classification. — Actual scient et industr., N 781.
20. M. Goursat. 1969. Recherches sur l'embryogenie des Papilionacees. Paris.
21. D. A. Johansen. 1945. A critical survey on the present of plant embryology. — Bot. Rev., 11, 2.

Высший сельскохозяйственный институт  
им. Г. Димитрова  
Кафедра ботаники  
София, Болгарии  
Главный ботанический сад  
Академии наук СССР

## ХЛОРОПЛАСТЫ ЗАРОДЫША И ЭНДОСПЕРМА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ МОТЫЛЬКОВЫХ

Л. Н. Кострикова

При изучении эмбриогенеза некоторых видов рода *Vicia*, *Pisum sativum* L., *Anthyllus polyphylla* W. et K., *Robinia pseudoacacia* L. [1—7] нас интересовала в первую очередь роль подвеска, а также эндосперма в процессе развития зародыша и формирования семени. На постоянных препаратах можно проследить последовательное разрушение куцеллуса и покровов семяпочки. На начальных этапах мегаспорогенеза первой облитерируется ткань куцеллуса, затем по мере развития зародыша — ткани внутреннего и большая часть внешнего покровов. Семенная кожура бобовых состоит из эпидермиса и нескольких слоев паренхимы наружного покрова. Морфологические картины очень наглядно демонстрируют интенсивный обмен веществ, протекающий между зародышем и эндоспермом, с одной стороны, эндоспермом и тканями семяпочки — с другой. Результаты наших наблюдений подтверждают другие эмбриологические исследования [8—13].

Химизм обменных реакций во время эмбриогенеза бобовых малоизучен. Внимание многих ученых привлекает накопление разнообразных запасных веществ в развивающемся и созревшем семени [14—16]. Зеленые пластиды в подвесках зародышей бобовых встречали Анантасвами у восьми видов *Crotalaria* [17], Страсбургер — у некоторых видов лю-



пина (цит. по [17]), Худяк — у люпина белого [10]. В литературе известно довольно много случаев нахождения хлоропластов у бобовых в глубоколежащих тканях зародыша, плода и семени [18—22]. В. А. Гуляев в 1965 г. писал: «...Физиологическое значение подобной локализации хлоропластов еще не выяснено, хотя на наличие «неассимилирующего хлорофилла» указывалось уже давно...» [23]. Г. Я. Жукова приводит интересные данные о наличии хлорофилла в зародыше развивающегося семени у 234 видов из 67 семейств покрытосеменных растений [24].

Фиксированный материал не всегда позволяет выявить физиологически активные вещества, участвующие в метаболизме растительной клетки. Поэтому применение методов флуоресценции и гистохимии в эмбриологических исследованиях живых растительных объектов представляется нам особенно полезным.

Мы изучали различных представителей сем. мотыльковых:

1. Триба Genisteae: *Genista tinctoria* L. (дрок красильный);
2. Триба Galegeae: *Robinia pseudoacacia* L. (белая акация);
3. Триба Viceae: *Lathyrus silvestris* L. (чина лесная), *Pisum sativum* L. (горох посевной);
4. Триба Phaseoleae: *Phaseolus vulgaris* L. (фасоль обыкновенная).

Во всех случаях нами были исследованы завязи естественно опыленных цветков. Развитие зародыша прослеживалось с шарообразной стадии (размер семечки от 1—1,5 мм) до начала заложения примордиев семядолей и полного формирования зародыша (размер семечки 2—5 мм). Были проведены реакции на крахмал, дегидрогеназы, SH-соединения. Реактивом на крахмал служил раствор люголя. Общую дегидрогеназную активность определяли с помощью 0,1%-ного раствора синего тетразолия без инкубирования при температуре 37°; под действием фермента бесцветные соли тетразолия превращаются в мелкие синие кристаллы формазана. Для дополнительной характеристики физиологического состояния семечки попутно определяли SH-соединения реакций с нитропруссидом натрия и ацетатом цинка [25—26]. Хлоропласты в тканях семечки, зародыша и внутри зародышевого мешка определяли по красной флуоресценции в люминесцентном микроскопе.

Исследования проводили на свежем живом материале, который получали в Ботаническом саду Московского государственного университета. Молодые семечки (размером 1—2 мм) разрезали продольно, а с семечек большего размера (2—5 мм и более) делали продольные срезы бритвой. Далее готовили серию временных препаратов. На предметное стекло наносили каплю дистиллированной воды, в которую помещали продольный срез или половину семечки с зародышем и эндоспермом. Зародыш и эндосперм извлекали пипеткой вместе или порознь. Для люминесцентного микроскопирования объекты помещали в дистиллированную воду, а при гистохимических исследованиях — в соответствующие реактивы. Рисунки выполнялись при помощи рисовального аппарата Аббе.

В покровах семечек у всех исследованных растений обнаружены хлоропласты, дающие ярко-красное свечение в люминесцентном микроскопе. Зеленые пластиды у *Genista tinctoria* L. (рис. 1, а — г), *Lathyrus silvestris* L. (рис. 2, А, б), *Phaseolus vulgaris* L. (рис. 2, Б, б) группируются в густой цитоплазме ядерного эндосперма и особенно вокруг его ядер. В большинстве случаев на этой стадии развития эндосперма зародыш у всех упомянутых выше представителей мотыльковых имеет форму шара. Он окрашен у всех исследованных объектов в ярко-зеленый цвет и в люминесцентном микроскопе дает ярко-красную флуоресценцию. Хлоропласты в клетках зародыша сохраняются и во время дифференцировки семядолей (рис. 1, Б; 2, А; 3), а также при завершении органогенеза (рис. 1, В, 1). Периферический слой клеточного эндосперма белой акации

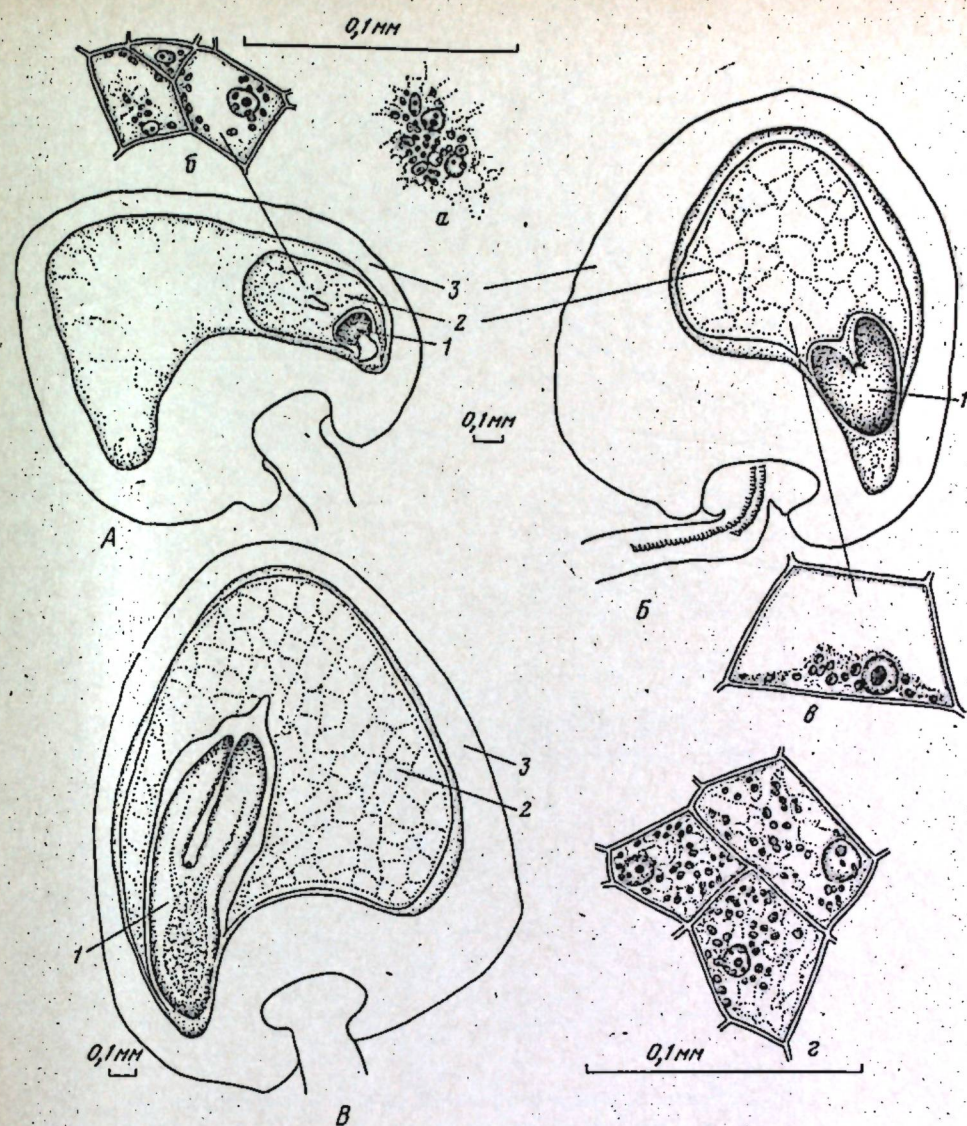


Рис. 1. Различные стадии развития зародыша *Genista tinctoria* L.

А1 — шарообразный зародыш с подвеском; Б1 — заложение семядолей и точки роста зародыша; А2 — в полости зародышевого мешка дифференцированный зародыш. Клеточный эндосперм занимает почти всю полость зародышевого мешка; 2 — клеточный эндосперм; 3 — покровы семечки; а — кристаллы формазана в хлоропластах на стадии ядерного эндосперма; б — г — клетки эндосперма с хлоропластами. Увел. для А — В — 4 × 8; для а — г — 10 × 40

(рис. 4, б) и вся ткань клеточного эндосперма дрока красильного (рис. 1, б—г) содержат много хлоропластов.

У всех исследованных представителей мотыльковых проведенные нами гистохимические реакции дали положительные результаты. Крахмал локализовался главным образом в паренхиме наружного покрова возле микропиллярного конца зародышевого мешка, а также в области халазы и фуникулуса (рис. 5, а). Кроме того, присутствие крахмала обнаружено в семядолях и первичной коре зародышевого корешка дрока красильного, а также в цитоплазме зародышевого мешка гороха посевного и фасоли обыкновенной. Дегидрогеназы (рис. 1, а; 2, 2) и сульфгидрильные соединения (рис. 3) локализуются, как правило, в тканях

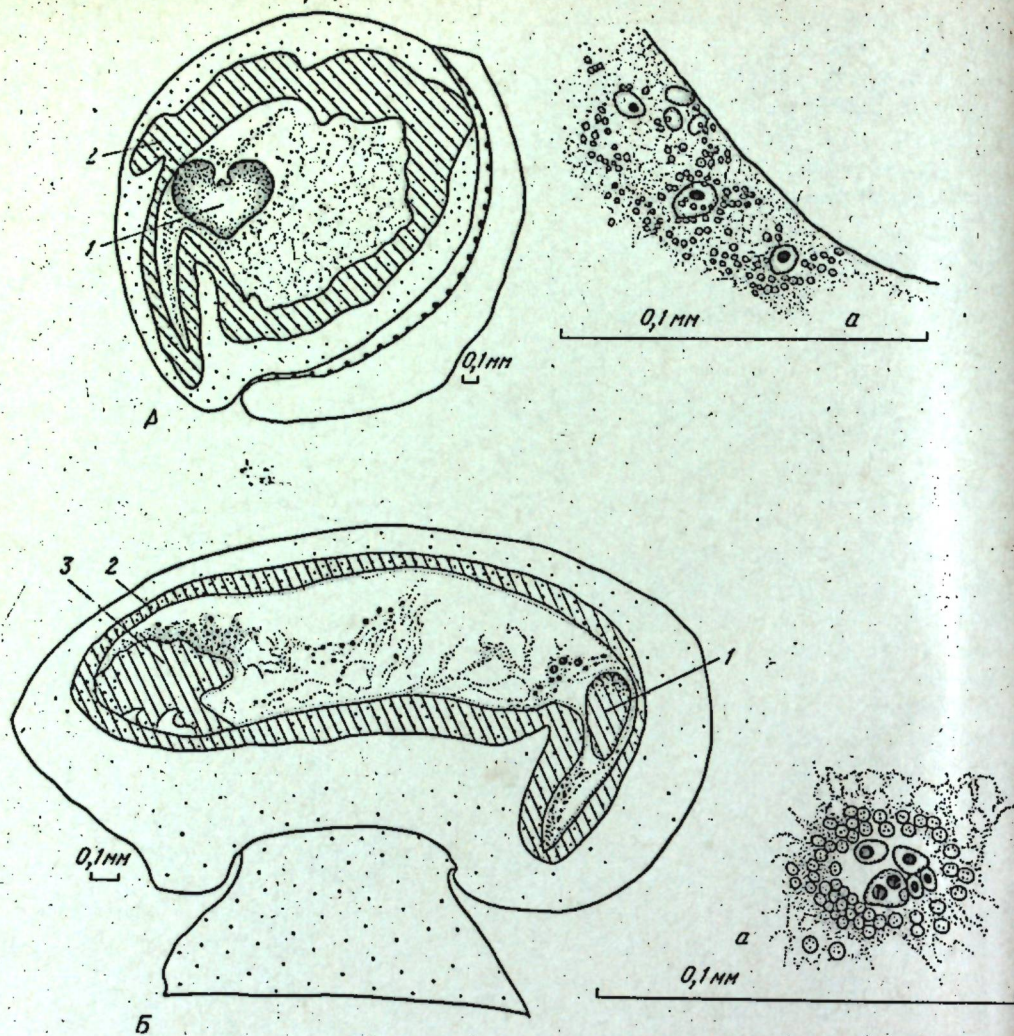


Рис. 2. Хлоропласты в цитоплазме ядерного эндосперма

А — *Lathyrus silvestris* L.; Б — *Phaseolus vulgaris* L.; 1 — зародыш (увел. для А —  $4 \times 3,7$ ; для Б —  $4 \times 8$ ); 2 — зона наибольшей активности дегидрогеназ; 3 — остатки [паренхимной ткани нуцеллуса. Кристаллы формазана в цитоплазме зародышевого мешка, хлоропластах зародыша, хлоропластах вокруг ядер эндосперма обозначены точками; а — хлоропласты вокруг ядер эндосперма, в них кристаллы формазана (увел.  $15 \times 40$ )

семяпочки (паренхима наружного покрова), особенно в прилегающих к зародышевому мешку — в зародыше, эндосперме, проводящих пучках, нуцеллусе, фуникулусе. При более детальном исследовании видно, что кристаллы формазана выпадают в цитоплазме зародышевого мешка (рис. 1, 2), в хлоропластах ядерного и клеточного эндосперма (рис. 2, а; 4, б), зародыша (рис. 1, 2, 4, 5), а также в лейкопластах многоядерных клеток подвеска (рис. 5, 2) и лейкопластах зародышевого мешка вокруг ядер эндосперма (рис. 4, а).

Во время развития эндосперма от ядерной до клеточной стадии М. Д. Иоффе (1957) наблюдала хлоропласты у некоторых представителей крестоцветных, а М. И. Худяк (1963) — на ядерной стадии эндосперма у люпина белого. Оба автора предполагают, что хлоропласты оказывают активное влияние на обмен веществ внутри семяпочки. Еще в 1951 г. Н. М. Сисакян и его сотрудники [27], исследуя структуру и функции пластид

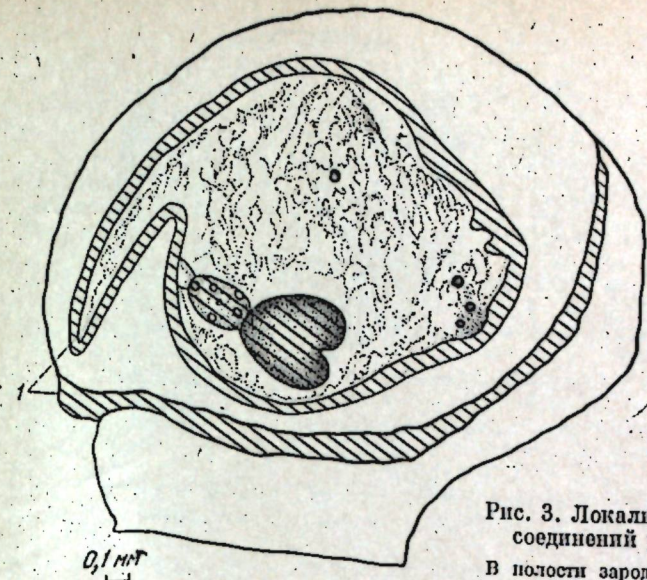


Рис. 3. Локализация сульфгидрильных соединений у *Lathyrus silvestris* L.

В полости зародышевого мешка зародыш с подвеском. 1 — зона с ярко выраженной концентрацией SH-соединений. Увел.  $7 \times 3,7$

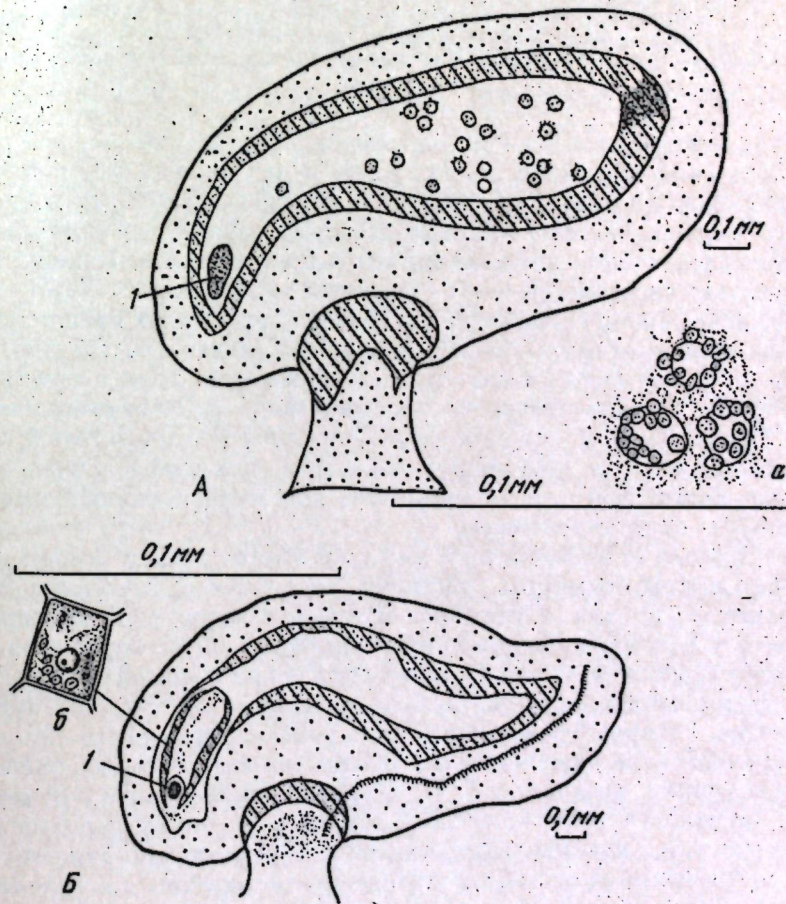


Рис. 4. Семяпочка *Robinia pseudoacacia* L.

А — семяпочка с многоклеточным зародышем на стадии ядерного эндосперма; Б — семяпочка с шарообразным зародышем; а — кристаллы формазана в лейкопластах вокруг ядер эндосперма; б — клетка с хлоропластами из периферического слоя клеточного эндосперма; 1 — зародыш. Штриховкой обозначена зона наибольшей активности дегидрогеназ. Увел. для А —  $7 \times 8$ ; для Б —  $7 \times 3,7$ ; для а —  $15 \times 40$ ; для б —  $10 \times 40$

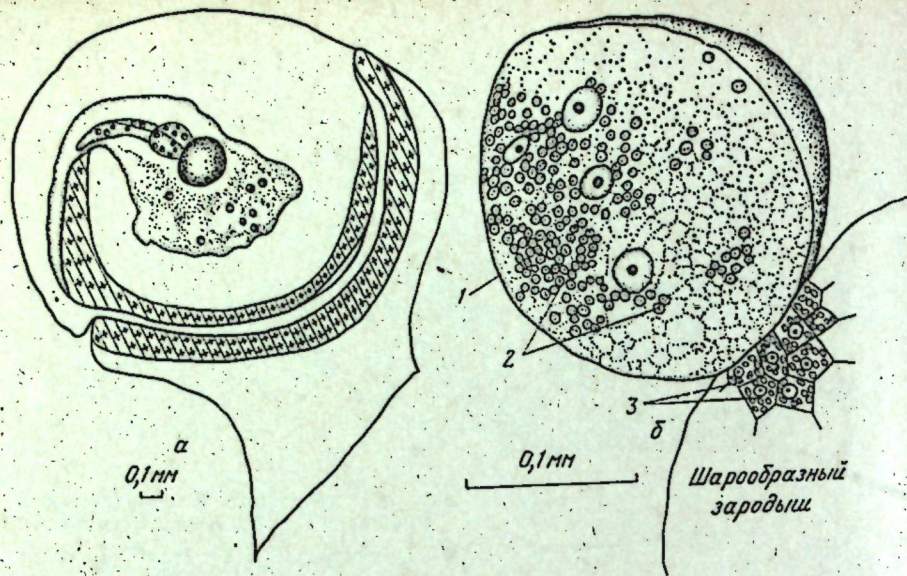


Рис. 5. Хлоропласты и лейкопласты зародыша *Lathyrus silvestris* L.

*a* — шарообразный зародыш с многоклеточными клетками подвески в полости зародышевого мешка (увел.  $7 \times 3,7$ ). Штриховкой показаны участки локализации крахмала; *b* — зародыш (увел.  $7 \times 40$ ): 1 — шарообразная многоклеточная клетка подвески после обработки раствором синего тетразолия; кристаллы формазана; 2 — в лейкопластах подвески, 3 — в хлоропластах клеток шарообразного зародыша

высших растений, доказали локализацию в них многих ферментов, активно влияющих на процессы клеточного обмена. «...Результаты экспериментов указывают, что пластиды представляют собой «депо» биокатализаторов, последовательно вовлекающихся в процессы обмена веществ при смене циклов онтогенетического развития организма...» [27].

В настоящее время существует много самых различных предположений о роли зеленых пластид в тканях, удаленных от непосредственного воздействия лучистой энергии солнца. Так, некоторые исследователи предполагают, что зеленые пластиды зародыша могут фотосинтезировать [24, 28, 29]. Таким образом, зародыш может питаться не только гетеротрофно, но и автотрофно. Эта особенность зародыша покрытосеменных одними исследователями [29] рассматривается как прогрессивный признак, другими [30] — как реликтовый.

Г. Я. Жукова (1968) отмечает, что у восьми из девяти исследованных ею видов покрытосеменных растений хлоропласты зародыша сходны с таковыми у листьев. Субмикроскопическая структура хлоропластов зародышей у различных видов покрытосеменных имеет хорошо развитую ламеллярную систему. Однако наблюдается и ряд специфических отличий от структуры хлоропласта листа, а также полиморфность этих органелл. Применение электронноскопического, хроматографического и спектрофотометрического методов изучения зеленых пластид зародыша некоторых покрытосеменных позволило Г. Я. Жуковой сделать вывод о метаболической активности этих пластид в процессе развития зародыша.

Этой же точки зрения придерживаемся и мы. Анализируя результаты наших наблюдений и учитывая литературные данные, мы склонны считать, что хлоропласты покровов семечки, зародыша, эндосперма функционально активны и способствуют улучшению питания зародышевого мешка и зародыша. Хлорофиллоносность зародыша покрытосеменных мы рассматриваем как прогрессивный эмбриологический признак.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Л. Н. Кострикова. 1955. Эмбриологическое исследование *Vicia faba* L. — Бюлл. МОН, отд. биол., 60, вып. 6, 99.
2. Л. Н. Кострикова. 1956. Эмбриологическое исследование рода *Vicia*. — Вестник МГУ, серия биол., почвовед., геол., геогр., № 2, 59.
3. Л. Н. Кострикова. 1960. Эмбриогенез *Vicia sativa* L. — Научные докл. высш. школы, биол. науки, № 3, 129.
4. Л. Н. Кострикова. 1964. О развитии зародыша и эндосперма явзвенника многолистного. — Вестник МГУ, № 6, 51.
5. Л. Н. Кострикова. 1967. Случай аномального строения цветка гибридных форм гороха. — Вестник МГУ, № 1, 46.
6. Л. Н. Кострикова. 1968. К эмбриологии *Robinia pseudoacacia* L. — Вестник МГУ, № 4, 63.
7. Л. Н. Кострикова. 1968. О микроспорогенезе и оплодотворении у гибридного многоцветкового гороха № 967. — Вестник МГУ, № 6, 110.
8. М. Д. Поффе. 1957. Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, конских бобов и редиса. — В кн. «Морфология и анатомия растений». Труды БИН, серия 7, т. 4. М. — Л., Изд-во АН СССР, стр. 211.
9. И. А. Паламарчук. 1959. О роли эндосперма и подвески в развитии семени люпина многолистного (*Lupinus polyphyllus* Lindl.). — Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 3, 78.
10. М. И. Худяк. 1963. Эндосперм покрытосеменных растений. Киев, Изд-во АН УССР.
11. М. И. Худяк. 1967. Эмбриологическое исследование люцерны посевной (*Medicago sativa* L.) при самоопылении. — Укр. бот. журн., 24, № 4, 6.
12. М. М. Чубирко. 1963. Макроспорогенез и развитие женского гаметофита клевера ползучего (*Trifolium repens* L.). — Укр. бот. журн., 20, № 2, 47.
13. М. М. Чубирко. 1964. Эмбриогенез лядвенца рогастого (*Lotus corniculatus* L.). — Укр. бот. журн., 21, № 3, 27.
14. R. Hegnauer. 1957. Über das Endosperm der Leguminosen. — Farmaz. Zentralhalle, 96, N. 4, 141.
15. А. В. Благовещенский. 1966. Биохимическая эволюция цветковых растений. М., «Наука».
16. Е. К. Остапенко. 1966. Исследование динамики накопления запасных питательных веществ в семенах чины посевной (*Lathyrus sativus* L.) и нутовой (*Lathyrus cicera* L.). — Укр. бот. журн., 23, № 5, 35.
17. R. Anantaswamy. 1950. The suspensor Haustoria of some species of Crotalaria. — Linnean New Series, 14, N 56, 557.
18. В. Н. Любименко. 1916. О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения. — В кн. «Избранные труды», т. 2. Киев, Изд-во АН УССР, 1963, стр. 170.
19. В. Г. Александров, О. Г. Александрова. 1935. Анатомия цветка, плода и семени горохов. — Труды по прикл. бот., ген. и сел., серия 3, № 9, 7.
20. В. Г. Александров, М. С. Яковлев, Л. В. Климовича. 1947. О специфичности и направленности деятельности пластид в растениях. — Бот. журн., 32, № 4, 135.
21. В. Г. Александров. 1954. Анатомия растений. М., «Советская наука».
22. Е. И. Ржанова, В. А. Ахундова, Г. А. Дмитриева. 1967. Содержание хлорофилла в створках плодов и различных частях семени некоторых видов бобовых растений. — Вестник МГУ, № 4, 54.
23. В. А. Гуляев. 1965. Особенности строения растительных клеток. — В кн. «Руководство по цитологии», т. 1. М. — Л., «Наука», стр. 362.
24. Г. Я. Жукова. 1968. Хлорофиллоносность зародыша у покрытосеменных растений. Автореф. канд. дисс. Л.
25. У. А. Дженсен. 1965. Ботаническая гистохимия. М., «Мир».
26. И. А. Паламарчук, Т. Д. Веселова. 1965. Учебное пособие по ботанической гистохимии. Изд-во МГУ.
27. Н. М. Сисакян. 1951. Ферментативная активность протоплазмических структур. М., Изд-во АН СССР.
28. Т. С. Кантор. 1955. Об активности хлоропластов зародыша льна. — Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 23, 61.
29. В. А. Поддубная-Арнольди. 1964. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., «Наука».
30. Н. В. Цингер. 1958. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., Изд-во АН СССР.

Московский ордена Ленина  
и ордена Трудового Красного Знамени  
государственный университет им. М. В. Ломоносова

**СРАВНИТЕЛЬНОЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ  
И ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ  
ДИПЛОИДНОЙ И АВТОТЕТРАПЛОИДНОЙ ФОРМ  
*NICOTIANA GLAUCA* GRAH.**

М. З. Лулева, В. А. Поддубная-Арнольди

В Отделе отдаленной гибридизации Главного ботанического сада АН СССР под руководством академика Н. В. Цицина проводятся исследования по гибридизации древовидного табака *Nicotiana glauca* с травянистыми видами *Nicotiana* с целью создания новых форм полезных растений и изучения формообразования [1—3].

Дикий вид древовидного табака *N. glauca* Grah. ( $2n = 24$ ) относится к подроду *Rustica* секции *Paniculatae*. Он встречается в Аргентине, Бразилии, Перу, Чили, а в последнее время найден в Австралии. Это ветвистые кустарники или небольшие деревья.

В условиях Подмосковья в первый год жизни *N. glauca* достигает высоты 1,5—2 м, а в дальнейшем высота растений увеличивается в зависимости от условий выращивания (на зимний период растения с питомника переносят в оранжерею, а весной снова высаживают в открытый грунт).

У *N. glauca* стебель неопущенный с ясно выраженным восковым налетом, листья черешковые, копьевидные или сердцевидноовальные, плотные, гладкие, сизой окраски. На молодых листьях и у основания черешка хорошо заметен антоциан. Цветки желтые, размером 30—55 мм, собраны в соцветия-метелки. *N. glauca*—один из немногих видов *Nicotiana*, содержащий вместо никотина алкалоид анабазин.

*N. glauca* обладает высокой холодостойкостью. В условиях Москвы в позднелесенный период он выдерживал кратковременное (до одного месяца) похолодание с понижением температуры в ночное время до минус 7—9°. *N. glauca* отличается также устойчивостью к ряду заболеваний, которыми довольно легко поражаются культурные виды *N. rustica* и *N. tabacum*. Это свойство вида с давних времен привлекает внимание многих исследователей [4—7].

Также издавна ученые занимались и вопросами полиплоидии у *N. glauca*. Еще в 1956 г. был получен автотетраплоид *N. glauca* в опытах по регенерации растений Т. Д. Пратасеней [8] и Д. Костовым [9] путем воздействия колхицином на прорастающие семена. Однако публикаций о продолжении этих работ нам не удалось найти. Поэтому исследования по удвоению хромосом у исходного вида *N. glauca* были повторены, и при помощи нового метода культуры тканей *in vitro* нами была получена в 1969 г. автотетраплоидная форма *N. glauca* [10, 11].

Как показали наблюдения, глубокие наследственные изменения, вызванные полиплоидией, повлекли за собой изменения морфологических признаков, физиологических свойств и биологических особенностей.

По высоте и размеру листьев автотетраплоидные растения уступали диплоидным, а по размерам цветков их превосходили; цветки автотетраплоидов имели более интенсивную желтую окраску. Автотетраплоидные растения отличались от диплоидных и строением куста. Пасынковость (число ветвей) у них была значительно меньше, чем у диплоидных форм, поэтому и куст был менее мощным (рис. 1).

Ниже приведены некоторые сравнительные данные автотетраплоидной и диплоидной форм *N. glauca*.

|  | Автотетраплоиды<br>( $2n = 48$ ) | Диплоиды<br>( $2n = 24$ ) |
|--|----------------------------------|---------------------------|
| Высота растений, см. . . . .                                       | 140—175                          | 160—265                   |
| Пасынковость . . . . .   | Средняя                          | Очень сильная             |
| Число дней от высадки из пробирок<br>в почву до цветения . . . . . | 220—270                          | 190—210                   |
| Размер листа первого яруса, см                                     |                                  |                           |
| длина . . . . .  | 8—16                             | 11—21                     |
| ширина . . . . .   | 7—13                             | 6—13                      |
| Отношение длины листа к ширине                                     | 1,1—1,3                          | 1,4—1,7                   |
| Длина черешка листа первого яруса,<br>см . . . . .                 | 4—8                              | 7—9                       |
| Длина цветка, мм . . . . .   | 40—50                            | 34—38                     |
| Диаметр  |                                  |                           |
| венчика . . . . .  | 12—15                            | 9—12                      |
| зевы . . . . .   | 6—7                              | 4—5                       |

В первый год вегетации автотетраплоидные растения *N. glauca* отличались от диплоидных более медленным темпом роста и развития. Очень характерным признаком автотетраплоидов, по которым их легко можно было выделить среди диплоидных растений-регенерантов, явились утолщенные и более плотные на ощупь листья. Изменилась и форма листа: у диплоидов листья были, как обычно, копьевидными и продолговатыми, а у автотетраплоидов — с менее заостренными концами и почти округлой формы, чаще с ясно выраженным жилкованием веерного типа (рис. 2).

Различия автотетраплоида и диплоида еще резче проявились по таким признакам, как размер устьиц (рис. 3), форма, величина и особенно стерильность пыльников.

Как и большинство экспериментально полученных полиплоидов, автотетраплоидная *N. glauca* характеризовалась пониженной плодовитостью по сравнению с диплоидной, но имела более крупные устьица, пыльцевые зерна и семена.

|                                     | Автотетраплоид | Диплоид |
|-------------------------------------|----------------|---------|
| Число хромосом . . . . .            | 48             | 24      |
| Число коробочек . . . . .           | 168            | 223     |
| Получено семян                      |                |         |
| всего, мг . . . . .                 | 1380           | 7621    |
| на одну коробочку (число) . . . . . | 152            | 695     |
| Вес 1000 семян . . . . .            | 64             | 44      |

Для выяснения причин пониженной плодовитости автотетраплоидов нами было предпринято сравнительное цитозембриологическое исследование диплоидной и автотетраплоидной форм *N. glauca* (ранее полученные автотетраплоидные формы *N. glauca* не исследовали в этом отношении). Ниже дается описание микроспорогенеза, развития мужского гаметофита и спермиогенеза у автотетраплоидной формы *N. glauca* в сравнении с диплоидной.

У *N. glauca* ( $2n = 24$ ) мейоз при микроспорогенезе протекает обычно нормально (рис. 4); образуется 12 бивалентов, компоненты которых одновременно отходят к противоположным полюсам. В результате правильного течения I и II делений мейоза возникают нормальные тетрады. Однако изредка у диплоидной *N. glauca* мы наблюдали и диады, которые, по-видимому, образуются в результате реституционного деления и имеют ядра с диплоидными числами хромосом. Пыльца диплоидной *N. glauca* трехпоровая, хорошо выполнена, однородна по величине и форме, фертильна почти на 100%, в зрелом состоянии двухклеточная и отлично прорастает на искусственной питательной среде, состоящей из 1% агар-агара + 10% сахарозы. Через 24 часа после посева пыльцы диплоидной *N. glauca* на искусственную питательную среду, в пыльцевых трубках



Рис. 1. Растения-регенеранты *N. glauca* в питомнике (первый год вегетации)  
 а — диплоид ( $2n = 24$ ), б — автотетраплоид ( $2n = 48$ )

образуются малоплазменные спермии-клетки с овальными, лишенными ядрышек, ядрами.

У автотетраплоидной *N. glauca* ( $2n = 48$ ) мейоз при образовании микроспор протекает с нарушениями. Наряду с бивалентами возникают уни-, три- и тетраваленты. Хромосомы не одновременно отходят к полюсам, а некоторые из них не достигают полюсов. Иногда как в I, так и во II делениях мейоза наблюдаются слияние хромосом, мосты, а также выпадение обоих делений мейоза и образование монад (рис. 5). Кроме тетрад у автотетраплоидной *N. glauca* образуются диады, триады и полиады (рис. 6). Тетрады преобладают, число их достигает 74,7%, значительно меньше диад (их обнаружено 16,7%), еще меньше полиад (число их равно 6,3%). Причем из 19 обнаруженных полиад 18 были пентадами и 1

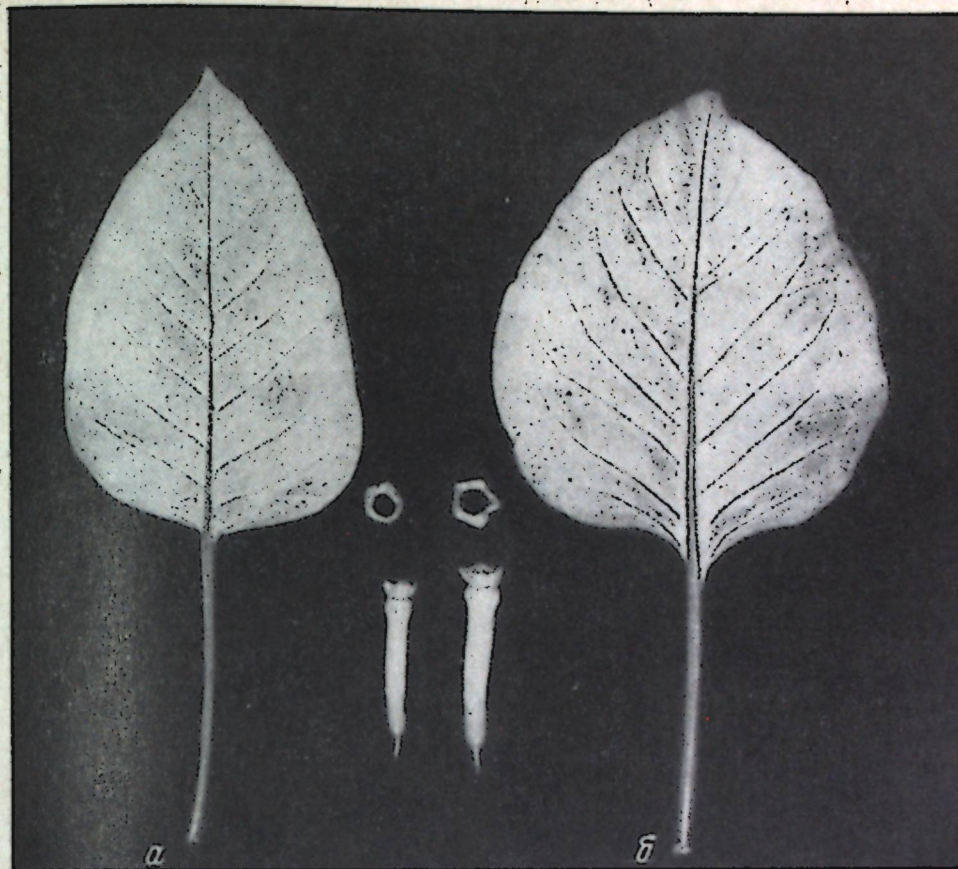


Рис. 2. Листья и цветки диплоидного (а) и автотетраплоидного растения-регенеранта (б) *N. glauca*

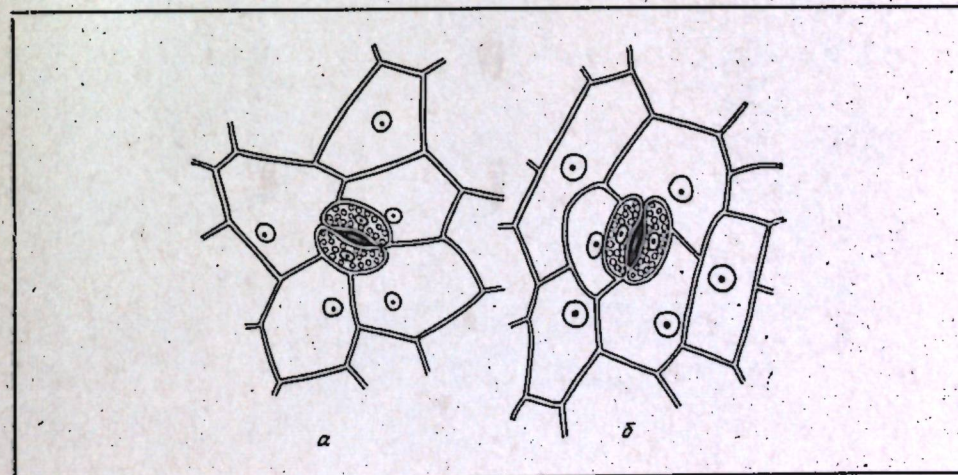


Рис. 3. Устьица листьев диплоидной (а) и автотетраплоидной (б) *N. glauca*

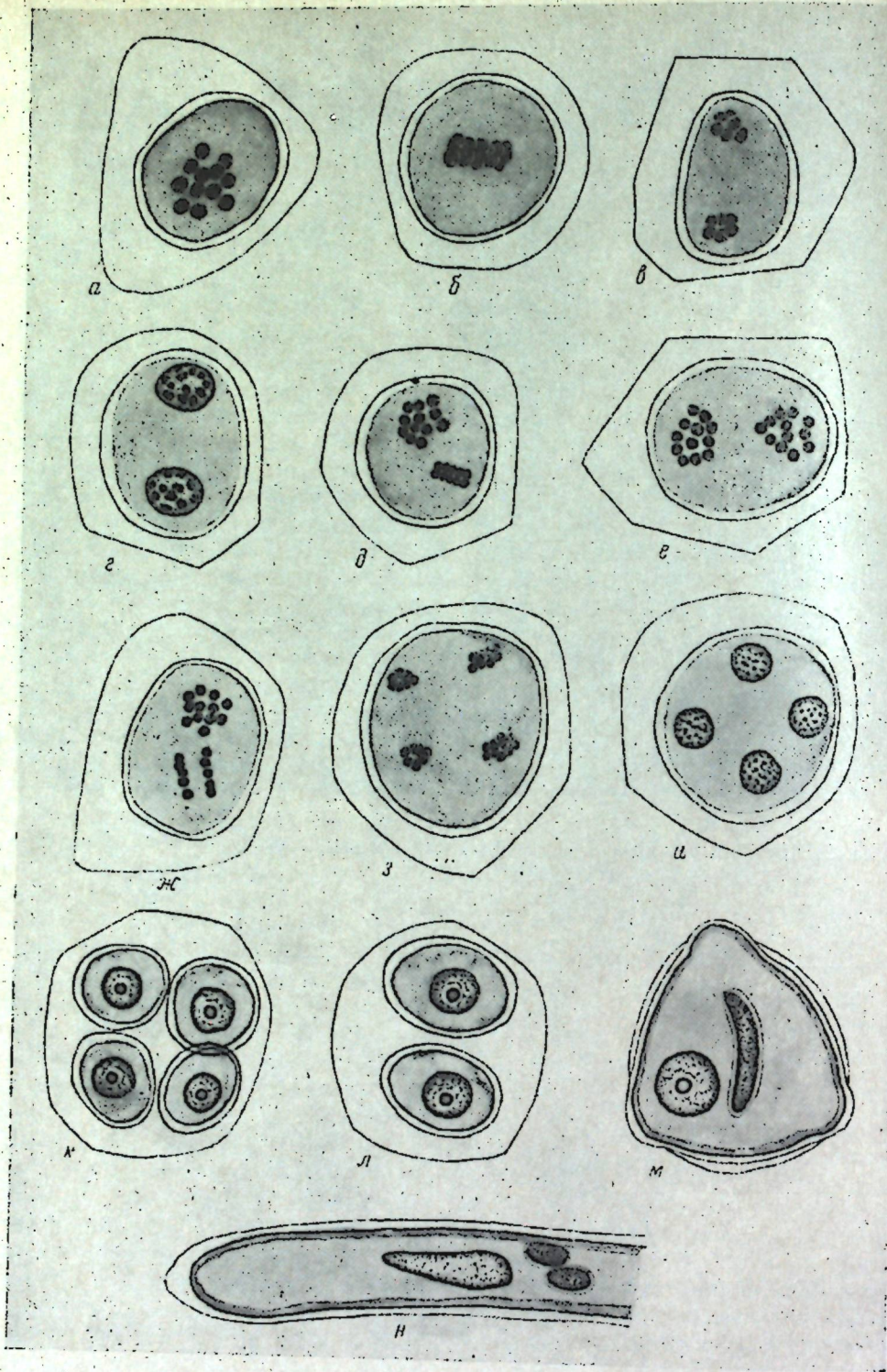


Рис. 4. Микроспорогенез, развитие мужского гаметофита и спермогенез у диплоидной *N. glauca*  
 а, б — метафаза I; в — анафаза I; г — телофаза I; д, е — метафаза II; ж, з — анафаза II; и — телофаза II; к — тетрада микроспор; л — диада микроспор; м — двухклеточное пыльцевое зерно; н — кончик пыльцевой трубки с вегетативным ядром и двумя клетками-спермиями

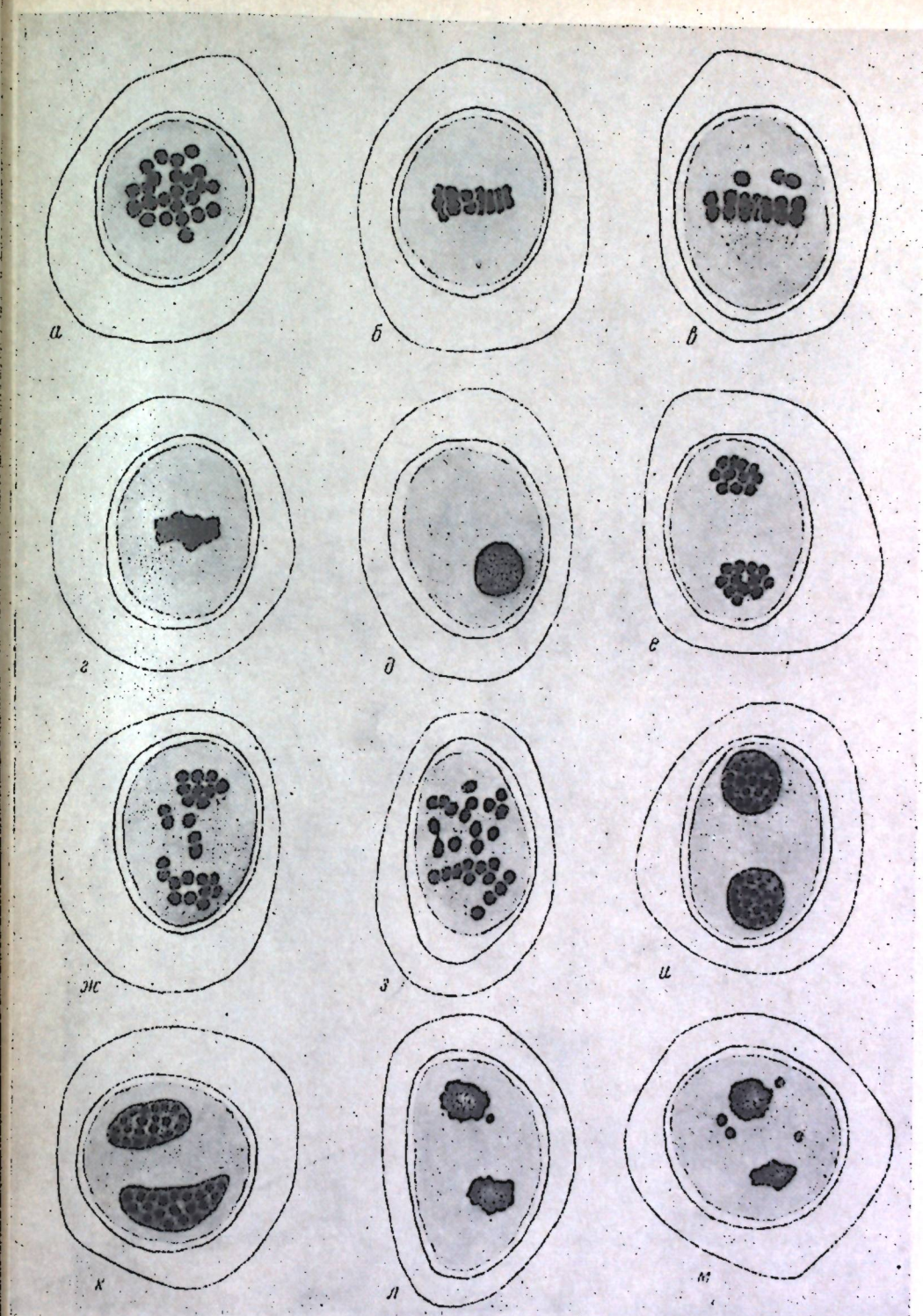


Рис. 5. Первое деление мейоза при микроспорогенезе у автотетраплоидной *N. glauca*  
 а-в — метафаза; г — слияние хромосом в метафаза; д — монода; е-з — анафаза; и, ж — телофаза; л, м — слияние хромосом и микронуклеусы в анафаза

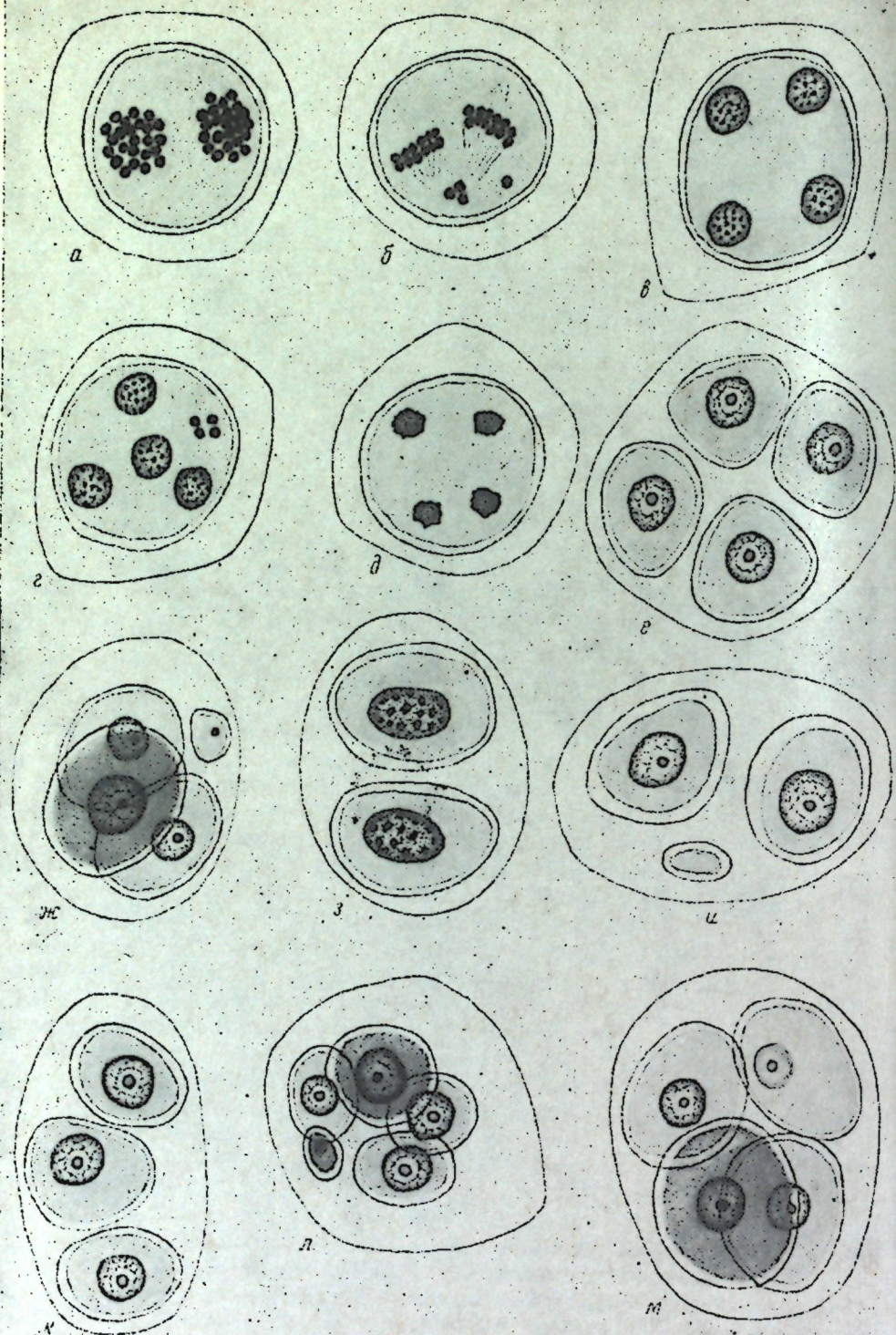


Рис. 6. Второе деление мейоза при микроспорогенезе у автотетраплоидной *N. glauca*  
 а, б — метафаза; в, г — анафаза; д — слияние хромосом в анафазе; е, ж — тетрады микроспор;  
 з — диада микроспор; и, к — триады микроспор; л — пентада микроспор; м — тетрада с дегенерирующей микроспорой (верхняя справа)

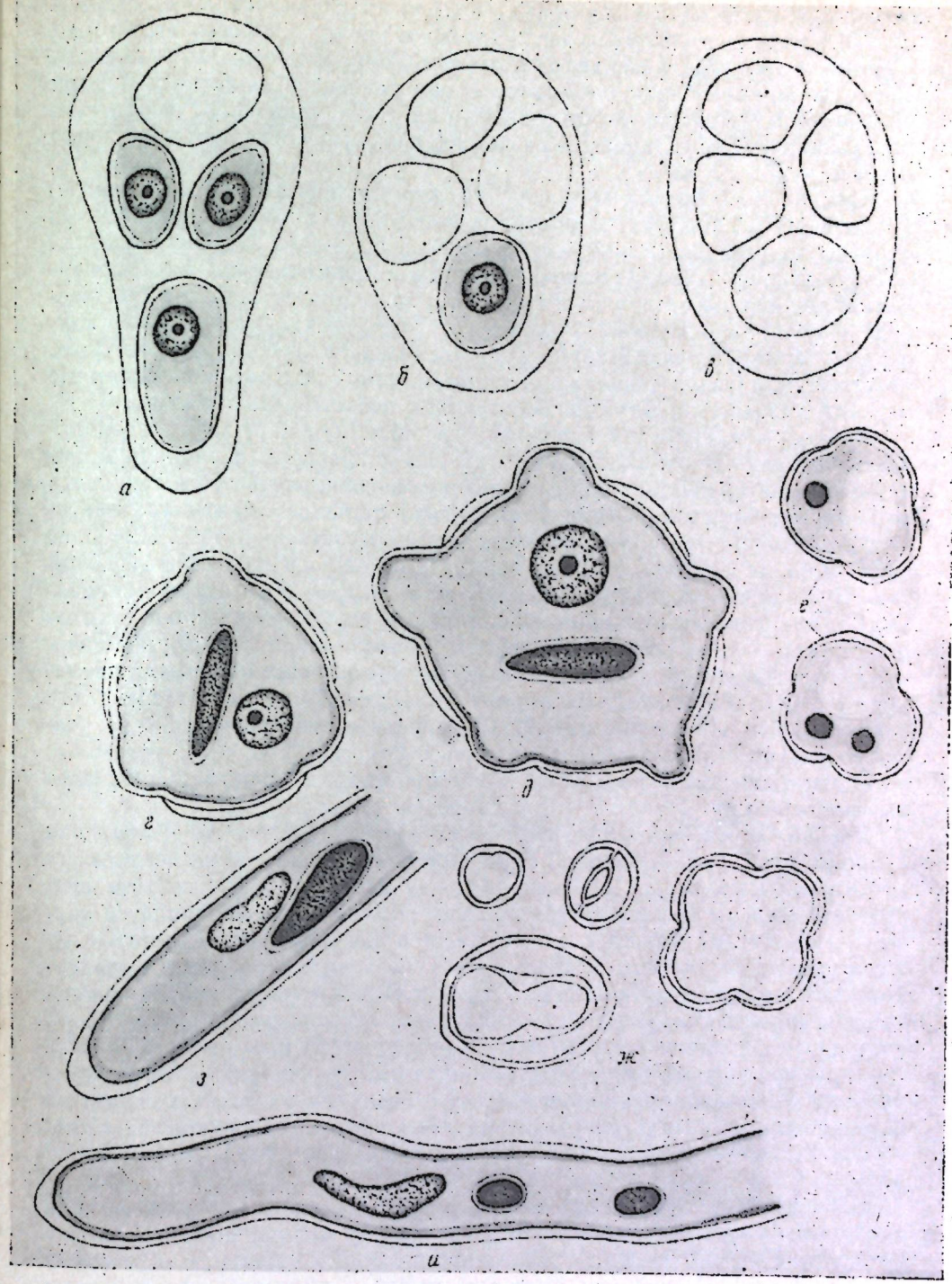


Рис. 7. Тетрады, пыльцевые зерна и пыльцевые трубки автотетраплоидной *N. glauca*  
 Тетрада после дегенерации: а — одной из микроспор, б — трех микроспор; в — материнская каллюзная оболочка, в которой дегенерировали все четыре микроспоры; пыльцевое зерно: з — трехпоровое, д — пятипоровое; е — одноядерное и двухъядерное дегенерирующие пыльцевые зерна; ж — пустая, сморщенная пыльца; кончик пыльцевой трубки: з — с вегетативным ядром и генеративной клеткой, и — с вегетативным ядром и двумя клетками спермиев

гексадой, совсем мало было триад — число их равнялось 2,3%. Ядра и клетки микроспор различны по величине и числу хромосом. Некоторые из них очень незначительной величины (микроядра и микроклетки). Несмотря на преобладание тетрад, в дальнейшем у некоторых из них наблюдается дегенерация отдельных или всех микроспор, вследствие чего остается лишь материнская каллозная оболочка, которая постепенно исчезает (рис. 7, а — е).

Как у видов, так и у гибридов, а также амфидиплоидов и автотетраплоидов табака на всех фазах микроспорогенеза вплоть до распада споры на отдельные микроспоры хорошо выражена материнская каллозная оболочка, которая по мере развития становится довольно широкой. Возникает она на стадии профазы микроспороцита, а исчезает при распаде споры на отдельные микроспоры. Растворение материнской каллозной оболочки способствует разъединению микроспор. Кроме того, материал каллозной оболочки используется на питание микроспор по мере их развития и формирования у них собственных оболочек.

Однако, как показали наши исследования, при нарушении правильности течения мейоза, отдельные или все микроспоры в споре могут дегенерировать, а материнская каллозная оболочка после этого еще долго остается неразрушенной (рис. 7, е). Степень стерильности пыльцы у автотетраплоидной *N. glauca* варьирует и в среднем составляет 51%. Наиболее часто пыльца у этой формы дегенерирует на одноядерной стадии развития. По величине и форме пыльца *N. glauca* ( $2n = 48$ ) неоднородна. Наряду с хорошо выполненной, правильной формы жизнеспособной пыльцой, обнаружена пустая, сморщенная, неправильной формы, нежизнеспособная пыльца. Некоторые пыльцевые зерна очень небольших размеров. Жизнеспособная пыльца автотетраплоидной *N. glauca* крупнее, чем у диплоидной. Некоторые пыльцевые зерна у автотетраплоидной *N. glauca* очень крупные и имеют 4,5 и даже 6 пор, что, вероятно, указывает на то, что такие пыльцевые зерна — полиплоидные. Однако большая часть пыльцы средних размеров и трехпорная (рис. 7, г).

Зрелая, жизнеспособная пыльца автотетраплоидной *N. glauca*, как и диплоидной, двухклеточная, но прорастает она на той же искусственной питательной среде (1% агар-агара + 10% сахарозы) все же значительно хуже, чем пыльца диплоидных растений. Это объясняется тем, что у автотетраплоидной *N. glauca* имеется значительное количество нежизнеспособной пыльцы, которая либо не прорастает, либо образует короткие недоразвитые пыльцевые трубки. В тех случаях, когда пыльца автотетраплоидной *N. glauca* прорастала и пыльцевые трубки росли нормально, в них так же, как и у диплоидной *N. glauca*, через 24 часа после посева пыльцы возникали малоплазменные, несколько более крупные, чем у диплоидной, спермио-клетки, с овальными ядрами, лишенными ядрышек (рис. 7, з, и). Пыльцевые трубки автотетраплоидной *N. glauca* несколько более широкие, чем у диплоидной, и растут медленнее последних.

Исследование микроспорогенеза, развития мужского гаметофита и спермиогенеза у диплоидов и тетраплоидов *N. glauca* показывает, что хотя у автотетраплоидной *N. glauca* по сравнению с диплоидной имеется значительная стерильность пыльцы, однако фертильной пыльцы у нее все же достаточно для того, чтобы обеспечить образование семян, хотя и в меньшем числе, чем у диплоидной формы. Кроме того, так как степень стерильности пыльцы у автотетраплоидной *N. glauca* варьирует, имеется возможность отбора растений с менее высоким процентом стерильности пыльцы.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Н. В. Цицин. 1966. Вопросы отдаленной гибридизации растений. — Генетика, № 10.
2. Н. В. Цицин. 1970. Отдаленная гибридизация как фактор эволюции и важнейший метод создания новых видов, форм и сортов растений и пород животных. — В кн. «Отдаленная гибридизация растений. Зерновые и зернобобовые культуры». М. «Колос».
3. М. З. Лунева. 1970. Гибридизация некоторых травянистых видов *Nicotiana* с древесными табаком *N. glauca*. — В кн. «Отдаленная гибридизация и полиплоидия». М., «Наука».
4. М. Ф. Терновский. 1935. Межвидовая гибридизация у *Nicotiana*, получение полиплоидных и гаплоидных растений. — Труды по прикл. бот., ген. и сел., серия 2, вып. 9.
5. Д. Костов. 1935. Полиплоидные гибриды *Nicotiana rustica* var. *texana* L. × *N. glauca* Grah. — Труды по прикл. бот., ген. и сел., серия 2, вып. 9.
6. В. М. Космодемьянский. 1969. Хозяйственно полезные свойства диких видов *Nicotiana*. — В сб. работ ВНИИ табака и махорки, вып. 154, ч. 1.
7. М. Стоянова. 1972. Изучение гибридов между видами *N. tabacum* L. и *N. glauca* Grah. — В кн. «Отдаленная гибридизация растений». София.
8. Т. Д. Пратася. 1937. Получение полиплоидных растений при регенерации. Аутотетраплоид *N. glauca*. — Докл. АН СССР, 4, № 7.
9. Ю. Костов. 1939. Получение полиплоидов путем воздействия на прорастающие семена растений колхицином и аценафтоном. — Природа, № 2, 109.
10. М. З. Лунева, Р. Т. Бутенко, В. А. Поддубная-Арнольди. 1972. Применение культуры тканей для получения полиплоидных растений в роде *Nicotiana*. — В кн. «Полиплоидия и селекция». Минск, «Наука и техника».
11. М. З. Лунева, Р. Т. Бутенко, В. А. Поддубная-Арнольди. 1972. Культура тканевой — этап в гибридизации травянистых и древесных форм *Nicotiana*. — Цитология и генетика, № 4. Киев.

Главный ботанический сад  
Академии наук СССР

## НОВЫЙ СОРТ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНОГО ГИБРИДА ГРЕКУМ 114

А. С. Артемова, А. В. Яковлев

В Главном ботаническом саду АН СССР под руководством академика Н. В. Цицина наряду с теоретическими исследованиями ведется большая работа по выведению и внедрению в производство новых высокоурожайных сортов пшенично-пырейных гибридов, сочетающих хозяйственно-полезные свойства исходных форм. Большую практическую ценность для сельскохозяйственного производства представляет новый яровой пшенично-пырейный гибрид Грекум 114, выведенный методом индивидуального отбора из гибридной популяции, полученной от скрещивания яровой пшеницы Лютеценс 62 с пыреем сизым (*Agropyron glaucum*). По морфологическим признакам сорт относится к разновидности грекум (glaucum). Колосья остистые, белые, чешуи неопушенные. Колос веретеновидный, средней длины (8—10 см), многозерный. Ости белые, зазубренные, расходящиеся, равны длине колоса или превышают ее (8—11 см). Зерна белые с желтоватым оттенком, удлиненные, крупные (вес 1000 зерен 38—45 г), стекловидные. Солома средней высоты, очень прочная, устойчивая против полегания. Листья зеленые, широкие, в фазу кущения слабоопушенные, без воскового налета. Куст прямостоячий. Всходы ярко-зеленые, слабоопушенные. Сорт среднеспелый, созревает одновременно с сортом Саратовская 29 или на один—три дня раньше его.



Грекум 114 с 1968 г. широко изучается на государственных сортоучастках, а в ряде краев и областей в производственных условиях. Уже в первые годы испытания в ряде областей Сибири, Казахстана и Европейской части Советского Союза Грекум 114 показал значительное преимущество над районированными сортами яровой пшеницы как по урожайности, так и по другим хозяйственно ценным свойствам. При урожаях в 20, а при благоприятных почвенно-климатических условиях и на высоком агрофоне в 30, 40 и даже 50 ц/га он во многих случаях превышал районированные сорта от 3 до 12, а при орошении до 15 ц/га. Приведем несколько примеров высокой урожайности этого сорта.

В 1971 г. на Называевском сортоучастке Омской обл. урожай Грекум 114 по пару составил 46,4 ц/га, на 4 ц выше Саратовской 29. Устойчивость сорта против полегания была оценена баллом пять, тогда как Саратовская 29 имела один балл, т. е. полегла в очень сильной степени. На Тюкалинском сортоучастке той же области в среднем за два года (1970—1971) при урожае 34,2 ц/га Грекум 114 превысил другой районированный сорт яровой пшеницы — Лютеценс 758 — на 6,4 ц/га.

На Краснощекском сортоучастке Алтайского края, расположенном в зоне Алейской степи, где в период вегетации яровой пшеницы нередко бывает засуха, Грекум 114 испытывался в течение четырех лет (1968—1971) и дал средний урожай по пару 22,9 ц/га, на 3,8 ц выше районированного сорта Лютеценс 758. На Усть-Пристанском сортоучастке также Алтайского края в зоне Приобского лесостепи в среднем за четыре года испытания (1968—1971) урожай Грекум 114 был равен 30,4 ц/га, на 4,1 ц выше Лютеценс 758.

В 1971 г. в зоне предгорий Алтая, на Красногорском сортоучастке Грекум 114 при урожае 33,5 ц/га превысил Лютеценс 758 на 10,4 ц.

В Кемеровской обл. на Ленинском сортоучастке, в зоне северной лесостепи предгорий в 1971 г. Грекум 114 при урожае 43,0 ц/га дал превышение над Саратовской 29 на 10,9 ц. Оценка устойчивости против полегания была у него пять баллов, а у Саратовской 29 — один балл.

В Калининградской обл. на Славском сортоучастке Грекум 114 в 1971 г. дал урожай 42,4 ц/га, на 12,7 ц выше стандартного сорта Диамант, а на Гусевском сортоучастке той же области — 38,7 ц/га, что выше Диаманта на 11,5 ц/га.

В 1972 г. также были получены высокие урожаи этого сорта. Так, на Михайловском сортоучастке Алтайского края (Кулундинская степь) урожай Грекум 114 составил 47,7 ц/га, устойчивость против полегания — пять баллов; урожай Саратовской 29 — 39,8 ц/га, т. е. на 7,9 ц ниже, устойчивость против полегания — три балла.

На Белозерском сортоучастке Курганской обл. Грекум 114 дал урожай 50,9 ц/га, устойчивость против полегания — пять баллов. Урожайность Саратовской 29 была ниже на 3,9 ц при полеганности два балла.

Приведенные данные говорят прежде всего об огромных потенциальных возможностях Грекум 114. Являясь сортом интенсивного типа и хорошо отзываясь на увлажнение и удобрения, он вместе с тем обеспечивает относительно высокие урожаи и в засушливых условиях. Исключительная по своей продолжительности и интенсивности летняя засуха 1972 г. в Подмосковье, когда температура воздуха достигала 36° при очень низкой относительной влажности воздуха, не сказалась резко отрицательно ни на урожае, ни на качестве зерна Грекум 114. Отдельные участки семеноводческих посевов в Научно-экспериментальном хозяйстве «Снегири» дали урожай по 21,0 ц/га.

Следовательно, сорт является засухо- и жароустойчивым и обладает высокой экологической пластичностью. Это отчетливо проявилось и при

испытании его в течение четырех-пяти лет на сортоучастках Алтайского края. Многие сортоучастки Сибири отмечают, что Грекум 114 устойчив к засухе первой половины лета и хорошо использует осадки второй половины.

Повсеместно Грекум 114 отличается от других сортов яровой пшеницы крупным, непоникающим, хорошо озерненным колосом. Так, даже в засушливой зоне Кулундинской степи Алтайского края в 1971 г. Грекум 114 имел в среднем 35 зерен на один колос, а в отдельных колосьях было до 52 зерен. Он относится к числу очень крупнозерных сортов яровой пшеницы. На государственных сортоучастках, при большом наборе сортов, Грекум 114, как правило, ежегодно имел самый высокий вес 1000 зерен, который в отдельных случаях был выше 50 г.

Грекум 114 не осыпается на корню даже при значительном перестое и одновременно хорошо вымолачивается. В степных районах уборка яровой пшеницы часто совпадает с сильными ветрами. Устойчивость сорта против осыпания представляет здесь особенно большую ценность, так как неустойчивые сорта теряют в этих условиях часть урожая еще до уборки.

Грекум 114 не поражается пыльной головней и меньше, чем районированные сорта яровой пшеницы, поражается другими болезнями и вредителями.

Благодаря остистым колосьям при раздельной уборке валки этого сорта хорошо удерживаются на стерне, что способствует быстрому их подсыханию и ускоряет подборку.

Имея прочную соломинку средней высоты (80—90 см), Грекум 114, как это уже отмечалось, проявляет исключительно высокую устойчивость против полегания при любых условиях возделывания, в том числе при посеве по чистым парам и на орошаемых полях, что является ценнейшим свойством сорта. Широко районированные в Сибири сорта во влажные годы, при внесении удобрений и особенно по чистым парам сильно полегают уже в фазе молочной или начале восковой спелости, что резко отрицательно сказывается на наливе зерна и ведет к большим потерям при уборке.

Сложившиеся погодные условия в 1972 г. сильно затянули созревание яровой пшеницы в Сибири и северных областях Казахстана. Поздняя уборка повлекла за собой морозобойность зерна, причем последняя была резко различна в зависимости от сорта. Так, например, на Каменском сортоучастке Алтайского края морозобойность зерна у отдельных сортов колебалась от 18,1 до 100%. Грекум 114 дал здесь практически равный урожай с Саратовской 29 (30,0 ц/га — урожай Грекум 114 и 30,4 ц/га — урожай Саратовская 29). Однако морозобойного зерна у Саратовской 29 было 75,1%, а у Грекум 114 — всего лишь 18,1%. Максимум морозобойного зерна (100%) был у позднеспелого сорта яровой пшеницы Мильтурум 553. Этот факт также характеризует Грекум 114 с положительной стороны.

Грекум 114 имеет крупное стекловидное зерно с высоким содержанием белка и клейковины. При испытании на Алтайском опорном пункте Главного ботанического сада (Кулундинская степь) в среднем за шесть лет (1966—1971) он имел 16,82% белка в зерне и 44,1% сырой клейковины в муке, превысив сорт сильной пшеницы Саратовскую 29 по содержанию белка на 0,5% и по содержанию клейковины на 4,0%. Грекум 114 является хорошим филлером. Колебания по силе муки составили у него в зависимости от погодных условий года от 220 до 520 дж. Хлебопекарные качества сорта хорошие и отличные — по этому признаку он не уступает Саратовской 29. Хлеб из муки Грекум 114 имеет хорошую пористость

и светлый мякиш; при выпечке с сахаром имеет объем свыше 600 мл, при выпечке с улучшителем — свыше 800 мл.

Сорт Грекум 114 в 1972 г. районирован в Алтайском, Красноярском краях и в Восточно-Казахстанской обл. Кроме того, Министерством сельского хозяйства СССР и Министерством заготовок СССР он включен в число перспективных сортов по Омской, Северо-Казахстанской, Кокчетавской, Тюменской обл. и Татарской АССР.

Высокая экологическая пластичность Грекум 114, многозерность его колоса, исключительная устойчивость против полегания и поражения пыльной головней, унаследованные от пырея, свидетельствуют о результативности метода отдаленной гибридизации в селекции пшеницы.

Главный ботанический сад  
Академии наук СССР

## МОРФОЛОГИЯ И МОРФОГЕНЕЗ

★

### К МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИМ ОСОБЕННОСТЯМ ХВОИ СОСНЫ ПОГРЕБАЛЬНОЙ (*PINUS FUNEBRIS* КОМ.) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

Л. С. Лауве, В. М. Урусов

Сведения о морфологии сосны погребальной, или могильной (*Pinus funebris* Ком.), в целом, и в частности о морфолого-анатомических особенностях ее хвои, ограничены. Оригинальные данные по анатомии хвои приведены лишь в работах В. Л. Комарова вместе с некоторыми признаками женских и мужских стробилов. Именно анатомические особенности хвои послужили основанием для выделения этой сосны в самостоятельный вид. В. Л. Комаров указал, что хвоя сосны погребальной отличается от хвои сосны обыкновенной (*P. silvestris* L.) наличием в проводящем пучке узкой полоски механических тканей и тем, что два (из шести — восьми) смоляных канала обычно проходят среди паренхимы [1]. Однако последующие работы по сосне обыкновенной, проведенные на большом материале [2, 3], установили сильную изменчивость числа механических клеток в центральном цилиндре, расположения смоляных каналов и их числа. По материалам гербария Ботанического института АН СССР мы установили, что В. Л. Комаров просмотрел срезы хвои у четырех деревьев с Корейского п-ова и у одного из Приморья, что не может дать четкого представления о числе и расположении смоляных каналов и других признаках.

Изучение хвои *P. funebris* необходимо еще и потому, что систематический ранг этого вида не вполне ясен. Существует хорошо аргументированное положение, что сосна погребальная идентична японской густоцветной сосне *P. densiflora* Siebold et Zucc. [4, 5]. Сам В. Л. Комаров, ознакомившись с сосняками центральной части Приморья и северного берега оз. Ханка, признал сосну погребальную подвидом (климатической разновидностью, расой) сосны обыкновенной [6].

Нам выявлено в Приморье свыше 30 форм сосны по особенностям хвои, генеративных органов, семян, ветвления, коры и степени засмоления почек. Кроме того, имеется ряд популяций, фенотипический состав которых не всегда идентичен. Объем популяции принят в определении Л. Ф. Правдина [7]. Для главных популяций сосны выявлены пределы варьирования комплекса их морфолого-анатомических признаков.

Изучение велось методом частного обследования популяций [8]. В результате были составлены ряды изменчивости морфолого-анатомических характеристик для отдельных популяций или их групп. Мы изучали хвою сосен Кировского, Черниговского, Ханкайского и Хасанского

| Популяция             | Хвоя            |                  |                  | Центральный цилиндр |                   |
|-----------------------|-----------------|------------------|------------------|---------------------|-------------------|
|                       | длина           | ширина           | толщина          | ширина              | толщина           |
| Кировская (первая)    | 65,84±<br>0,513 | 0,74±<br>0,0022  | 0,424±<br>0,0013 | 0,365±<br>0,0016    | 0,205±<br>0,0009  |
| Ханкайская (вторая)   | 61,42±<br>0,486 | 0,830±<br>0,005  | 0,447±<br>0,002  | 0,425±<br>0,0025    | 0,207±<br>0,001   |
| Монгугайская (третья) | 62,10±<br>0,861 | 0,837±<br>0,0078 | 0,486±<br>0,0046 | 0,412±<br>0,005     | 0,216±<br>0,0022  |
| Адими (четвертая)     | 61,85±<br>0,478 | 0,726±<br>0,0043 | 0,411±<br>0,0025 | 0,330±<br>0,00104   | 0,187±<br>0,00125 |

районов. Были обследованы сосняки Ханкайского бассейна и верховьев рек, впадающих в Японское море. Следовательно, были охвачены области влажного морского побережья и сравнительно сухая Ханкайско-Суифунская пониженная часть Приморья. В ней сосновые леса и рощи представляют восточную часть сплошного массива, расчлененного под воздействием антропогенных влияний сравнительно недавно. Эти сосняки неоднократно упоминались в литературе [9—13].

Общность формового состава насаждений сосны, сходство морфолого-анатомических признаков и, наконец, географическое положение позволили заключить, что сосна Кировского и Черниговского районов принадлежит к одной, первой, популяции Кировского района, в которой хвоя была взята с 73 деревьев. На террасе у оз. Ханка образцы взяты с 50 экземпляров — вторая, Ханкайская популяция, в Хасанском районе в верховьях р. Монгугай — с 19 деревьев третья популяция и в верховьях р. Адими — четвертая популяция. Третья и четвертая популяции близки по составу сопутствующих видов и относятся к соснякам с северокорейскими флористическими элементами. Однако соотношение морфологических форм и особенности хвои не позволяют объединить эти популяции, так как сосна в верховьях р. Адими близка сосне юга Хасанского района, а сосна из верховьев Монгугая занимает промежуточное положение между адимийской популяцией и особями Ханкайского и Кировского районов.

Под влиянием климатических факторов признаки хвои из года в год подвержены достоверным колебаниям, поэтому для изучения морфолого-анатомических особенностей была взята двухлетняя хвоя с бесплодных ветвей деревьев в возрасте 30—50 лет, высотой 7—12 м, с западной стороны в средней части кроны. Длину хвои измеряли миллиметровой линейкой с точностью до 1 мм. Поперечные срезы окрашивали 50%-ным спиртовым раствором сафранина и заливали желатин-глицерином [7]. На них измеряли ширину и толщину хвои, размеры центрального цилиндра, проводящих пучков и расстояния между ними, вертикальный и горизонтальный диаметры смоляных каналов, толщину слоя эпидермиса и гиподермы. По каждому срезу учитывали общее число смоляных каналов и число каналов, расположенных в паренхиме. Измерения при помощи окуляр-микрометра МОВ-5 и подсчеты проведены на 1674 срезах (образцы хвои взяты в десятикратной повторности с 167 деревьев).

Обработка рядов изменчивости позволяет сделать вывод, что в первой — третьей популяциях ширина и толщина хвои, число смоляных каналов, а также все признаки внутренней структуры, кроме расстояний между проводящими пучками и числа механических тканей, возрастают с севера

| Проводящие пучки  |                          | Диаметры смоляных каналов |                   | Толщина слоя       |                    |
|-------------------|--------------------------|---------------------------|-------------------|--------------------|--------------------|
| ширина            | расстояние между пучками | горизонтальный            | вертикальный      | эпидермиса         | гиподермы          |
|                   |                          |                           |                   |                    |                    |
| 0,088±<br>0,0006  | 0,046±<br>0,001          | 0,071±<br>0,00038         | 0,049±<br>0,00037 | 0,0366±<br>0,0003  | 0,0354±<br>0,00025 |
| 0,095±<br>0,00125 | 0,021±<br>0,00104        | 0,077±<br>0,00058         | 0,052±<br>0,00050 | 0,0376±<br>0,00040 | 0,0379±<br>0,00040 |
| 0,063±<br>0,0007  | 0,016±<br>0,00104        | 0,063±<br>0,00058         | 0,063±<br>0,0002  | 0,0367±<br>0,00049 | 0,0364±<br>0,00036 |

на юг (табл. 1, 2). Изменение длины хвои имеет обратную тенденцию: в Кировском районе ее средняя величина больше (табл. 1), чем в других местах, хотя наиболее длинная хвоя (117 мм) встречается у деревьев на террасе оз. Ханка. По длине и ширине хвои, ширине центрального цилиндра вторая и третья популяции различаются слабо; общая тенденция здесь проявляется недостоверно. Биометрическое исследование и анализ фенотипов показали относительно близость первых трех популяций, в том числе и по числу смоляных каналов, но особенности расположения их существенны. Наиболее конкретно различаются очень близкие географически третья и четвертая популяции: для бассейна р. Адими характерна узкая и тонкая хвоя, не подчиняющаяся общей закономерности. Морфологически она тождественна гербарным образцам с Корейского п-ова.

Для всех видов подрода *Diploxylon* Коehne, к которому относится и сосна погребальная, характерно наличие двух проводящих пучков. У изученных нами деревьев они располагаются как по краям, так и по середине центрального цилиндра. Краевые пучки несколько крупнее центральных, причем те и другие имеются во всех обследованных популяциях. Ширина и толщина пучков в пределах популяции в среднем равны. Только для особей из верховьев р. Адими толщина (70 мм) больше ширины (63 мм). Наибольшее расстояние между проводящими пучками отмечено у хвои второй (ханкайской) популяции, в которой и механические ткани (толстостенные клетки в один-два слоя над пучками) отличаются самым значительным развитием. К северу и югу это расстояние и число механических элементов резко и достоверно сокращается, причем различие признака для первой и третьей популяций несущественно. Наименьшее расстояние между пучками отмечено для четвертой популяции. На 20% срезов пучки примыкают непосредственно, что реже встречается у сосны третьей (15% срезов) и первой (4%) популяций. В хвое сосны по р. Адими наименее развиты и механические ткани. Как и у сосны обыкновенной [3], три проводящих пучка встречаются очень редко (на 1 срезе из 1674).

Толщина слоя эпидермиса и гиподермы возрастает к югу, достигая максимума в бассейне р. Монгугая. Их размеры значительны и по р. Адими, но уступают предшествующей популяции недостоверно. Толщина эпидермиса и гиподермы внутри популяции очень близка. Клетки гиподермы толстостенны, располагаются в один ряд, а в углах хвои — в два ряда.

Число смоляных каналов у сосны погребальной варьирует от двух до десяти и выше и лишь в четвертой популяции их не больше семи

(Адими). Наибольший процент по популяциям (последовательно первая — четвертая) приходится на хвою с четырьмя, шестью, шестью и тремя каналами. Срезы с крайними числами смоляных каналов редки. Весьма обильна хвоя только с двумя каналами в Хасанском районе (соответственно 8,2 и 13,2% общей массы обмеренных срезов третьей и четвертой популяций; см. табл. 2). С увеличением числа смоляных каналов наблюдается общее укрупнение поперечника хвоинок и всех анатомических элементов, в том числе и каналов внутри каждой популяции и от популяции к популяции. Нет значительной связи только между числом каналов, длиной хвои и расстоянием между проводящими пучками.

Особое внимание было обращено на расположение смоляных каналов в хвое. По этому признаку нами было выделено три типа хвои: 1) смоляные каналы располагаются непосредственно под гиподермой — периферический тип; 2) часть каналов расположена под гиподермой, а часть в паренхиме — смешанный тип; 3) все каналы расположены в паренхиме — паренхиматический тип.

Срезы паренхиматического типа обнаружены только в бассейне р. Монгугай; периферического — довольно часты во всех популяциях, но в целом их становится больше с продвижением к югу (табл. 3). Так, по Кировскому району хвою со смоляными каналами в паренхиме имеют 9,6% особей (7 деревьев из 73), Ханкайскому — 34% (17 деревьев из 50), Хасанскому (Монгугай) — 84% (16 деревьев из 19) [соответственно от общего числа срезов (в %): 5,5; 3,4; 50,5]. Таким образом, в первой и второй популяциях хвой второго типа даже меньше, чем у сосны обыкновенной (25%) [2]. Во взаимосвязанных био группах доля деревьев с такой хвоей часто близка, а вообще для террасы оз. Ханка она варьирует от 17 до 73%. Участие хвои с паренхиматическими смоляными каналами непостоянно и в кронах, изменяясь от 10 до 100 (Кировский район) и от 3 до 80% (Ханкайский). В двух северных популяциях чаще всего встречается второй тип срезов хвои с одним смоляным каналом в паренхиме. Например, в Ханкайской популяции из 37 таких срезов два паренхиматических канала наблюдались лишь в 2 случаях. Они приурочены к богатым каналами хвоинкам; на срезах смешанного типа каналов достоверно больше (но не по сравнению со всей хвоей этих же особей): показатель достоверности различия (*t*) для Кировской популяции равен 3,73, Ханкайской — 4,79. Среднее число каналов в кронах с хвоей двух типов или только второго типа здесь тоже в основном больше, чем в целом для популяций.

Только у сосны в бассейне Монгугай появляется третий тип хвои: он встречается у 21% деревьев (4 из 19). В кронах таких деревьев число паренхиматических каналов в хвое может достигать 80% (в среднем 30%), но для всей популяции оно составляет 6,2% исследованных срезов.

Хвоя третьей популяции наиболее насыщена паренхиматическими каналами. Особенность хвои второго типа здесь — наличие в паренхиме трех и более каналов, чего не наблюдается севернее Хасанского района. Один-два канала в паренхиме — вариант, наиболее типичный и для сосны обыкновенной (более двух паренхиматических каналов для нее не отмечается).

Второй тип срезов необходимо разделить на два подтипа: а) типичный — один-два смоляных канала в паренхиме; б) многоканальный, или переходный к третьему типу хвои, — три и более канала. Представляет интерес как анализ срезов в пределах этих подтипов, так и сопоставление полученных для них среднестатистических величин с соответствующими показателями для других типов хвои и всей популяции.

Хвоя типичного подтипа наиболее богата смоляными каналами: среднее число их для него  $7,66 \pm 0,25$ , что достоверно больше среднепопуляционного ( $6,67 \pm 0,18$ ) и среднего по переходному подтипу —  $5,97 \pm 0,26$  (*t* соответственно равен 3,21 и 4,69). Меньше каналов в хвое первого типа

Таблица 2

Изменчивость числа смоляных каналов в хвое в популяции сосны погрязальной в Приморье

| Популяция             | Число обследованных |        | Встречаемость сочных каналов, % |      |      |      |      |      |     |      |     |     | Среднее число смоляных каналов |
|-----------------------|---------------------|--------|---------------------------------|------|------|------|------|------|-----|------|-----|-----|--------------------------------|
|                       | особей              | срезов | 2                               | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8   | 9    | 10  | 11  |                                |
|                       |                     |        | 73                              | 15,0 | 28,0 | 18,6 | 24,1 | 9,8  | 1,5 | 0,6  | 0,4 | —   |                                |
| Кировская (первая)    | 73                  | 731    | 2,0                             | 15,0 | 28,0 | 18,6 | 24,1 | 9,8  | 1,5 | 0,6  | 0,4 | —   | 4,88 ± 0,05                    |
| Ханкайская (вторая)   | 50                  | 500    | 1,8                             | 11,4 | 17,1 | 15,5 | 25,0 | 13,1 | 8,4 | 4,4  | 2,6 | 0,7 | 5,65 ± 0,08                    |
| Монгугайская (третья) | 19                  | 194    | 8,2                             | 7,7  | 3,1  | 7,7  | 22,2 | 16,0 | 8,8 | 11,4 | 7,7 | 7,2 | 6,67 ± 0,18                    |
| Адими (четвертая)     | 25                  | 249    | 13,2                            | 30,0 | 16,6 | 19,4 | 17,7 | 3,1  | —   | —    | —   | —   | 4,06 ± 0,09                    |

Таблица 3

Распределение хвои по типам расположения смоляных каналов

| Популяция             | Деревья (в %) с хвоей типов |        |        | Срезы (в %) типов |      |      | Встречаемость срезов второго типа, % |      |      |      |      |      |      |      |      |      | Наибольшее число смоляных каналов в паренхиме |
|-----------------------|-----------------------------|--------|--------|-------------------|------|------|--------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|---|
|                       | 1-го                        | 1-2-го | 1-3-го | 1-го              | 2-го | 3-го | 2                                    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9    | 10   | 11   |   |
|                       |                             |        |        |                   |      |      | —                                    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    |   |
| Кировская (первая)    | 90,4                        | 9,6    | —      | 94,5              | 5,5  | —    | —                                    | 1,8  | 2,9  | 6,6  | 8,0  | 8,3  | —    | 50,0 | 33,3 | —    | 2   |
| Ханкайская (вторая)   | 66,0                        | 34,0   | —      | 91,6              | 8,4  | —    | 1,7                                  | 2,3  | 7,8  | 5,6  | 12,3 | 19,0 | 19,0 | 22,7 | 23,1 | 66,8 | 2   |
| Монгугайская (третья) | 16,0                        | 84,0   | 21,0   | 43,8              | 50,0 | 6,2  | 80,0                                 | 83,0 | 73,5 | 51,2 | 42,0 | 59,0 | 59,0 | 45,5 | 53,3 | 64,3 | 10  |
| Адими (четвертая)     | 72,0                        | 28,0   | —      | 94,37             | 5,63 | —    | 1,3                                  | 7,3  | 15,2 | 6,8  | —    | —    | —    | —    | —    | —    | 2   |

( $5,16 \pm 0,39$ ), понижение числа последних по сравнению со всей популяцией и тем более типичным подтипом смешанного типа вполне достоверно ( $t$  соответственно равно 3,45 и 5,34). Наоборот, разница числа смоляных каналов срезов первого типа и многоканального подтипа недостоверна ( $t = 1,76$ ), как недостоверно при данном числе срезов и снижении числа каналов в последнем подтипе по сравнению со среднепопуляционными ( $t = 2,27$ ). Только паренхиматические смоляные каналы, свойственные вообще-то черным соснам, встречены у срезов с числом последних два-три (в среднем 2,23). Такая хвоя уже и тоньше.

Таким образом, наиболее насыщена смоляными каналами хвоя с одним-двумя каналами в паренхиме, наименее — хвоя третьего и первого типа. Промежуточное положение по этому признаку занимают срезы с тремя и более каналами в паренхиме. Различия между показателями существенно, исключения составляют довольно близкие средние величины числа смоляных каналов в хвое первого типа и многоканального подтипа второго типа. Можно прийти к выводу, что встречаемость срезов второго типа у сосны по р. Монгугаю, как и в целом в сосняках Приморья, выше у особей с большим числом каналов. Но это относится лишь к типичному подтипу. Встречаемость же трех и более каналов в паренхиме с общим их числом не связана и, видимо, обусловлена особенностями генотипа.

Хвоя первого и третьего типов не только менее насыщена смоляными каналами, но и все показатели — размеры поперечника хвои и центрального цилиндра, проводящих пучков, смоляных каналов — достоверно уступают средним для популяции; несущественна лишь разница вертикальных диаметров смоляных каналов ( $t = 1,43$ ).

Узкая и тонкая хвоя у особей с р. Адими малокаанальна, деревьев со срезами смешанного типа — 7 из 25, т. е. 28%. Из 249 срезов один-два канала в паренхиме имели 14 (5,63%). Превышение числа смоляных каналов у деревьев с каналами в паренхиме по сравнению со средним по популяции недостоверно: соответственно  $4,37 \pm 0,15$  и  $4,06 \pm 0,09$  смоляных каналов,  $t = 1,76$ . Каналов здесь существенно меньше, чем в других изученных популяциях. Только с хвоей паренхиматического и периферического типов монгугайской популяции различие по этому показателю недостоверно ( $t = 2,5$ ). В четвертой популяции числовые показатели внутренней структуры хвои достоверно ниже, чем с краев. Однако вертикальные диаметры каналов крупнее, а толщина эпидермиса и гиподермы мало отличается от таковых второй и третьей популяций.

Иногда смоляные каналы окружены двумя и даже тремя рядами склеренхимных клеток, причем второй ряд охватывает лишь часть канала. У оз. Ханка двойная обкладка каналов наблюдалась у 23% особей.

Разнообразие типов расположения смоляных каналов подтверждает наши наблюдения о наличии в Приморском крае, как и в соседних областях КНР и КНДР, популяций, представляющих на современном этапе очаги расселения японской густоцветной сосны, а также популяций, особенности фенотипического состава которых в большей или меньшей степени уклоняются от типа на окраине ареала.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. В. Л. Комаров. 1901. Флора Маньчжурии, т. 1. СПб.
2. П. Я. Соколов. 1928. К вопросу о географических расах *Pinus silvestris* L. — Известия Гл. бот. сада, 27, вып. 5—6.
3. Л. Ф. Правдин. 1964. Сосна обыкновенная. М., «Наука».
4. В. Н. Ворошилов. 1966. Флора советского Дальнего Востока. М., «Наука».
5. W. B. Critchfield, E. L. Little. 1966. Geographic distribution of the pines of the world. USA Dept. — Agric. Forest Serv. Misc. Publ., N 991.

6. В. Л. Комаров. 1917. Типы растительности Южно-Уссурийского края. — Труды почвенно-ботанической экспедиции по исследованию колонизационных районов Азиатской России, ч. 2. Пгр., 1913, бот. исслед., вып. 2.
7. Л. Ф. Правдин. 1969. Некоторые соображения о понятиях биогеоценоз и популяция в лесоведении. — Лесоведение, № 5.
8. М. Л. Дворецкий. 1971. Пособие по вариационной статистике для биологов. М., «Лесная промышленность».
9. Р. К. Маак. 1861. Путешествие по реке Уссури. СПб.
10. А. Ф. Будищев. 1898. Описание лесов Приморской области. — Сборник главнейших официальных документов по Управлению Восточной Сибирью, т. 5. Леса Приамурского края. Иркутск.
11. Н. М. Пржевальский. 1870. Путешествие в Уссурийский край в 1867—1869 гг. СПб.
12. Г. Э. Куренцова. 1956. Формация сосны могильной (*Pinus funebris* Kom.) в Приморском крае. — Труды ДВФ АН СССР, серия бот., 3.
13. Г. Э. Куренцова. 1968. Реликтовые растения Приморья. Л., «Наука».

Ботанический сад  
Дальневосточного научного центра  
Академии наук СССР  
Владивосток

## АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЧЕРЕШКА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ PEUCEDANUM

Е. В. Тюрина

Изучение анатомического строения черешков представляет определенный интерес для таксономии и филогении рода. Многие исследователи отмечают, что черешок листа, являясь наиболее консервативным органом, характеризуется в пределах вида относительным морфологическим и анатомическим постоянством [1], не зависящим от экологических условий. В анатомическом строении черешков некоторых видов *Peucedanum* сем. Umbelliferae (кумариноносные и эфирномасличные растения) были обнаружены черешки трех типов — полные, компактные и с центральными пучками [2]. Отмечается большое сходство в строении черешков у *P. latifolium* и *P. oreoselinum*, а *P. alsaticum* и *P. officinale* отличаются от этих видов и между собой расположением проводящих пучков [3]. Черешки *P. baicalense* (Redow.) С. Koch и *P. calcareum* Albov имеют желобовидное строение с одним рядом проводящих пучков, а у *P. songoricum* Schischk. и *P. hissaricum* Kogov. наблюдается образование центральных пучков [4, 5]. Изучено также строение черешка и его проводящей системы у *P. oreoselinum*, *P. ruthenicum*, *P. officinale*, *P. palustre* [6, 7].

Нами исследованы анатомо-морфологическое строение листа и плода, а также анатомическое строение черешков у 14 сибирских видов рода *Peucedanum* как кумариноносных и эфирномасличных растений, выращенных на участках Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР; некоторые виды были взяты из естественных местообитаний в районах Алтая, Хакасии и Тувы.

Установлено, что проростки, особенно первый настоящий лист, сохраняют древние черты, свойственные виду [8, 9]. В связи с этим мы изучали строение черешка первого настоящего листа на 20—25-й день жизни. Для сравнения брали черешки пятого розеточного листа первого года жизни и стеблевого листа плодоносящего растения. Особое внимание было обращено на форму и размеры поперечного сечения черешка, расположение проводящих пучков и характер механической ткани в них.

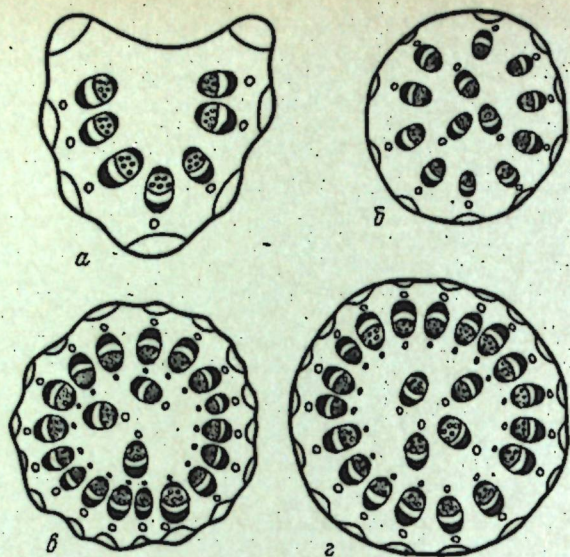


Рис. 1. Схема строения черешков сечения Peucedanum

а — *P. tauricum* M. B.; б — *P. ruthenicum* M. B.; в — *P. morissonii* Bess.; г — *P. songoricum* Schischk.

Срезы готовили на микротоме с замораживающим устройством из средней части черешков пяти — десяти хорошо развитых листьев. Площадь черешка проводящего пучка и механического влагаллица в нем определялась планиметром по рисункам, сделанным с помощью рисовального аппарата РА-4.

Из сечения Peucedanum были исследованы четыре поликарпических вида — *P. tauricum* M. B., *P. ruthenicum* M. B., *P. morissonii* Bess., *P. songoricum* Schischk. Все они начинают плодоносить на третий-четвертый год жизни.

Черешки листьев *P. tauricum* имеют желобовидную форму без выемки с V-образным расположением проводящих пучков (в поперечном сечении). *P. ruthenicum*, *P. morissonii* и *P. songoricum* имеют округлую форму с O-образным расположением проводящих пучков (рис. 1). Так называемое механическое влагаллице (склеренхима над флоэмой проводящих пучков) выражено слабо, составляет не более 15% от всей площади проводящего пучка и совсем отсутствует у маленьких проводящих пучков, особенно расположенных в центре черешка. Колленхима развита небольшими островками над проводящими пучками. Эпидермис однослойный. Гиподерма выражена неясно (рис. 2).

Установлено совершенно одинаковое строение черешка у *P. morissonii* и *P. songoricum*, как у первого настоящего листа, так и у черешка плодоящего растения, что еще раз свидетельствует наряду с другими анатомо-морфологическими признаками [12] о близком родстве этих видов.

Изучение черешков листьев *P. morissonii* в онтогенезе показало, что черешок первого настоящего листа проростка имеет желобовидную форму с вытянутым центральным ребром и с выемкой с адаксиальной стороны (рис. 3, а). В основной паренхиме расположены V-образно три проводящих пучка — средний более крупный, а боковые более мелкие. В проводящем пучке хорошо сформирована ксилема и флоэма; над ним рано закладывается смоляной канал. Против каждого пучка сформированы довольно большие участки колленхимы, состоящие из округлых клеток с утолщенными оболочками.

У пятого, более сложного, розеточного листа, появившегося на 50—60-й день жизни проростка, черешок также имеет желобовидную форму, но с семью выступающими ребрами и небольшой выемкой с адаксиальной

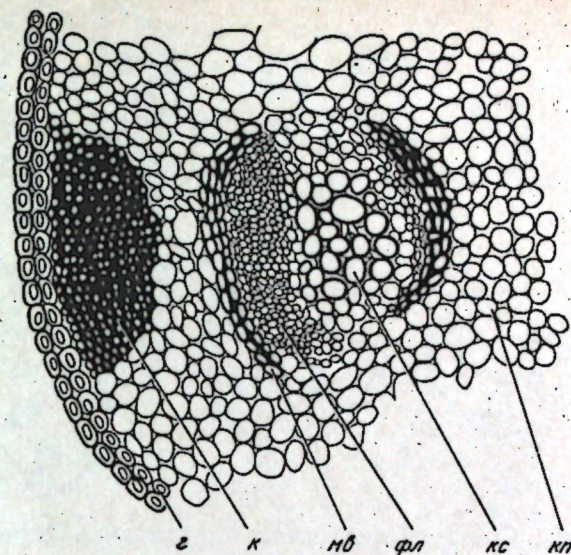


Рис. 2. Анатомическое строение черешка *P. morissonii* Bess.

к — колленхима; мв — механическое влагаллице; фл — флоэма; кс — ксилема; ип — клетки паренхимы; г — гиподерма

стороны (рис. 3, б). В ребрах, против проводящих пучков расположены довольно большие участки колленхимы, состоящие из семи-восьми рядов клеток; оболочки колленхимы уже одревесневают (при окраске флороглицидном с селеной кислотой наблюдается розовое окрашивание), происходит склерификация колленхимных клеток. Эта одревесневшая ткань окружена со всех сторон одним-двумя слоями типичных колленхимных клеток, что может служить также доказательством происхождения ее от колленхимы. На подобное превращение колленхимы в черешке *P. morissonii* имеются указания в литературе [6, 10]. В черешке наблюдается V-образный тип расположения проводящих пучков. Наконец, черешок листа плодоящего растения этого вида имеет округлую форму (рис. 1, а). Проводящие пучки расположены O-образно по окружности черешка. Ксилема всех проводящих пучков обращена к центру черешка, флоэма — к периферии, происходит поворот части проводящих пучков на 180°, который обусловлен срастанием краев желобовидного черешка [1]. За исходный тип черешка принимают V-образный [1, 7] или O-образный [11]. Полученный нами материал наглядно показывает возможность возникновения круглых черешков путем срастания краев желобовидных черешков и превращения V-образного типа расположения пучков в O-образный.

Черешки двулетних монокарпиков сечения *Selinoides* DC. — *P. baicalense* (Redow.) C. Koch, *P. vaginatum* Ledeb., *P. falcaria* Turcz., *P. salinum* Pall., *P. hystrix* Bge., *P. elegans* Kom., *P. deltoideum* Makino ex Yabe, *P. terebinthaceum* Fisch., *P. puberulum* Turcz. — значительно отличаются от черешков видов сечения Peucedanum и внутри сечения между собой. Поперечное сечение черешка у *P. baicalense*, *P. salinum* и *P. terebinthaceum* треугольно-желобовидное с большой выемкой на адаксиальной стороне и с V-образным расположением семи — девяти проводящих пучков (рис. 4, а — в). Гиподерма окружает черешок в один слой, мощные колонки колленхимы имеются только против центрального пучка с абаксиальной стороны и на концах — с адаксиальной. Проводящие пучки довольно крупные, с хорошо выраженным механическим влагаллицем, которое у *P. terebinthaceum* составляет до 33% от общей площади проводящего пучка (таблица). Дальневосточные виды — *P. elegans* и

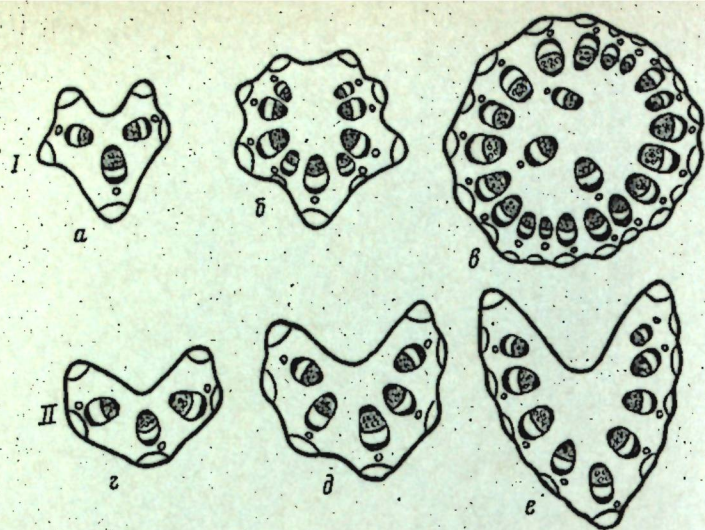


Рис. 3. Схема строения черешка в онтогенезе растений

I — *Peucedanum morissonii* Bess.; II — *P. baicalense* (Redow.) C. Koch; а, з — первый настоящий лист; б, д — пятый розеточный лист; е, е — первый стеблевой лист

*P. deltoideum* имеют серповидную форму черешка с V-образным расположением проводящих пучков и хорошо выраженным механическим влагалищем (рис. 4, д). У *P. hystrix* черешок имеет треугольную форму без выемки с V-образным расположением пяти проводящих пучков и хорошо развитое механическое влагалище (27% от площади проводящего пучка) и небольшими островками колленхимы против проводящих пучков (рис. 4, з). Имеются одноклеточные эпидермальные волоски.

Черешок листа *P. vaginatum* округло-желобовидный с выемкой (рис. 4, е), а у *P. puberulum* он имеет своеобразную треугольно-округлую форму с выемкой и небольшими ребрами, выступающими над проводящими пучками (рис. 4, з). В ребрах расположены довольно крупные участки колленхимы. Имеются также одноклеточные эпидермальные волоски.

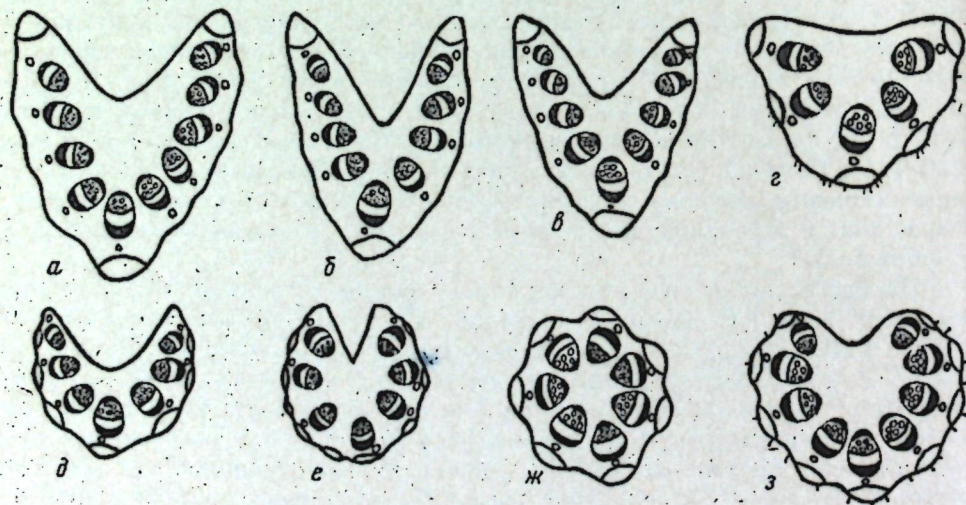


Рис. 4. Схема строения черешков у отдельных видов секции *Selinoides* DC.

а — *P. baicalense* (Redow.) C. Koch; б — *P. salinum* Pall.; в — *P. terebinthaceum* Fisch.; г — *P. hystrix* Bge.; д — *P. elegans* Kom. и *P. deltoideum* Makino ex Yabe; е — *P. vaginatum* Ledeb.; ж — *P. falcaria* Turcz.; з — *P. puberulum* Turcz.

| Вид | Площадь черешка, мм <sup>2</sup> | Число проводящих пучков | Площадь проводящего пучка, мм <sup>2</sup> | Величина площади поперечного сечения механического влагалища, % от площади проводящего пучка |
|-----|----------------------------------|-------------------------|--|--|
|-----|----------------------------------|-------------------------|--|--|

Секция *Peucedanum* Duby

|  |      |    |       |    |
|--|------|----|-------|----|
| <i>P. tauricum</i> M. B. . . . .       | 0,59 | 7  | 0,046 | 15 |
| <i>P. ruthenicum</i> M. B. . . . .     | 0,98 | 18 | 0,038 | 11 |
| <i>P. morissonii</i> Bess. . . . .     | 1,76 | 24 | 0,053 | 14 |
| <i>P. songoricum</i> Schischk. . . . . | 1,92 | 25 | 0,061 | 15 |

Секция *Selinoides* DC.

|   |      |     |       |    |
|---|------|-----|-------|----|
| <i>P. baicalense</i> (Redow.) C. Koch . . . . . | 0,82 | 9   | 0,034 | 21 |
| <i>P. vaginatum</i> Ledeb. . . . .              | 0,70 | 9   | 0,020 | 21 |
| <i>P. salinum</i> Pall. . . . .                 | 0,43 | 7   | 0,020 | 22 |
| <i>P. falcaria</i> Turcz. . . . .               | 0,87 | 9   | 0,019 | 18 |
| <i>P. hystrix</i> Bge. . . . .                  | 0,34 | 5—7 | 0,015 | 27 |
| <i>P. puberulum</i> Turcz. . . . .              | 0,51 | 5   | 0,021 | 21 |
| <i>P. terebinthaceum</i> Fisch. . . . .         | 0,75 | 9   | 0,040 | 33 |
| <i>P. deltoideum</i> Makino ex Yabe . . . . .   | 0,48 | 9   | 0,042 | 25 |
| <i>P. elegans</i> Kom. . . . .                  | 0,47 | 9   | 0,034 | 23 |

У *P. falcaria* черешок округло-желобовидный (рис. 4, ж), напоминает строение черешка пятого розеточного листа *P. morissonii* (см. рис. 3, б). У всех этих видов эволюция черешка как бы остановилась на полпути от V-типа к O-типу (рис. 4).

При изучении черешка *P. baicalense* в онтогенезе установлено, что черешок первого настоящего листа имеет желобовидную форму с тремя проводящими пучками, расположенными V-образно; черешок пятого розеточного листа имеет желобовидную форму с пятью пучками и черешок плодоносящего растения также желобовидной формы с большой выемкой с адакспальной стороны и с семью — девятью пучками, расположенными V-образно (рис. 3, з, е).

Таким образом, черешок большинства видов секции *Selinoides* имеет V-образный тип расположения проводящих пучков и лишь немногие виды приближаются к O-типу. Намечается определенная связь между величиной механического влагалища и типом расположения проводящих пучков. У видов, имеющих V-образное расположение проводящих пучков, механическое влагалище развито хорошо, у видов с O-образным расположением оно менее выражено и составляет всего 11—15% от всей площади проводящего пучка. Это согласуется с данными [13], указывающими, что у растений, имеющих высокий уровень филогенетического развития, склеренхима в черешке либо отсутствует, либо развита очень слабо. У всех видов секции *Selinoides* механическое влагалище почти в два раза больше, чем у видов секции *Peucedanum*, что свидетельствует наряду с другими анатомо-морфологическими признаками плода и семени [14] о наличии более примитивных черт у видов этой секции.

ВЫВОДЫ

Особенности анатомо-морфологического строения черешков — их форма, количество и расположение проводящих пучков, наличие и величина механического влагалища — являются характерными диагностическими признаками видов.

Исследование черешков вида *P. morissonii* в онтогенезе показало, что расположение проводящих пучков в черешке идет от V-типа к O-типу.

Для видов секции *Peucedanum* характерно в основном O-образное расположение пучков и небольшое механическое влагалище, что свидетельствует об их эволюционной подвинутости.

Черешки видов секции *Selinoides* по величине, форме, количеству проводящих пучков и их расположению, по величине механического влагалища значительно отличаются от черешков секции *Peucedanum* и между собой внутри секции. По строению черешков эти виды стоят на разных этапах эволюции от V-типа к O-типу и имеют в строении более примитивные черты.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. J. Velenovsky. 1905—1908. Vergleichende Morphologie der Pflanzen, t. 1—4. Prague.
2. H. Retzhard. 1856. Ober der central Gefässbündelsystem einiger Umbelliferen. — Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss. München, Math.-naturwiss. Kl., 21, N 1.
3. А. Н. Матюшенко. 1949. Значение строения черешков для систематики растений (на примере семейства зонтичных). — В сб. «Работы научного студенческого общества». Воронеж.
4. Г. С. Кукнадае. 1962. Таблицы для определения родов зонтичных (Umbelliferae Moris) СССР по листьям и черешкам. Новосибирск, Изд-во АН СССР.
5. Г. С. Кукнадае. 1955. Опыт изучения филогении Umbelliferae с использованием анатомического строения вегетативных органов. Автореф. докт. дисс. Л.
6. С. Г. Тамашиян. 1952. К вопросу о таксономической ценности черешка в семействе зонтичных. — Бот. журн., 37, № 1.
7. В. М. Раменская. 1950. К диагностике видов семейства зонтичных. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 55, вып. 3.
8. И. Т. Васильченко. 1936. О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. — Труды Бот. ин-та АН СССР им. Комарова, серия 1, вып. 3.
9. И. Т. Васильченко. 1941. О филогенетическом значении морфологии прорастания у зонтичных (Umbelliferae). — Сов. бот., № 3.
10. A. Duchatgne. 1954. Nouvelles observations sur la sclerification de collenchyme chez les Umbelliferae. — C. r. Acad. sci. Paris, 258.
11. L. C. Hare. 1944. The anatomy of the petiole and its taxonomic values. — Proc. Linnean Soc. London, 155, N 3.
12. Е. В. Тюрина. 1971. Сибирские представители рода *Peucedanum* L. и перспективы их интродукции. — В кн. «Растительные богатства Сибири». Новосибирск, «Наука».
13. И. Г. Зубкова. 1965. Анатомическое строение черешка в семействе Vitaceae Juss., его таксономическое и эволюционное значение. — Бот. журн., 50, № 11.
14. Е. В. Тюрина. 1968. К карпологии характеристике сибирских видов рода *Peucedanum* L. Тезисы совещания по морфогенезу МГУ.

Центральный Сибирский ботанический сад  
СО Академии наук СССР  
Новосибирск

### МОРФОГЕНЕЗ ПОБЕГОВ РЕМОНТАНТНОЙ ГВОЗДИКИ В ЗАКРЫТОМ ГРУНТЕ

К. П. Скупина

Расширение промышленной культуры гвоздики вызывает необходимость изучения ее биологических особенностей при круглогодичном выращивании в закрытом грунте. Главным биологическим свойством ремонтантной гвоздики является ее способность к круглогодичному цветению после вступления в генеративную фазу. Изучение процессов морфогенеза этого растения весьма важно для правильного ведения культуры. В литературе по этому вопросу указаний мало [1—4].

Цветочные почки у гвоздики развиваются на концах побега. При переходе побега в генеративную фазу вместо листьев в точке роста начинают формироваться элементы цветка.

Исследования по морфогенезу гвоздики сорта 'Ред Сим' в закрытом грунте проводятся нами с 1969 г. в экспериментальном хозяйстве Научно-исследовательского института горного садоводства и цветоводства (Сочи). Для определения состояния верхушечных почек брали пробы, начиная от появления на побеге двух-трех видимых пар листьев (узлов побега) до образования бутонов. Точки роста побега фиксировали в смеси Карнуа о дальнейшей проводкой до получения постоянных препаратов при толщине срезов 30 мк.

Наблюдения показали, что в период вегетативного роста точка роста образует только зачатки листьев. При переходе в генеративную фазу она разрастается в ширину и становится более плоской; затем образуются бугорки, в которых закладываются элементы околоцветника. После этого в центре чашеобразной точки роста формируется колосовидный околоплодник с зачатками семян.

Сравнение анатомо-эмбриологического состояния точек роста с фазами развития побега в целом показало следующее:

| Фаза развития побега                 | Состояние точки роста                        |
|--------------------------------------|--|
| Появление побега из пазушной почки   | Простой бугорок меристематических клеток     |
| Начало вегетативного роста побегов   | То же  |
| 4—6 пар листьев                      | Разрастание точки роста в ширину             |
| 7—8 пар листьев                      | Начало дифференциации бугорков околоцветника |
| 9—10 пар листьев                     | Образование зачатков элементов цветка        |
| 11—12 пар листьев, появление бутонов | Развитие элементов цветка из зачатков        |
| 13—14 пар листьев, закрытые бутоны   | Сформированный цветок                        |

Верхушечный цветок бывает расположен на 14—15-м узле побега, но цветки часто развиваются и в пазухах 11—13-й пары листьев.

Таблица 1

Развитие точек роста побегов гвоздики при разных сроках посадки (1969 г.)\*

| Дата посадки      | Дата прищипки   | Фазы развития точки роста по месяцам |       |        |       |      |       |        |         |       |      |
|-------------------|-----------------|--------------------------------------|-------|--------|-------|------|-------|--------|---------|-------|------|
|                   |                 | 15.I                                 | 16.II | 18.III | 15.IV | 15.V | 15.VI | 15.VII | 15.VIII | 15.IX | 15.X |
| 1968 г.<br>13.XII | 1969 г.<br>27.I | 0                                    | 1     | 1      | 1     | 2    | 3—4   | 5      | 6       | —     | —    |
| 1969 г.<br>15.I   | 13.II           | —                                    | 0     | 1      | 1     | 2    | 3—4   | 5      | 6       | —     | —    |
| 14.II             | 3.III           | —                                    | —     | 0      | 1     | 2    | 3—4   | 5      | 6       | —     | —    |
| 15.III            | 25.V            | —                                    | —     | —      | 0     | 1    | 1     | 2—4    | 5       | 6     | —    |
| 15.IV             | 16.VI           | —                                    | —     | —      | —     | 0    | 1     | 1—2    | 3—4     | 5—6   | —    |
| 15.V              | 17.VII          | —                                    | —     | —      | —     | —    | 0     | 1      | 1       | 2—4   | 5—6  |

\* Условные обозначения: 0 — образование зачатков первых пар листьев побега после прищипки; 1 — появление зачатков листьев и рост междоузлий побега (вегетативная фаза); 2 — разрастание точки роста в ширину; 3 — образование бугорков околоцветника; 4 — начало развития элементов цветка; 5 — формирование цветка в бутоне; 6 — сформированный цветок.



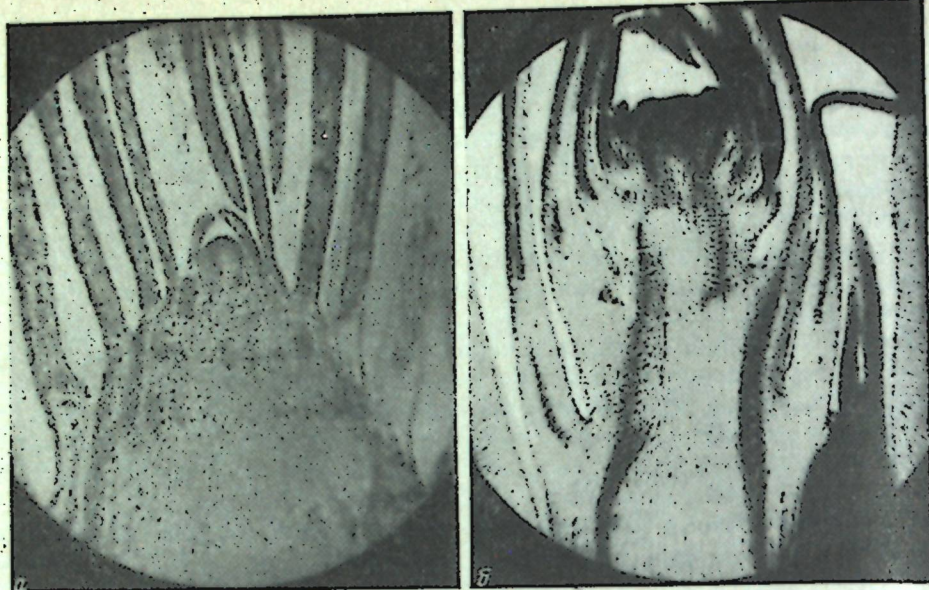


Рис. 1. Точка роста побега в фазе развития первого — пятого (а) и четвертого — шестого (б) видимых узлов

Побеги первого порядка образуются из пазушных почек после прищипки точки роста укоренившегося черенка. До появления на побеге четырех—пяти видимых узлов конус нарастания находится в вегетативном состоянии (рис. 1, а). Разрастание точки роста в ширину отмечается в фазе четырех—шести видимых узлов (рис. 1, б): После формирования семи—восьми узлов начинается дифференциация точки роста, образование и дальнейшее развитие элементов прицветника (рис. 2) с одновременным ростом междоузлий и листьев, расположенных ниже цветка.



Рис. 2. Развитие элементов цветка после формирования на побеге седьмого—восьмого видимых узлов

Дальнейшие исследования были направлены на установление связи между образованием репродуктивных органов и сроком высадки укорененных черенков. Образцы для цитологического анализа брали с десяти побегов каждого срока посадки. Анатомические исследования побегов первого порядка показали наличие связи между сроками посадки черенков и состоянием точек роста (табл. 1).

Прекращение образования новых листьев и узлов и разрастание точки роста в ширину у растений, высаженных в декабре — феврале, отмечено в мае, образование элементов цветка — в июне, бутонизация и цветение — в июле и августе. При посадке растений гвоздики в марте закладка и развитие цветков отмечены в июне, а бутонизация и цветение — в августе и сентябре. Посадки 15 апреля и 15 мая еще более сократили

Таблица 2

Продолжительность фаз развития гвоздики в зависимости от срока высадки (1968—1969 гг.)

| Дата посадки | Дата прищипки | Продолжительность фаз, месяцы |              | Время от посадки до цветения, месяцы |
|--------------|---------------|-------------------------------|--------------|--------------------------------------|
|              |               | вегетативная                  | генеративная |                                      |
| 13.XII       | 27.I          | 5                             | 4            | 9                                    |
| 15.I         | 13.II         | 4                             | 4            | 8                                    |
| 14.II        | 3.III         | 3                             | 4            | 7                                    |
| 15.III       | 25.V          | 3                             | 3            | 6                                    |
| 15.IV        | 16.VI         | 2,5                           | 2,5          | 5                                    |
| 15.V         | 17.VII        | 3                             | 2            | 5                                    |

сроки наступления генеративной фазы развития цветка (табл. 2). Из данных табл. 2 видно, что самой длинной вегетативной фазой отличались растения, посаженные в декабре и январе. Остальные сроки посадки, в том числе и февральский, сократили эту фазу до 2,5—3 месяцев. Период от начала дифференциации точки роста до цветения растений, высаженных зимой, продолжался четыре месяца. Это сократило сроки развития побега в целом от момента посадки до цветения с девяти месяцев при декабрьской посадке до восьми—семи месяцев соответственно при посадке в январе и феврале. Весенняя посадка способствовала более быстрому росту и развитию побегов, сократив сроки их развития до пяти—шести месяцев.

Анатомическое изучение выявило структурные различия в конусах нарастания побегов. Еще до начала дифференциации цветка в конусе нарастания у растений весенних сроков посадки были вытянуты в длину междоузлия между примордиями и более четко выделялись диафрагмы будущих узлов побега. Зимой эти междоузлия были настолько укорочены, что зачатки листьев располагались вплотную друг к другу. Очевидно, благоприятные условия весенне-летнего периода способствовали ускоренному развитию необходимого количества примордиев и одновременно удлинению междоузлий за счет более активного деления клеток в конусе нарастания.

Таким образом, при зимних посадках рост гвоздики протекал медленнее, чем при весенних. Это, по-видимому, было связано также с различной длиной дня и условиями освещения (в декабре—январе длина дня составляла 9 час., в феврале — 10, в марте — 11—12, в апреле — 13 час.). Рекогносцировочный опыт по дополнительному освещению подтвердил это предположение. Удлинение дня до 16 час. с помощью ламп накаливания и люминесцентных ламп, проводившееся с 18 февраля по 6 апреля 1970 г., ускорило наступление генеративной фазы у растений, высаженных в декабре. К середине марта растения на люминесцентном свете развили пять—шесть видимых узлов, при лампах накаливания — четыре—пять; в обоих случаях было отмечено начало дифференциации цветка. При естественном дне побеги имели к этому периоду три—четыре узла и дифференциация цветка не начиналась.

Литературные данные по фотопериодической реакции ремонтантной гвоздики указывают на то, что удлинение светового дня ускоряет развитие побегов и формирование цветка. Сравнение 14—16-часового светового дня с 8-часовым показало, что при удлиненном фотопериоде начало цветения наступает на 12—34 дня раньше, чем на коротком [5—6].

Таким образом, изучение морфогенеза побегов ремонтантной гвоздики в закрытом грунте на Черноморском побережье Кавказа показало, что начало развития цветка наступало после образования четырех—шести види-

мых узлов на побеге. Верхушечный цветок развивается после образования 13—15-й пары листьев. Следовательно, дальнейший рост побега происходит одновременно с эмбриональным развитием цветка. В этот период наблюдается разрастание междоузлий и развитие листьев, заложившихся ниже цветка.

Исследования точек роста побегов гвоздики, высаженной в разное время (с декабря по май), показали различия в сроках наступления и прохождения генеративной фазы.

Растения, высаженные весной, зацвели быстрее, чем растения зимней высадки.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Y. Sagawa, A. L. Mehligust. 1957. The mechanism responsible for some X-ray induced changes in flower colour of the carnation *Dianthus caryophyllus*.— Amer. J. Bot., 44.
2. W. Sytsema. 1964. De ontwikkeling van der anjer; een literatuuroverzicht.— Meded. Dir. Tuinb., Jg. 27, N 1.
3. E. R. Emlin. 1966. Shoot apex development in the carnation (*Dianthus caryophyllus*).— Proc. Amer. Soc. Sci., 89.
4. J. Blake. 1955. Photoperiodism in the perpetualflowering carnation.— Rept. 14-th Internat. Hort. Congr., v. I. Netherlands.
5. J. Blake, G. P. Harris. 1960. Effect of nitrogen nutrition on flowering in carnation.— Ann. Bot., 24, N 94.
6. G. P. Harris, J. E. Griffin. 1961. Flower initiation on the carnation in response to photoperiod.— Nature, 191, N 4788.

Научно-исследовательский институт  
горного садоводства и цветоводства  
Сочи

## ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

★

### ВЛИЯНИЕ ЗАМОРОЗКОВ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ У ГОРОХА

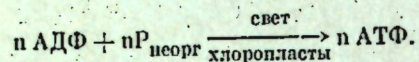
Е. Н. Михалева, Н. А. Сазыкина, И. П. Коновалов

Одним из ведущих факторов, определяющих степень приспособленности растений к условиям северо-западных районов СССР является низкая температура воздуха, отрицательное действие которой сказывается не только в зимний период, но и в весеннее время, когда начинается активный рост растений. Температурные перепады в ночные и дневные часы часто нарушают осуществление жизненно важных процессов, к которым относится фотосинтез. На деятельность фотосинтетического аппарата сильно влияет последствие пониженной ночной температуры [1, 2]. Это по-разному проявляется у растений северного и южного происхождения и имеет большое значение для характеристики стойкости растений. В связи с этим важно выяснить в эксперименте степень повреждающего действия и последствие низкой температуры на фотохимические реакции хлоропластов. Низкие температуры или высушивание приводят к дегидратации протопласта [3], нарушению структуры хлоропластов [4], снижению активности реакции фотофосфорилирования [5], изменению электро-химических свойств внутриклеточных белков [6] и т. д.

Наши исследования были проведены в 1969—1970 гг. на растениях гороха сорта Рамонский 77 ленинградской и полтавской репродукций. Растения выращивали на грядках. Температурное воздействие на них производилось в разные сроки вегетации начиная с фазы третьего-четвертого листа. При выполнении каждого опыта часть растений с комом земли пересаживали в горшки и помещали в камеру с определенной температурой, где выдерживали 16—18 час. (главным образом в ночной период). Контролем служили растения, взятые непосредственно с грядки. В целых листьях определяли интенсивность фотосинтеза методом Варбурга с буфером, состоящим из смеси бикарбоната и карбоната натрия (рН 9,4). Интенсивность освещения 20 000 лк, температура опыта 25°.

Как известно, фотохимические реакции являются отдельными звеньями фотосинтеза и зависят от внешних условий (освещения, температуры, от степени стойкости растений и др.). Первое звено — фотоллиз воды (реакция Хилла). Активность ее можно измерить, так как изолированные хлоропласты при освещении способны восстанавливать экзогенные окислители, например 2,6-дихлорфенолиндифенол (краска Тильманса), и выделять при этом кислород. Одним из главных путей запасаения световой энергии в растении является фотофосфорилирование, т. е. образование богатого макроэргическими связями аденозинтрифосфата (АТФ) из неорганического фос-

фора и аденозиндифосфата (АДФ) при действии света. Энергия образования АТФ используется для восстановления углекислоты до углеводов. Различают циклический, псевдоциклический и нециклический типы фотофосфорилирования в зависимости от пути, который проделывает электрон, освобождаемый хлорофиллом под действием света. В первом случае электрон проделывает циклический путь и хлорофилл является одновременно и донором и акцептором электрона. Во втором случае акцептором электрона является кислород, но суммарная реакция в обоих случаях одинакова:



В изолированных хлоропластах учитывали активность реакции Хилла и процесс фотофосфорилирования. Хлоропласты выделяли по методу Арнона [7] с некоторыми изменениями (среда выделения содержала: 0,4 М сахаразы; 0,01 М NaCl и 0,03 М трис-HCl, pH 8). Реакцию Хилла определяли по восстановлению краски Тильманса на свету с помощью фотоколориметра при зеленом фильтре. Фотофосфорилирование оценивали по убыли неорганического фосфора при освещенности 50 000 лк. В качестве кофакторов были использованы: флавиномононуклеотид (ФМН) для псевдоциклического и фенозинметасульфат (ФМС) для циклического фотофосфорилирования (по 0,1 мкМ). Реакционная смесь содержала (в мкМ): АДФ — 2,5; АТФ — 1,0;  $K_2HPO_4$  — 150; MgCl — 10; NaCl — 60; трис-буфера, pH 7,8—8,4 и гексокиназы — 0,5. Соотношение объемов суспензия/реакционная смесь составляло 3 к 5.

В опытах было использовано несколько температурных вариантов. На рис. 1 представлены результаты, полученные при действии на растения температуры 0—2°, при которой уже наблюдалось уменьшение интенсивности фотосинтеза (в мг  $CO_2$  на 1 дм<sup>2</sup> в час): для растений северного происхождения 29,9; 16,7; 48,8 (в контроле) и 27,2; 15,9; 46,4 (в опыте, т. е. 90% от контроля); для растений южного происхождения 31,3; 19,5; 35,4 (в контроле) и 25,1; 13,3; 19,2 (в опыте, т. е. 70—80% от контроля).

Аналогичные изменения наблюдались и в активности фотофосфорилирования хлоропластов. У растений северного происхождения в контроле и в опыте активность этого процесса очень близка. Кроме того, она не зависела от кофакторов, т. е. с ФМН составляла в среднем 90% от контроля, а с ФМС — 99%. Активность фотофосфорилирования хлоропластов южных растений снижалась под действием холода в большей степени — при псевдоциклическом фосфорилировании (32%), чем при циклическом (22%).

Активность реакции Хилла при температуре 0—2° несколько снижалась. Понижение температуры до —2, —3° сказывается на активности фотосинтетического аппарата значительно сильнее, чем при температуре 0—2° (рис. 2). Интенсивность фотосинтеза растений в опыте составляла 20—40% от контроля, а в некоторых случаях полностью ингибировалась (опыт 2 и 5). Несколько сильнее при этой температуре подавляется и фотофосфорилирование. Так, для северных растений почти во всех опытах отношение холод/контроль для ФМС и для ФМН составляло 80 и 56%, а для южных растений — 60 и 45%. Таким образом, процесс синтеза АТФ, катализируемый ФМН, ингибируется в большей степени, чем катализируемый ФМС. Однако разница в ответной реакции северных и южных растений на температуру —2, —3 становится менее заметной. Если при температуре 0—2° для фотосинтеза она составляла 30%, а для фотофосфорилирования 25%, то при температуре —2, —3° она равнялась соответственно 15 и 10—15%.

При температуре —2, —3° в большей части опытов мы наблюдали усиление реакции Хилла. Возможно, такая ответная реакция растений на низкую температуру свидетельствует о частичном разобщении процесса фотофосфорилирования. Подобное явление отмечали в своих работах Хебер и

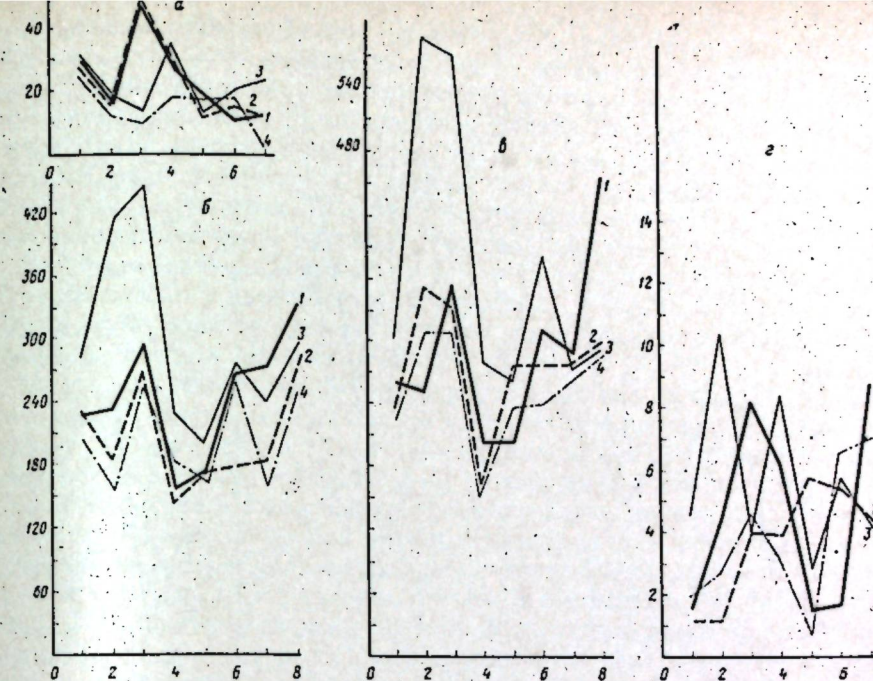


Рис. 1. Последствие температуры 0—2° на активность фотохимических реакций изолированных хлоропластов гороха

а — интенсивность фотосинтеза (в мг  $CO_2$ /дм<sup>2</sup> час); активность фотофосфорилирования (в мкМ P/мг хлорофилла в 1 час); б — с кофактором ФМН, в — с кофактором ФМС; з — активность реакции Хилла (в мкМ краски/мг хлорофилла в 1 час); растения ленинградской репродукции: 1 — контроль, 2 — опыт; полтавской репродукции: 3 — контроль, 4 — опыт

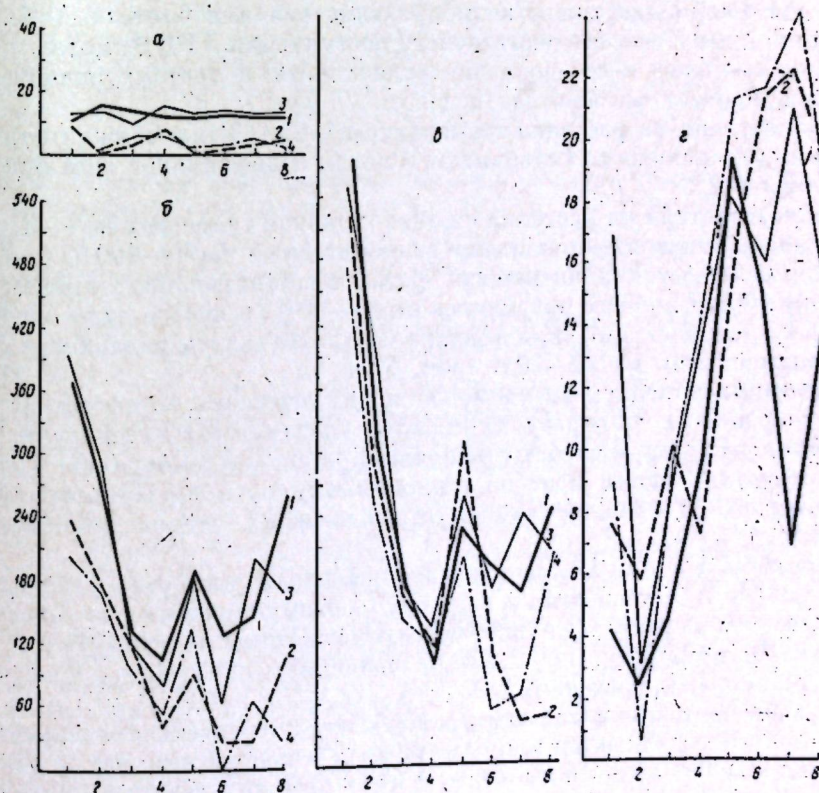


Рис. 2. Последствие температуры минус 2—3° на активность фотохимических реакций изолированных хлоропластов гороха

Обозначения те же, что и на рис. 1

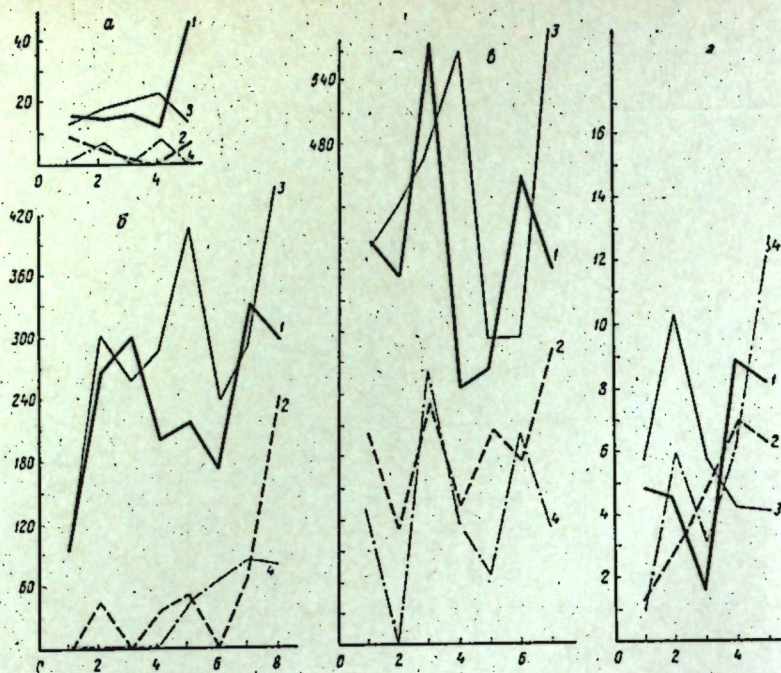


Рис. 3. Последствие температуры минус 3—5° на активность фотохимических реакций изолированных хлоропластов гороха  
Обозначения те же, что на рис. 1

Сантариус [5]. При действии мороза они наблюдали стимуляцию выделения кислорода хлоропластами и ингибирование реакции синтеза АТФ. Это приводило к тому, что без достаточного поступления АТФ не могло происходить дальнейшее восстановление углекислоты и поэтому значительно снижался процесс фотосинтеза в целом.

При действии на растение температуры  $-2$ ,  $-3^\circ$  мы также получили снижение интенсивности фотосинтеза в целом более сильное, чем при температуре  $0-2^\circ$ .

При воздействии на растения еще более низкой температуры ( $-3$ ,  $-5^\circ$ ) наблюдалось дальнейшее снижение фотосинтеза — на 70—100% (рис. 3). Сильно уменьшается и активность фотофосфорилирования, причем при кофакторе ФМН процесс подавлялся на 80—90%, а иногда даже на 100% (опыты 1—4, б, рис. 3, в), при факторе ФМС отмечалось подавление фотофосфорилирования на 50—60% (рис. 3, в).

О преимущественном использовании циклического фотофосфорилирования при низких температурах имеются указания и в литературе. Так, отмечается, что в определенных условиях при низкой температуре процесс фотофосфорилирования идет по циклическому пути в результате устранения одного или более температурозависимых этапов образования АТФ [8].

Изменение реакции Хилла носит судорожный характер. В одних случаях наблюдается ее снижение, а в других — стимулирование, что, возможно, указывает на предморальное состояние системы. Ингибирующее действие низкой температуры ( $-3$ ,  $-5^\circ$ ) в равной мере сказывается и на северных и на южных растениях.

Воздействие пониженной температурой на активность фотосинтетического аппарата выражается главным образом в подавлении интенсивности фотосинтеза и снижении активности фотохимических реакций хлоропласт-

тов. Согласно работам Ульриха и Хебера [9], нерастворимые энзимы фотосинтеза (в частности, энзимы транспорта электронов) чувствительны к розу. Чем ниже температура, тем более значительные изменения наблюдаются в этих процессах. При температуре, близкой к критической ( $-5$ ,  $-6^\circ$ ), фотосинтез подавляется полностью. Различия в характере реагирования на температурное воздействие северных и южных растений проявляются только до температуры  $-3^\circ$ . При температуре ниже  $-3^\circ$  разница в ответной реакции северных и южных растений становится менее заметной.

Действие экстремальных факторов (в частности, низкой температуры) часто связывают с нарушением образования аденозинтрифосфата и снижением обеспеченности макроэргическим фосфором фотосинтеза и других жизненно важных процессов [10].

Полученные нами данные подтверждают это положение. По всей вероятности, низкая температура вызывает изменение тонкой структуры хлоропластов и нарушения в механизме образования АТФ. Относительно последнего можно высказать и такое предположение — пониженная температура может влиять на взаимопревращение каротиноидов, ингибируя биосинтез наиболее окисленной формы ксантофиллов — виолоксантина [11]. Превращение ксантофиллов связано с механизмом фотофосфорилирования, с деятельностью электронтранспортной цепи фотосинтеза [12]. Согласно работам украинских физиологов [13], эпоксидные формы каротиноидов, в частности виолоксантина, принимают непосредственное участие в передаче фосфата на заключительном этапе фотофосфорилирования. По-видимому, можно предположить, что действие низкой температуры сказывается именно на этом этапе образования АТФ.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Е. Н. Михалева, И. Н. Коновалов. 1956. К вопросу о приспособительном изменении газообмена у растений грецкого ореха при акклиматизации. — Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 4, вып. 11.
2. И. Н. Коновалов, Р. И. Лерман, Е. Н. Михалева, И. В. Шилова. 1960. Особенности изменения физиологических процессов растений в связи с их приспособлением к новым условиям существования. — Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 4, вып. 14.
3. Н. И. Балагурова. 1969. Цитофизиологическое исследование действия отрицательных температур на листья различных по холодоустойчивости видов картофеля. — Бот. журн., 54, № 5.
4. Г. А. Самыгин, А. З. Лидвин. 1971. О причинах гибели клеток листьев и узлов кущения озимой пшеницы при медленном замораживании. — Сельхоз. биология, 6, № 4.
5. U. W. Heber, K. A. Santarius. 1964. Loss of adenosine triphosphate synthesis caused by freezing and its relationship to frost hardiness problems. — Plant Physiol., 39, N 5.
6. З. Ф. Сычева, С. Н. Дроздов. 1970. Устойчивость растений к заморозкам в зависимости от кислотности тканей и некоторых электрохимических свойств клеточных белков. — Докл. АН СССР, 195, № 6.
7. D. J. Arnon, M. B. Allen, Whatley. 1956. Photosynthesis by isolated chloroplasts. — Biochim. et Biophys. Acta, 20, N 3, 449.
8. D. Hall, D. J. Arnon. 1962. Photosynthetic phosphorylation above and below  $0^\circ\text{C}$ . — Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 48, 5.
9. Н. Ульрих, У. Хебер. 1961. Ursachen der Frostresistenz bei Winterweizen. IV Mitteilung. Das Verhalten von Fermenten und Fermentsystemen gegenüber tiefen Temperaturen. — Planta, 57, N 4.
10. Г. Д. Боржекоская, И. В. Страхов. 1969. Особенности синтеза аденозинтрифосфорной кислоты в узлах кущения разных по зимостойкости сортов хлебных злаков при низких температурах. — В сб. «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука».
11. И. Н. Коновалов, В. С. Сааков, Н. А. Сазыкина. 1969. Последствие пониженной температуры на биосинтез каротиноидов и нуклеиновых кислот у растений. — В сб. «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука».

12. В. С. Сааков. 1971. Электронтранспортная цепь фотосинтеза и система ксантофиллов. — В кн. «Биохимия и биофизика фотосинтеза». Иркутск.
13. С. Г. Петренко, В. И. Берштейн, Н. В. Волкова, А. С. Оконенко, К. Л. Островская, Т. А. Рейнгардт, И. И. Семенов, А. А. Ясников. 1970. О механизме участия каротиноидов в образовании АТФ в хлоропластах. — Физиология и биохимия культурных растений, 2, вып. 2.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР  
Ленинград

## ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ НАПЕРСТЯНКИ ШЕРСТИСТОЙ

З. И. Сидорова

Реакция наперстянки шерстистой (*Digitalis lanata* Ehrh.) на свет изучена недостаточно. Данные, полученные в этом отношении по наперстянке красной [1—5], не могут быть распространены на наперстянку шерстистую. Изучение отношения к свету наперстянки шерстистой начато в 1967 г. Особое внимание в первые годы было уделено изучению роли фотопериода в формировании морфологических признаков и биосинтезе ланатозидов в листьях. Опыт проведен на световой площадке Института общей генетики АН СССР (Москва) в трех вариантах: 1) девятичасовой (короткий) день; естественное освещение с 8 час. 30 мин. до 17 час. 30 мин.; 2) круглосуточное освещение; ночью растения досвечивали лампами накаливания мощностью 500 вт, подвешенными на высоте 70 см от поверхности растений; 3) естественный день.

Семена были высяны 12 мая 1967 г. в суглинистую почву с внесением полного минерального удобрения из расчета (в кг/га): N — 90; P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> — 60; K<sub>2</sub>O — 45. Фотопериодическое воздействие было начато с момента появления всходов — 25 мая. В первый и второй годы измеряли высоту рас-

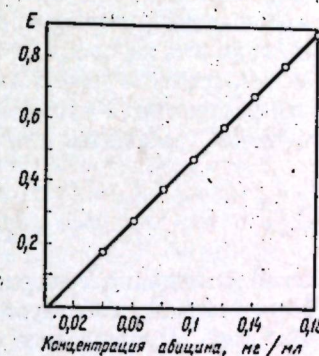
Морфологическая характеристика *Digitalis lanata* Ehrh. и выход гликозидов в зависимости от фотопериода ( $M \pm m$ )

| Показатель   | 30 октября 1967 г. (первый год роста) |                   |                    | 20 октября 1968 г. (второй год роста) |                   |
|--|---------------------------------------|-------------------|--------------------|---------------------------------------|-------------------|
|  | непрерывное освещение                 | естественный день | девятичасовой день | непрерывное освещение                 | естественный день |
| Количество листьев на одном растении                   | 13,7±0,8                              | 13,8±0,43         | 11,9±0,75          | 27±1,12                               | 21,2±1,48         |
| Максимальная ширина листа, мм . . .                    | 25,3±1,34                             | 30,3±1,24         | 23,4±0,90          | 46,2±2,4                              | 34,8±1,74         |
| Длина листа, мм . . .                                  | 193±12                                | 269±16,6          | 161±7,3            | 166±3,3                               | 126±6,7           |
| Высота растения, см                                    | —                                     | —                 | —                  | 93,5±3,47                             | 124±7,53          |
| Вес листьев одного растения, г . . . . .               | 1,63                                  | 2,41              | 0,84               | 7,7±0,52                              | 3,16±0,74         |
| Урожай воздушно-сухих листьев, ц/га                    | 32,6±1,9                              | 48,2±3,1          | 16,8±1,2           | 26,18±3,85                            | 10,7±1,58         |
| Общее содержание гликозидов, % к абсолютно сухому весу | 0,94                                  | 0,41              | 0,53               | 0,69                                  | 0,54              |
| Выход гликозидов с 1 га, кг . . . . .                  | 30,6±1,79                             | 19,72±1,28        | 8,9±0,64           | 18,06±2,6                             | 6,28±0,35         |

тений, подсчитывали число листьев, определяли их длину, ширину, вес, а также содержание гликозидов (таблица). Выделение гликозидов проводили по методу, разработанному во Всесоюзном институте лекарственных растений [6], их суммарное содержание определяли на СФ-4А с реактивом Балье и по калибровочной кривой (рисунок), составленной по раствору кристаллического абицина с известным фармакологическим действием (16 000 ЛЕД в 1 г). Расстояние между растениями в рядке было 1,5—2 см, а между рядками — 10 см.

Наблюдения показали, что круглосуточное освещение вызвало увеличение размеров проростков по сравнению с проростками на естественном дне. Укороченный день значительно ослабил рост и вдвое уменьшил средний вес растений. Наибольшее содержание суммы гликозидов (в %) было в растениях при непрерывном освещении (1,44) и ниже при естественном (1,3) и укороченном дне (1,04).

Калибровочная кривая для определения концентрации гликозидов



К 20 сентября различия в росте изменились. Самыми большими были растения на естественном, затем на непрерывном и укороченном дне. Общее содержание гликозидов уменьшилось, но расположение вариантов по убывающему количеству сохранилось. При круглосуточном освещении листья содержали 1,15% суммы гликозидов, а на укороченном и естественном дне — 0,98%.

Определения в конце октября (см. таблицу) показали, что непрерывное освещение в первый год жизни не способствовало увеличению числа листьев растений. При этом размеры листьев были меньше, чем у растений на естественном дне. При непрерывном освещении средний вес листьев уменьшился. Укороченный день оказал неблагоприятное влияние на рост растений: уменьшилось среднее число листьев, их размеры и вес растений. Содержание гликозидов на укороченном дне было немного выше (0,53%), чем при выращивании на естественном (0,41%), и почти в два раза ниже, чем при непрерывном освещении (0,94%).

Результаты опытов 1967 г. показали, что свет является обязательным условием для биосинтеза ланатозидов. Быстрое изменение содержания гликозидов при различном освещении, как это видно по результатам определения в конце октября, когда естественный день почти равен укороченному, свидетельствует о том, что эти соединения являются промежуточными продуктами и сами принимают активное участие в обмене веществ.

В разные периоды первого года жизни свет неодинаково влияет на рост. В первую половину вегетации продолжительное освещение явно усиливает ростовые процессы, а во вторую — оказывает некоторое угнетающее влияние. Последнее, по-видимому, объясняется тем, что изменяется направленность работы фотосинтетического аппарата, приводящая в конечном счете к усилению синтеза запасных пластических веществ. Этим можно объяснить то, что, несмотря на уменьшение надземной части растения в первый

год при непрерывном освещении, на второй год рост растений резко усилен. Большое количество запасных питательных веществ вместе с непрерывным освещением обусловило увеличение синтеза гликозидов.

На второй год опыта значительные изменения отмечены и в морфологии растений. Число листьев на одно растение при непрерывном освещении увеличилось до 27 (при 21 в контроле), средняя длина их была соответственно 166 и 126 мм, вес листьев одного растения по сравнению с контролем возрос почти вдвое. (К сожалению, растения, выращенные на укороченном дне, вымерзли зимой 1967/68 г., и мы ничего не можем сказать о их поведении на второй год.) При сравнении растений, выращенных при непрерывном освещении, с гербарными экземплярами Ботанического института им. Комарова невольно обращало внимание их сходство с разновидностью наперстянки шерстистой — *Digitalis lanata* Ehrh. var. *eryostachya*, выделенной Л. И. Ивановой [7].

Интересно отметить, что непрерывное освещение не приводит в первый год к ускорению прохождения фаз развития. И в первый и на второй годы непрерывное освещение ускоряет нарастание листьев, но цветение растений проходит примерно в те же сроки, что и при естественном дне. Следовательно, наперстянка шерстистая в фотопериодическом отношении принадлежит к нейтральным растениям. Короткий же день оказывает угнетающее влияние на рост массы, биосинтез гликозидов и зимостойкость растений.

#### ВЫВОДЫ

Непрерывное освещение в первой половине первого года жизни наперстянки шерстистой способствует увеличению прироста ее массы, а на второй — снижению. Непрерывное освещение на второй год также вызывает увеличение накопления массы и изменение морфологических признаков вплоть до сходства с разновидностью *Digitalis lanata* var. *eryostachya*.

Непрерывное освещение приводит к усилению биосинтеза гликозидов и увеличению выхода гликозидов с единицы площади.

Наперстянка шерстистая в фотопериодическом отношении принадлежит к группе нейтральных растений.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. O. Dafert. 1921. Der Einfluss des Tageslichtes auf den Gehalt an wirksamen Stoffen bei *Digitalis*.— *Angew. bot.*, 3.
2. K. Post. 1942. Effects of daylength and temperature on growth and flowering of some florist crops.— *Cornell Univ. Agric. Exper. Stat.*, Bull. 787.
3. А. Ф. Касшин. 1954. Растение и свет. М., Изд-во АН СССР.
4. А. Ф. Бельденкова. 1946. Влияние температурного и светового режима на рост и развитие некоторых лекарственных растений.— Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л.
5. E. F. Heeger. 1939. Ein Beitrag zur Kenntnis der Glykosidenpflanzen *Digitalis purpurea* und *D. lanata*.— *Forschungsdienst*, 7, N 4.
6. П. М. Лошкарёв. 1959. К вопросу о методе количественного определения сердечных гликозидов.— *Труды ВИЛАР*, вып. 11.
7. Флора СССР, т. 22. 1955. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Лаборатория экспериментальной биологии  
сельскохозяйственных растений ВАСХНИЛ  
Москва

## О ВЛИЯНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ И РОСТОВЫХ ВЕЩЕСТВ НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН ТЮЛЬПАНА

М. Г. Николаева, М. В. Разумова

У многих растений недоразвитие зародыша (морфологический покой) может комбинироваться с физиологическим, большей частью глубоким покоем (ясень обыкновенный, бересклет европейский, жешень и др.) [1]. Он определяется присутствием в семенах физиологического механизма торможения прорастания. В этих случаях мы можем говорить о морфофизиологическом покое. Такие семена после периода пребывания в тепле, во время которого происходит доразвитие зародыша, должны подвергаться действию холодной стратификации. Физиологический механизм, тормозящий прорастание семян, устраняется под влиянием пребывания их в течение достаточно длительного времени при температуре 0—10°, однако оптимум обычно находится в пределах от 1 до 7°. Холодная стратификация оказывается эффективной только при условии завершения или хотя бы достаточной продвинутой стадии процесса доразвития зародыша. Гибберелловая кислота, как правило, не способна заменить холодную стратификацию семян, находящихся в глубоком физиологическом покое.

Однако среди растений, семенам которых свойствен морфофизиологический покой, имеются такие, которые требуют для прорастания лишь холодной стратификации. К таким растениям, в частности, относятся некоторые зонтичные [2, 3]. До последнего времени эта особенность не привлекала внимания исследователей, хотя уже из данных Стокса [3] было ясно, что доразвитие зародыша в семенах, например борщевика, успешно проходит при 2° и невозможно при 15°.

Вопрос об условиях доразвития зародыша и нарушения физиологического покоя семян исследовался нами на семенах тюльпана (*Tulipa tarda*). Этот объект очень удобен для работы, так как семена прозрачны, что позволяет наблюдать за ростом зародыша.

Семена тюльпана стратифицировали в чашках Петри (по 25 в трех повторностях) при различной температуре (0—3, 5—7, 9—10 и 18—20°). В одних вариантах стратификацию проводили без обработки, в других семена предварительно намачивали в течение двух дней в растворах гиббереллина (ГК, 5·10<sup>-2</sup>%), кинетина (К, 5·10<sup>-2</sup>%) и β-индолилуксусной кислоты (ИУК, 10<sup>-4</sup> и 10<sup>-2</sup>%). Кроме того, было испытано совместное действие ГК и К; в этом случае семена находились сначала два дня в ГК, затем столько же времени в К. В течение опыта периодически проводили промеры зародышей и регистрировали ход прорастания семян.

Из рис. 1, где показан рост зародышей в семенах при разной температуре, видно, что доразвитие их возможно лишь при температуре 0—10°, при этом оно идет несколько энергичнее в условиях 9—10°. Обработка ГК, К и даже совместное действие ГК и К не стимулируют развития зародыша. Обработка ИУК также не влияла на этот процесс. При 18—20° зародыши практически не способны тронуться в рост даже под влиянием обработки ГК и К.

После того как зародыши достигнут полного развития и заполнят в длину всю полость семени, начинается прорастание (рис. 2). Оптимальная температура подготовки семян к прорастанию — 0—3°. Повышение температуры до 5—7° резко задерживает начало и уменьшает процент прорастания. При 9—10° и выше прорастание не наблюдается. Так же как на доразвитие зародыша, ГК и ИУК не оказывают никакого действия и на прорастание семян. Вместе с этим замачивание семян в растворах К и особенно ГК и К несколько повысило темпы прорастания.

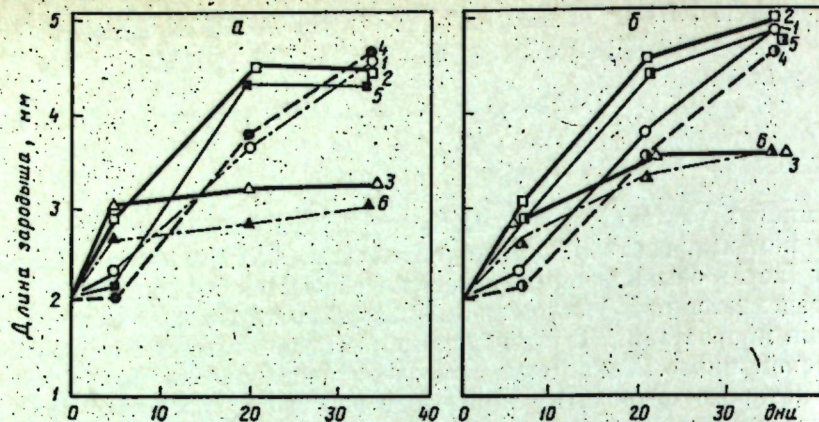


Рис. 1. Рост зародышей внутри семян тюльпана тарда

Опыт первый. а — различия температура стратификации + ГК ( $5 \cdot 10^{-2}$  %); 1—3 — вода (контроль); 4—6 — ГК; температура: 1, 4—0—3°, 2, 5—9—10°, 3, 6 — 18—20°.

Опыт второй. б — различия температура стратификации + совместное действие ГК ( $5 \cdot 10^{-2}$  %) и К ( $5 \cdot 10^{-2}$  %); 1—3 — вода (контроль); 4—6 — ГК + К; температура: 1, 4 — 0—3°, 2, 5 — 9—10°, 3, 6 — 18—20°.

Необходимость холодной стратификации для прорастания свидетельствует о том, что у семян тюльпана этот процесс тормозится физиологическим механизмом. Судя по отсутствию реакции на гиббереллин, мы имеем здесь дело с глубоким физиологическим покоем. Большой интерес представляет факт некоторой стимуляции прорастания кинетином. Необходимость холодной стратификации для доразвития зародыша внутри семени позволяет предположить, что у тюльпана и некоторых других видов этот процесс тормозится тем же физиологическим механизмом, что и процесс прорастания. Отсутствие влияния ГК говорит о том, что и в данном случае мы имеем дело с достаточно сильным механизмом торможения доразвития и можно говорить о глубоком физиологическом покое процесса доразвития зародыша.

Природа физиологического торможения прорастания до настоящего времени не вполне ясна. Наиболее распространено представление, что сущность его состоит в неблагоприятном соотношении ингибиторов и стимуляторов роста [4—6]. В качестве ингибиторов называют обычно абсцизовую кислоту. Согласно некоторым данным [7, 8], немалую роль в механизме торможения играет и другой фитогормон —  $\beta$ -индолилуксусная кислота. Холодная стратификация приводит к снижению содержания этих веществ. На примере клепа татарского было показано, что накопление

таких гормонов происходит еще в процессе созревания [9]. Легко допустить, что торможение доразвития зародыша имеет ту же природу, что и торможение прорастания. Факт торможения доразвития зародыша представляет большой интерес и заслуживает дальнейшего изучения.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. М. М. Лодкина. 1966. Развитие зародыша бересклета европейского *Euonymus europaeus* L. в период стратификации семян. — Бот. журн., 51, № 5, 649.
2. М. Г. Николаева. 1950. Физиологическое изучение покоя и прорастания семян *Ferula* L. — Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 4, вып. 7, 78.
3. P. Stokes. 1953. A physiological study of embryo development in *Heraclium sphondylium* L. III. The effect of temperature on metabolism. — Ann. Bot., N. S., 17, N 65, 157.
4. М. Г. Николаева. 1964. Физиология глубокого покоя семян и значение температуры и аэрации для его преодоления. — В кн. «Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений». М., «Наука», стр. 126.
5. М. Г. Николаева. 1967. Физиология глубокого покоя семян. Л., «Наука».
6. P. F. Wareing. 1965. Endogenous inhibitors of seed germination and dormancy. — Encycl. Plant. Physiol., 15, 909.
7. М. Г. Николаева, Т. В. Далецкая. 1963. Изучение физиологически активных веществ покоящихся семян. — Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 4, вып. 16, 49.
8. М. Г. Николаева, Т. В. Далецкая, Е. Н. Полякова. 1969. О гормональной природе глубокого покоя семян (изучение роли  $\beta$ -индолилуксусной кислоты в покое семян). — В сб. «Биохимия иммунитета и покоя растений». М., «Наука», стр. 206.
9. М. Г. Николаева, Е. Н. Полякова. 1971. Способность к прорастанию семян клепа татарского в зависимости от степени зрелости и содержания в них физиологически активных веществ. — В сб. «Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции». Новосибирск, «Наука».

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова Академии наук СССР  
Ленинград

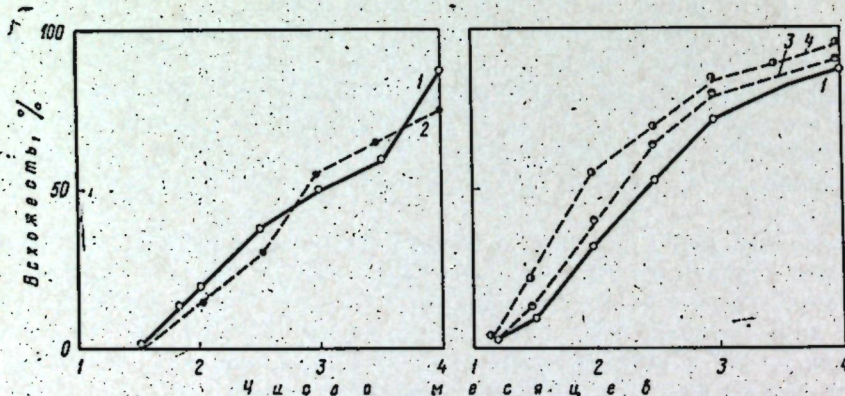


Рис. 2. Прорастание семян тюльпана тарда при температуре стратификации 0—3°  
1 — контроль (вода); 2 — ГК ( $5 \cdot 10^{-2}$  %); 3 — К ( $5 \cdot 10^{-2}$  %); 4 — ГК ( $5 \cdot 10^{-2}$  %) + К ( $5 \cdot 10^{-2}$  %)

## ПРИМЕНЕНИЕ ЛАБОРАТОРНОГО ВОЗДУШНОГО СЕПАРАТОРА ДЛЯ ОЧИСТКИ СЕМЯН

Г. С. Горшков, Т. Г. Буч

Ботанические сады ведут большую работу по комплектованию и пополнению коллекций живых растений, в частности, путем традиционного обмена семенами с советскими и зарубежными ботаническими садами и получения семян от экспедиций и от ботаников, командируемых в важнейшие флористические районы страны. Один только Главный ботанический сад АН СССР в порядке ежегодно получает и отправляет десятки тысяч образцов семян. Во многих случаях получаемые пакетные образцы содержат недоброкачественные семена, сильно загрязненные органическим и мертвым сором. Семенные лаборатории ботанических садов имеют дело преимущественно с небольшими коллекционными количествами семян, собранных на экспозиционных участках и непосредственно в природе. Все это вынуждает прибегать к ручной обработке (очистке) мелких образцов семян. Ежегодно только в Отделе мобилизации растительных ресурсов Главного ботанического сада АН СССР очищается таким способом до 5 тыс. образцов семян. Работа эта трудоемка, утомительна для глаз и иногда опасна для здоровья.

В лаборатории семеноведения и стандартизации Всесоюзного института кормов им. В. Р. Вильямса для определения чистоты семян злаковых и бобовых трав применяются опытный образец воздушного сепаратора, комплекты малогабаритных сит и электромагнитный вибратор РКФ-1 с усовершенствованным подвижным прижимным устройством (рисунок).

По инициативе академика Н. В. Цицина и доктора сельскохозяйственных наук М. А. Филимонова Отдел мобилизации Главного ботанического сада АН СССР и лаборатория семеноведения Института кормов провели совместную работу по испытанию лабораторного воздушного сепаратора для обработки небольших семенных партий разнообразных, преимущественно дикорастущих и интродуцированных растений.

Лабораторный сепаратор — настольный прибор, 40 см длины, 30 см ширины, 75 см высоты, вес 14 кг. Основные детали прибора следующие: вентилятор с мотором; вариатор напряжения электрического тока; пневмосепарирующий канал; ротаметр (градированная стеклянная конусовидная трубка с поплавком для измерения расхода и скорости воздуха)<sup>1</sup>;

<sup>1</sup> Идея использования ротаметра на установках, разделяющих семена или другие сыпучие материалы потоком воздуха, принадлежит сотрудникам Всесоюзного института механизации А. С. Матвееву и Н. Н. Ульриху.

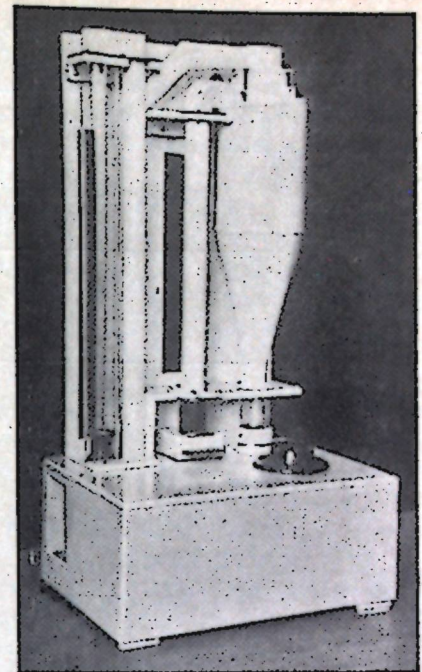
циклон-осадитель компонентов; стакан с сетчатым дном для обрабатываемых семян и приемный стакан для выделенных из образца компонентов. Оба стакана сделаны из прозрачного плексигласа, что позволяет следить за ходом очистки семян. Сепарация семян происходит в результате продувания через них воздуха. Компоненты семенного материала, находящиеся под действием воздушного потока во взвешенном состоянии, распределяются в рабочем канале по парусности. При постепенном увеличении силы воздушного потока различные части очищаемого образца после достижения характерной для них скорости витания выносятся из верхней части рабочего канала в циклон, где после погашения скорости оседают в приемный стакан.

Регулирование скорости воздушного потока осуществляется путем изменения вариатором напряжения электрического тока, подаваемого на мотор вентилятора. Изменение скорости воздушного потока в приборе и ее поддержание на необходимом уровне контролируется высотой подъема поплавка ротаметра. Специальный эбонитовый или металлический поплавок поддерживается внутри трубки на определенной заданной высоте потоком воздуха, проходящим через трубку снизу вверх. Ротаметр позволяет точно и в широком диапазоне регулировать сепарацию семян, давая возможность неоднократно воспроизводить оптимальные режимы работы прибора для различного семенного материала.

Опыты проводили по следующей схеме. Каждый образец (метелки, соцветия, корзинки и т. д.) размельчали, обмолачивали вручную и делили на две равные части. Часть образца очищали вручную в Главном ботаническом саду, другую — приборами в Институте кормов. В лаборатории семеноведения Института кормов перед очисткой каждого образца экспериментально подбирали режим работы прибора, номера сит и очередность использования приборов.

Сравнительные данные по затрате времени при ручной и механизированной очистке семян (в мин.) приведены ниже.

|  | Очистка |                  |   | Очистка |                  |
|--|---------|------------------|---|---------|------------------|
|  | ручная  | механизированная |   | ручная  | механизированная |
| <i>Allium olearaceum</i> L. . . . .              | 100     | 6                | <i>Phlomis tuberosa</i> L. . . . .                  | 15      | 11               |
| <i>Anthericum liliago</i> L. . . . .             | 35      | 15               | <i>Poa pratensis</i> L. . . . .                     | 45      | 13               |
| <i>Arenaria polaris</i> Schischk . . . . .       | 80      | 12               | <i>Pyrethrum subcorymbosum</i><br>Schur. . . . .    | 25      | 2                |
| <i>Bupleurum aureum</i> Fisch. . . . .           | 25      | 4                | <i>Salvia tesquicola</i> Klok.<br>et Pobed. . . . . | 15      | 7                |
| <i>Carliravulgaris</i> L. . . . .                | 35      | 19               | <i>Sedum purpureum</i> (L.)<br>Schult. . . . .      | 20      | 13               |
| <i>Centaurea phrygia</i> L. . . . .              | 45      | 5                | <i>Valeriana stolonifera</i><br>Czern. . . . .      | 75      | 6                |
| <i>Doronicum austriacum</i><br>Jacq. . . . .     | 75      | 1                | <i>Veronica incana</i> L. . . . .                   | 20      | 10               |
| <i>Hieracium lugdunense</i><br>Rouy . . . . .    | 120     | 8                | <i>Viscaria vulgaris</i> Roehl. . . . .             | 70      | 7                |
| <i>Leonurus heterophyllus</i><br>Sweet . . . . . | 25      | 11               |   |         |                  |



Лабораторный воздушный сепаратор конструкции Всесоюзного института кормов



Исследование характера прорастания семян, разделенных воздушным сепаратором на фракции (*Poa pratensis*, *Carlina vulgaris*, *Sedum purpureum*, *Salvia tesquicola*, *Valeriana stolonifera*), показало, что этот прибор может быть использован и при определении доброкачественности фракций по степени выполненности (таблица).

Прорастание семян (по фракциям) после деления на воздушном сепараторе

| Вид                                      | Фракция по парусности | Энергия прорастания, % (за 7 дней) | Всхожесть, % |
|--|-----------------------|------------------------------------|--------------|
| <i>Poa pratensis</i> L.                  | I                     | 32                                 | 66           |
|  | II                    | 42                                 | 86           |
|  | III                   | 70                                 | 97           |
| <i>Carlina vulgaris</i> L.               | I                     | 26                                 | 98           |
|  | II                    | 48                                 | 100          |
|  | III                   | 90                                 | 100          |
| <i>Sedum purpureum</i> (L.) Schult.      | I                     | 90                                 | 93           |
|  | II                    | 93                                 | 93           |
|  | III                   | 100                                | 100          |
| <i>Salvia tesquicola</i> Klok. et Pobed. | I                     | 0                                  | 0            |
|  | II                    | 0                                  | 0            |
|  | III                   | 40                                 | 65           |
| <i>Valeriana stolonifera</i> Czern.      | I                     | 0                                  | 0            |
|  | II                    | 10                                 | 13           |
|  | III                   | 49                                 | 69           |

Из данных таблицы видно, что, например у *Salvia tesquicola* и *Valeriana stolonifera*, нормальную всхожесть дает только третья (тяжелая) фракция. Визуально семена всех трех фракций одинаковы. Однако у первой (самой легкой) и второй фракций энергия прорастания и всхожесть практически равны нулю. Семена *Salvia tesquicola* прорастали при температуре 20—40°, *Valeriana stolonifera* и все остальные — при 20—30°.

Опытный воздушный сепаратор конструкции лаборатории семеноведения и стандартизации Всесоюзного института кормов им. Вильямса целесообразно ввести в практику работы семенных лабораторий ботанических садов.

Главный ботанический сад  
Академии наук СССР  
Всесоюзный институт кормов им. В. Р. Вильямса  
Москва

## ДИКОРАСТУЩИЕ ЗЛАКИ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАМЧАТСКОЙ ОБЛАСТИ И ИХ СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

В. П. Селедец

Биологические свойства семян дикорастущих злаков и запасы их в природе изучались нами в связи с разработкой ассортимента трав для создания дерновых покрытий, особенно на территориях, подверженных эрозии, применительно к условиям Корякского национального округа (северная часть Камчатской обл.). При естественном зарастании осыпей, обнажений и других эрозионных местообитаний преобладающими видами пионерных группировок здесь обычно бывают *Agrostis scabra* Willd., *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Arctophila fulva* (Trin.) Anders., *Festuca altaica* Trin., *F. rubra* L., *Helictotrichon dahuricum* (Kom.) Kitagawa, *Hierochloë alpina* (Liljebl.) Roem. et Schult., *Poa alpigena* (Fries) Lindm., *P. glauca* Vahl и *Zerna pumpelliana* (Scribn.) Tzvel.

Опыт выращивания этих видов в Ботаническом саду Дальневосточного научного центра АН СССР (Владивосток) в 1969—1972 гг. позволяет сделать предварительный вывод о перспективности введения их в культуру при условии обеспеченности семенным материалом. Богатым источником семян могут служить природные растительные сообщества.

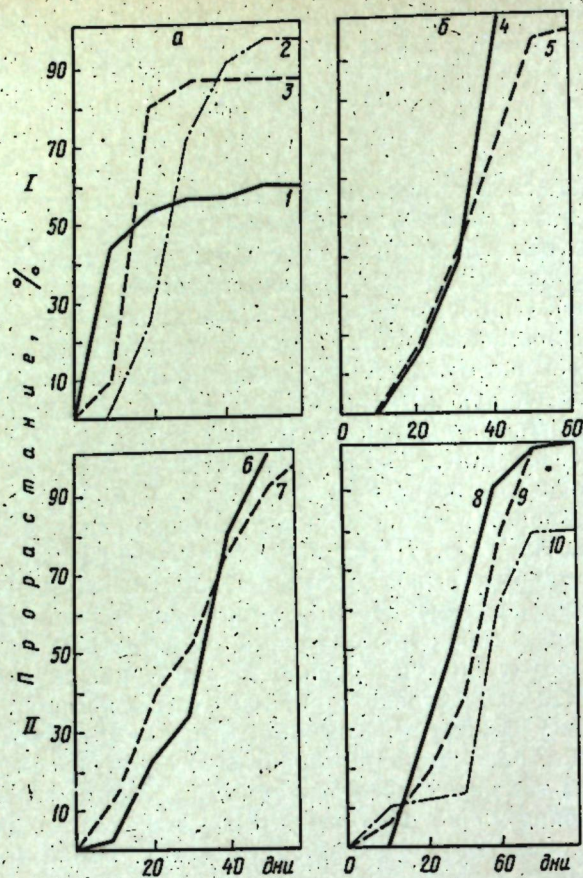
Семенную продуктивность и урожай семян злаков определяли в естественных сообществах Олюторского района Камчатской обл. в августе-сентябре 1970 г. (пос. Тилички, Хаилино, Высокие Пахачи). Пробные площади 100 × 100 м<sup>2</sup> закладывали в границах, характерных для изучаемых видов ценозов на типичных местообитаниях. Для определения урожая семян внутри пробной площади проводили по диагонали один трансект или несколько параллельных на равных расстояниях. Вдоль трансектов выделяли по 30 учетных метровых площадок, равномерно распределенных по пробной площади. Семена собирали, как правило, в стадии полной спелости. Средняя семенная продуктивность и вес тысячи семян определяли по общепринятой методике [1—3]. На основании проведенных подсчетов определяли урожай семян и семенную продуктивность (таблица).

Наибольший урожай (14 г с 1 м<sup>2</sup>) получен у *Zerna pumpelliana*. Высокий урожай дают другие виды злаков с крупными семенами (*Festuca rubra*, *F. altaica*). Однако и у мелкосемянных злаков может быть собран высокий

Урожай семян (зерновок) и семенная продуктивность злаков

| Вид                                       | Вес 1000 семян, г | Урожай семян с 1 м <sup>2</sup> , г | Число репродуктивных побегов | Число цветков* | Вес семян, г* | Число семян* |
|---|-------------------|-------------------------------------|------------------------------|----------------|---------------|--------------|
| <i>Agrostis scabra</i> . . . . .          | 0,06              | 3,57                                | 354,5                        | 110,5          | 0,10          | 15 384,9     |
| <i>Arctagrostis latifolia</i> . . . . .   | 0,24              | 0,27                                | 7,4                          | 75,0           | 0,04          | 166,7        |
| <i>Arctophila fulva</i> . . . . .         | 0,18              | 0,89                                | 55,8                         | 89,1           | 0,15          | 833,4        |
| <i>Festuca altaica</i> . . . . .          | 1,26              | 0,28                                | 10,0                         | 51,5           | 0,03          | 23,8         |
| <i>F. rubra</i> . . . . .                 | 0,90              | 1,00                                | 13,0                         | 137,5          | 0,08          | 88,9         |
| <i>Helictotrichon dahuricum</i> . . . . . | 1,90              | 0,20                                | 36,0                         | 77,0           | 0,01          | 3,0          |
| <i>Hierochloë alpina</i> . . . . .        | 0,36              | 0,40                                | 48,0                         | 12,5           | 0,01          | 11,7         |
| <i>Poa alpigena</i> . . . . .             | 0,26              | 1,40                                | 100,0                        | 342,0          | 0,01          | 42,3         |
| <i>P. glauca</i> . . . . .                | 0,16              | 0,23                                | 13,2                         | 111,3          | 0,02          | 105,6        |
| <i>Zerna pumpelliana</i> . . . . .        | 3,76              | 14,00                               | 54,0                         | 77,0           | 0,26          | 69,2         |

\* В расчете на один репродуктивный побег.



Прорастание семян разных видов

Семена: I — крупные, II — мелкие.

а — виды пионерных группировок; б — виды сформировавшихся ценозов.

1 — *Festuca rubra*; 2 — *F. altaica*; 3 — *Hierochloë alpina*; 4 — *Helictotrichon dahuricum*; 5 — *Zerna pumpelliana*; 6 — *Agrostis scabra*; 7 — *Poa glauca*; 8 — *Arctagrostis latifolia*; 9 — *Arctophila fulva*; 10 — *Poa alpigena*

урожаем семян, если они образуют травостой с большим числом репродуктивных побегов. Так, *Agrostis scabra* производит 54 900 семян (3,57 г) на 1 м<sup>2</sup>.

Анализ данных таблицы показывает, что виды злаков с крупными семенами в весовом отношении значительно продуктивнее злаков с мелкими семенами, но число семян на один побег у последних значительно больше. Можно было бы ожидать, что при прочих равных условиях предпочтение следует отдать мелкосемянным злакам. Однако посевные качества крупных семян (рисунок, I) значительно выше, чем у мелких (рисунок, II). Крупные семена быстро прорастают в первые три декады, а у мелких семян прорастание сильно замедленно и растянуто. Практически все жизнеспособные крупные семена прорастают через 20 дней, а мелкие — через 60.

Наряду с размерами семян на их биологические свойства существенное влияние оказывает эколого-ценотическая приуроченность вида. Так, среди крупносемянных злаков значительно быстрее прорастают семена *Festuca rubra*, *F. altaica* и *Hierochloë alpina*, обитающих на прибрежных отмелях, каменистых россыпях, песчаных, глинистых и щебнистых обнажениях с фрагментарным несформировавшимся растительным покровом пионерного характера (рисунок, а). У типичных луговых видов прорастание семян замедленно (рисунок, б). У первых к концу третьей декады проросло до

86,7% семян, а у вторых — не более 38,0. Такая же закономерность наблюдается и у мелкосемянных злаков.

Различия в ходе прорастания семян можно объяснить экологическими условиями. Пионерные группировки характеризуются сильно разреженным травостоем, отсутствием сплошного задернения и мертвого покрова в виде опада, отмерших надземных частей растений и т. п. Весной, сразу же после таяния снега, почва здесь начинает быстро прогреваться, что стимулирует прорастание семян в сжатые сроки. Виды сформировавшихся ценозов характеризуются медленным прорастанием семян. В природе такое прорастание связано с тем, что густой травостой задерживает здесь таяние снега. Надземная растительная масса, мертвый покров в виде опада препятствуют прогреванию почвы и задерживают прорастание семян. Биологические свойства семян сохраняют соответствие природной обстановке и в лабораторных условиях, когда различия естественных местообитаний сняты.

Всхожесть и жизнеспособность семян определялись общепринятыми методами [4—6] в апреле-мае, после семи-восьми месяцев сухого хранения. Одновременно семена были высеяны на коллекционном участке Ботанического сада. Период прорастания составил 40—60 дней, что согласуется с данными А. П. Степенко по прорастанию семян злаков из высокогорий Памира [7]. Всхожесть семян в наших опытах высока, почти все семена относятся к первой группе и только *Festuca rubra* — ко второй.

По ритму прорастания изученные нами семена разделяются на три группы: быстропрастающие (половина семян прорастает к концу второй декады — см. рисунок, 1, 3); среднепростающие (половина семян прорастает к концу третьей декады — см. рисунок, 2, 7, 8); позднопростающие (половина семян прорастает только к концу четвертой декады — см. рисунок 4—6, 9, 10).

Для семян первой группы характерны пульсирующие колебания энергии прорастания и всхожести. Подобное явление отмечено у сибирских видов рода *Poa* L. [8]. Оно характерно для прохождения семенами послеплодного дозревания в лабораторных условиях. Мы наблюдали это также у *Agrostis scabra*, *Poa glauca* и *P. alpigena* (см. рисунок, 6, 7, 10).

Можно предполагать, что семена природных ценозов и в количественном и в качественном отношении являются подходящим материалом для создания дерновых покрытий на откосах, инженерных выемках, склонах, подверженных эрозии, и т. д. При сборе семян в естественных ценозах предпочтение следует отдавать видам с крупными семенами, образующим пионерные группировки на осыпях и обнажениях, а также различных нарушенных местообитаниях (*Festuca rubra*, *F. altaica*, *Hierochloë alpina*). Из мелкосемянных злаков также предпочтительнее пионерные виды (*Agrostis scabra*, *Poa glauca*). Семена пионерных видов обладают высокими посевными качествами и не нуждаются в предпосевной обработке. Виды сформировавшихся ценозов, напротив, характеризуются замедленным прорастанием семян.

Очередной задачей является разработка методов стимулирования прорастания.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Т. А. Работнов. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 3 (геоботаника), вып. 6.
2. Т. А. Работнов. 1960. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. — В кн. «Полевая геоботаника», т. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР.
3. А. О. Джалилова. 1971. Особенности размножения и возобновления основных компонентов мелкозлаково-разнотравного сообщества. — Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 3 (геоботаника), вып. 18.
4. Международные правила определения качества семян. 1969. М., «Колос».

5. М. К. Фирсова. 1969. Семенной контроль. М., «Колос».
6. Б. Л. Исаченко. 1929. Сборник правил и методов испытания качества семян за границей. Л., изд. Главного ботанического сада СССР.
7. А. П. Стешенко. Биология свежесобранных семян у растений высокогорий Памира. — Бот. журн., 48, № 7.
8. Е. Я. Мирошниченко. 1968. Всхожесть семян некоторых видов мятлики *Roa L.* в связи с периодом покоя. — В кн. «Интродукция декоративных растений для цветников и газонов Сибири». Новосибирск, «Наука».

Ботанический сад  
Дальневосточного научного центра  
Академии наук СССР  
Владивосток

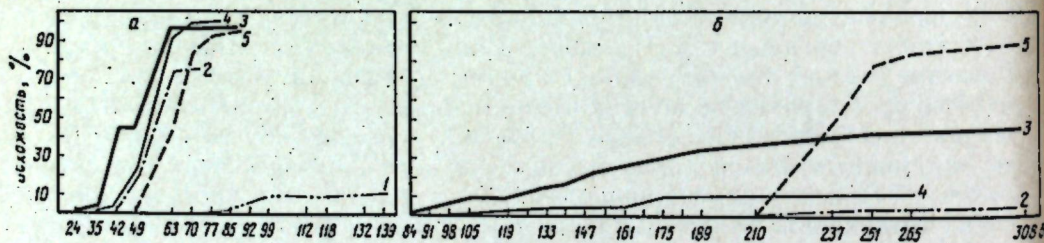
## О ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН *FRITILLARIA LUTEA* MILL. И *F. RUTHENICA* WIKSTR.

В. М. Двораковская

При изучении прорастания семян некоторых видов *Fritillaria* в условиях открытого грунта в Москве было замечено, что высокогорные кавказские виды *F. lutea* Mill. и *F. latifolia* Willd. отличались сравнительно низкой всхожестью и их зародыш перед уходом под снег был менее развит, чем у других видов<sup>1</sup>. Для выяснения причин этого явления мы решили сравнить прорастание одного из высокогорных видов — *F. lutea* и равнинного вида — *F. ruthenica* Wikstr. в одинаковых лабораторных условиях.

Проращивание производилось при разных температурных режимах: 0—1, 3—5, 6—8, 9—11, 15—20° (комнатная) с последующим выдерживанием их при температуре 0—1°.

При температуре 0—1° зародыш у *F. lutea* вообще не развивается, а у *F. ruthenica* всхожесть составляет 7—8% (рисунок); прорастание начинается на 77—95-й и кончается на 115—120-й день.



Динамика прорастания семян

а — *Fritillaria ruthenica*; б — *F. lutea*; температура прорастания (°C): 1 — 0—1; 2 — 3—5; 3 — 6—8; 4 — 9—11; 5 — после переноса из температуры 15—20° в условия 0—1°

В условиях 3—5° зародыш *F. lutea* развивается у 1—2% семян, и они прорастают на 230—244-й день. У *F. ruthenica* при этой температуре всхожесть составляла 67—83%, прорастание начиналось на 52—74-й, заканчивалось на 71—85-й день.

При температуре 6—8° у некоторых семян *F. lutea* зародыш заполняет полость эндосперма на 46—52-й день. Они начинают прорастать на 82—100-й день и кончают на 296—320-й; всхожесть составляет 41—45%. В се-

<sup>1</sup> См.: В. М. Двораковская. О прорастании семян некоторых видов *Fritillaria*. — Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 75, 1969.

менах *F. ruthenica* при этой температуре зародыш заполняет полость эндосперма на 22—26-й день; прорастание начинается на 32—38-й и кончается на 99—104-й день; всхожесть была 96—100%.

Температура 9—11° обусловила формирование зародыша в семенах *F. lutea* на 46—52-й день, первые проросшие семена появляются на 115—123-й день, заканчивается прорастание на 234—240-й день. Всхожесть составляет 9—11%. В семенах *F. ruthenica* в этих же температурных условиях зародыш заполняет полость эндосперма на 22—26-й день, прорастание начинается на 40—44-й, заканчивается на 74—80-й день; всхожесть равна 100%.

При температуре 15—20° зародыш в семенах *F. lutea* заполняет полость эндосперма на 75—81-й день, но семена не прорастают. Только после снижения температуры до 0—1° всхожесть составляет 84—88%, и на 230—244-й день от начала опыта начинается прорастание, которое заканчивается на 300—316-й день. У *F. ruthenica* при температуре 15—20° зародыш заполняет полость в эндосперме на 40—45-й день, но прорастание происходит только после переноса семян в условия температуры 0—1° на 60—63-й день от начала опыта, заканчивается оно на 98—100-й день. Всхожесть равна 88—90%.

Опыт показал, что оптимальная температура прорастания семян *F. ruthenica* 6—11°, тогда как у *F. lutea* оптимальным температурным режимом является выдерживание их при комнатной температуре, а затем при 0—1°. Таким образом, низкая грунтовая всхожесть кавказского высокогорного вида *F. lutea* объясняется тем, что семена этого вида прорастают в более узком диапазоне температур, чем семена равнинного *F. ruthenica*, и процесс прорастания их растянут.

Главный ботанический сад  
Академии наук СССР

# ЗЕЛЕНОЕ СТРОИТЕЛЬСТВО

★

## О ВЫРАЩИВАНИИ МНОГОЛЕТНИХ ФЛОКСОВ В СИБИРИ И НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

П. Г. Гаганов

Ассортимент цветочных растений в Сибири и на Дальнем Востоке очень ограничен, и внедрение в культуру многолетних флоксов в населенных пунктах этих обширных территорий весьма желательно. Для этого начиная с 1952 г. автором были разосланы корневища и семена разных сортов флоксов отдельным организациям и любителям-цветоводам Сибири (около 60 адресатов). На основании обобщения материалов, накопившихся за 15 лет, а также литературных источников, приводим предварительные выводы о возможности выращивания флоксов в Сибири и на Дальнем Востоке.

Перезимовку флоксов обеспечивает высокий снеговой покров, поэтому для их культивирования решающее значение имеет здесь зимний период, особенно осень и начало зимы [1] (табл. 1). Из данных табл. 1 видно, что на восток от оз. Байкал снеговой покров значительно ниже, чем на запад от него. Так, в феврале в Улан-Удэ, Чите, Хабаровске, Владивостоке высота снега бывает около 6—11 см при морозах до  $-48^{\circ}$ , а в Иркутске, Красноярске, Кемерове, Томске — от 36 до 54 см при температуре от  $-38$  до  $-41^{\circ}$ .

Однако средние многолетние данные не могут определять возможность стабильного произрастания флоксов в течение многих лет. Бывают зимы, когда наблюдаются очень сильные морозы при незначительной высоте снегового покрова. В частности, такой суровой была зима 1968/69 г., когда флоксы, как и многие другие многолетники, сильно пострадали. До этой зимы флоксы во многих местах по несколько лет подряд зимовали, развивались и хорошо цвели.

Для характеристики этой суровой зимы нами, на основании климатических ежегодников Гидрометеослужбы СССР [1], составлена сводка среднемесячной и минимальной температуры воздуха, температуры почвы на глубине 20 см и высоты снегового покрова за ноябрь, январь и февраль (табл. 2).

Как видно из данных табл. 2, наиболее суровые условия для перезимовки растений сложились на восток от оз. Байкал. Например, в Хабаровске и Владивостоке снега было 5—10 см, а местами 0—3 см при морозах от  $-25$  до  $-32^{\circ}$ . В Чите мороз доходил до  $-47^{\circ}$  при высоте снега 9 см. Суровой была эта зима и в Иркутске. Более мягкая зима наблюдалась в Томской и Кемеровской обл., в некоторых районах Алтайского края и Восточно-Казахстанской обл.: здесь высота снега достигала 70—100 см при морозах

Таблица 1

Среднемесячные и средние из абсолютных минимумов температуры воздуха ( $^{\circ}\text{C}$ ) и высота снегового покрова за многолетний период

| Город                          | Ноябрь                     |                    |                               | Январь                     |                    |                             | Февраль                    |                    |                               |
|--------------------------------|----------------------------|--------------------|-------------------------------|----------------------------|--------------------|-----------------------------|----------------------------|--------------------|-------------------------------|
|                                | среднемесячная температура | абсолютный минимум | высота снега в III декаде, см | среднемесячная температура | абсолютный минимум | высота снега в I декаде, см | среднемесячная температура | абсолютный минимум | высота снега в III декаде, см |
| Москва . . . . .               | - 2,2                      | -15,0              | 5                             | -10,2                      | -28,0              | 20                          | - 9,6                      | -26,0              | 41                            |
| Тюмень . . . . .               | - 7,4                      | -27,0              | 10                            | -17,0                      | -38,0              | 23                          | -15,6                      | -36,0              | 52                            |
| Омск . . . . .                 | - 8,7                      | -26,0              | 7                             | -19,3                      | -37,0              | 17                          | -18,0                      | -35,0              | 23                            |
| Томск . . . . .                | -10,0                      | -31,0              | 21                            | -19,4                      | -41,0              | 40                          | -16,8                      | -36,0              | 54                            |
| Новосибирск . . . . .          | - 9,5                      | -29,0              | 12                            | -19,5                      | -40,0              | 23                          | -17,4                      | -35,0              | 32                            |
| Барнаул . . . . .              | - 8,0                      | -28,0              | 12                            | -17,8                      | -38,0              | 24                          | -16,2                      | -35,0              | 29                            |
| Кемерово . . . . .             | -10,0                      | -28,0              | 15                            | -18,5                      | -40,0              | 35                          | -16,2                      | -36,0              | 46                            |
| Красноярск . . . . .           | -10,0                      | -26,0              | 16                            | -18,0                      | -37,0              | 29                          | -15,9                      | -31,0              | 36                            |
| Иркутск . . . . .              | -12,0                      | -30,0              | 15                            | -21,0                      | -38,0              | 29                          | -19,5                      | -35,0              | 37                            |
| Улан-Удэ . . . . .             | -13,2                      | -29,0              | 7                             | -27,5                      | -48,0              | 13                          | -23,5                      | -39,0              | 11                            |
| Чита . . . . .                 | -14,8                      | -34,0              | 6                             | -27,7                      | -44,0              | 9                           | -23,2                      | -42,0              | 9                             |
| Благовещенск . . . . .         | -11,5                      | -26,2              | 9                             | -24,8                      | -36,7              | 15                          | -18,6                      | -32,9              | 18                            |
| Хабаровск . . . . .            | - 8,1                      | -22,2              | 4                             | -22,3                      | -34,4              | 10                          | -17,2                      | -30,8              | 10                            |
| Комсомольск-на-Амуре . . . . . | -10,7                      | -27,9              | 9                             | -25,6                      | -40,7              | 20                          | -20,3                      | -37,8              | 22                            |
| Владивосток . . . . .          | - 1,0                      | -13,6              | 2                             | -14,0                      | -25,3              | 5                           | -10,0                      | -22,6              | 6                             |
| Южно-Сахалинск . . . . .       | - 2,2                      | -17,0              | 7                             | -13,8                      | -30,0              | 28                          | -12,3                      | -29,0              | 72                            |

до  $-48^{\circ}$ , но температура почвы на глубине 20 см не опускалась ниже  $-5$ ,  $-6^{\circ}$ .

Корневища и почки возобновления у флоксов располагаются на глубине 3—5 см от поверхности почвы, хотя корни уходят на глубину до 20 см. Поэтому очень важно знать температуру почвы на глубине 5 см.

Анализ данных температуры почвы на глубине 5 и 20 см на некоторых метеостанциях Сибири (Омск, Красноярск и др.) показывает, что на глубине 5 см температура примерно на  $1-3^{\circ}$  ниже, чем на глубине 20 см. При этом разница  $1-2^{\circ}$  относится к пунктам (или годам) со снежным покровом, превышающим 30—40 см, а разница в  $3^{\circ}$  — к пунктам, где высота этого покрова меньше 25 см.

На основании сведений, полученных от организаций и отдельных цветоводов-любителей, приводим данные о перезимовке сортов флоксов нашей (П. Г. Гаганова) селекции в некоторых городах Сибири до и после зимы 1968/69 г.

В Тюмени флоксы выращиваются с 1956 г. и в обычные зимы сохраняются на 70—80%. Особенно сильный выпад их в 1968/69 г. наблюдался в Городском саду и в питомнике декоративных растений. На заводах и у любителей, где посадки были защищены заборами и накапливалось больше снега, по сообщению Алешечкиной (Городское отделение Всероссийского общества охраны природы), флоксы пострадали меньше.

В Новосибирске с 1956 г. у цветоводов-любителей обычно сохранялось от 50 до 90% растений. В Центральном Сибирском ботаническом саду АН СССР до 1968 г. ввиду частых пересадок наблюдался значительный выпад флоксов, но в зиму 1968/69 г. сохранилось 90% растений. Из 732 благополучно перезимовавших сеянцев отобрано несколько перспективных. Растения под зиму укрывают торфом, листьями или хвоей. Стебли до весны не

обрезают. У Ф. И. Татарникова с 1956 г. сохранились все флоксы; они растут на защищенном участке, где скапливается больше снега; стебли и здесь осенью не обрезают.

В Барнауле у многих любителей флоксы с 1957 г. хорошо росли и цвели; в защищенных местах они благополучно перенесли суровую зиму.

В Томске и Томской обл. сохранилось от 50 до 80% растений флоксов и в суровую зиму наблюдался очень небольшой выпад. Особенно интересен опыт В. С. Иноземцева, у которого флоксы растут в пониженной и защищенной части участка, где бывает много снега. Стебли он обрезает весной и после этого укрывает растения пленкой или рамами для защиты от ночных заморозков, которые губят тронувшиеся в рост флоксы. Эту весеннюю защиту он считает главным приемом, обеспечивающим успешное произрастание растений. В Бакcharском опорном пункте Томской сельскохозяйственной опытной станции сохранилось 95% флоксов. Из наших семян здесь выращено много семян, из которых отобрано 76 перспективных.

В Анжеро-Судженске и Новокузнецке укрытые с осени сухими листьями или торфом флоксы хорошо перенесли зиму 1968/69 г. Благополучно перезимовали флоксы и в г. Зыряновске (Восточно-Казахстанской обл.), где высота снега достигала 150 см, а морозы доходили до  $-45^{\circ}$ .

В Красноярске флоксы вымерзли на 80%, а ранее (с 1960 г.) сохранилось от 90 до 100% растений. В Иркутске выпало до 90% растений; снега было очень мало, а температура опускалась до  $-40^{\circ}$ .

В Благовещенске, Владивостоке, Комсомольске-на-Амуре и других пунктах Дальнего Востока флоксы вымерзли почти сплошь, несмотря на укрытие. В Ботаническом саду во Владивостоке сохранились на 50% только семена.

На Сахалине (в Южно-Сахалинске, Корсакове, Углегорске и др.) флоксы хорошо зимуют без всяких укрытий, так как защищены высоким снеговым покровом. Не пострадали они и в зиму 1968/69 г.

В перечисленных пунктах Сибири сохранились в той или иной степени следующие сорта и семена нашей селекции: 'Таня', 'Дымчатый коралл', 'Мичуринец', 'Наташа', 'Аня Гаганова', 'Успех', 'Надежда', 'Арктика', 'Фиосин', 'Виолетта', 'Гранат', 'Садко', 'Добрыня', 'Лада', 'Любаша', 'Агафонч', 'Вечер', 'Именинница', 'Полковник Иванов', 'Первая ласточка', 'Леонид Колесников', 'Руслан', 'Сумрак', 'Степан Разин', 'Феофан

Грек', 'Мценский', 'Святогор', 'Вирсавия', 'Премия', 'Юность', 'Малыш', 'Пламя', 'Рубин', 'Скромная девушка', 'Гончаров', 'Павел Важев', 'Идиллия', 'Людмила', 'Славянка', 'Комсомолка', 'Кончак', 'Ярославна', 'Кутузов', 'Конголезец', 'Валентина Гаганова', 'Девушка Подмосковья', 'Весна', 'Уральские сказки', 'Пугачов', 'Нина', 'Оленька', 'Сказка', 'Улыбка июля', 'Бабушкина радость'.

Абсолютно морозостойких сортов флоксов для Сибири пока нет, но разведение их во многих местах вполне возможно, если соблюдать правильную агротехнику и проводить снегозадержание и утепление посадок с осени. Однако для коренного решения вопроса необходимо создавать местные устойчивые сорта путем гибридизации, отбора наиболее ранних морозостойких сеянцев, последующего скрещивания их между собой. Положительный эффект может быть получен в третьем-четвертом поколении.

По данным И. В. Верещагиной [3], укрытие посадок с флоксами утепляющими материалами слоем 10 см на Алтайской плодово-ягодной опытной станции приводило к значительному повышению температуры почвы в зоне расположения корневищ и почек возобновления. За 12 лет наблюдений разница в температурах почвы между укрытыми и неукрытыми участками доходила до  $10-12^{\circ}$ . Температура почвы на укрытых участках за все годы наблюдений колебалась от  $-3$  до  $-5,5^{\circ}$  и только в особо суровые зимы (1954/55 и 1955/56 гг.) она опускалась до  $-8$ ,  $-10,5^{\circ}$ , в то время как на неукрытых участках она доходила до  $-16,5$ ,  $-17,2^{\circ}$ . Флоксы под укрытием во все годы сохранились на 90-100%, а без укрытия в суровые зимы вымерзали. Лучшими утепляющими материалами оказались солоmistый навоз, лист и хвоя, близкие по своему утепляющему действию. Перегной хорошо утепляет почву до тех пор, пока не промерзнет, а затем теряет это свойство.

И. В. Верещагина считает, что для разных видов флоксов критическими температурами почвы (на глубине 5 см) являются следующие: 1) менее морозостойкие сорта флокса метельчатого (*Ph. paniculata* L.), флокс раздвинутый (*Ph. divaricata* L.) и флоксы Арендса (*Ph. arendsii*) выдерживают температуру до  $-8^{\circ}$  при благоприятной осени; если температура почвы осенью опускается ниже  $-10^{\circ}$ , они полностью вымерзают; 2) флокс шиловидный (*Ph. subulata* L.) и более морозостойчивые сорта флокса метельчатого выдерживают снижение температуры почвы до  $-10^{\circ}$  в течение 20-30 дней

Таблица 2

Климатические данные 1968/69 г. для различных городов \*

| Город                 | Ноябрь   |             |                               |   | Январь      |  |             |
|-----------------------|--|-------------|-------------------------------|---|-------------|--|-------------|
|                       | месячная температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$ |             | высота снега в III декаде, см | месячная температура почвы на глубине 20 см, $^{\circ}\text{C}$ |             | месячная температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$ |             |
|                       | средняя  | минимальная |                               | средняя   | минимальная | средняя  | минимальная |
| Тюмень . . . . .      | -12,0  | -37,7       | 19                            | -1,1  | -2,3        | -27,8  | -43,0       |
| Омск . . . . .        | -13,5  | -38,8       | 19                            | -1,5  | 5,0         | -30,0  | -42,9       |
| Томск . . . . .       | -17,0  | -39,7       | 28                            | 0,2   | —           | -29,5  | -47,5       |
| Новосибирск . . . . . | -14,8  | -36,7       | 16                            | —   | —           | -29,2  | -42,7       |
| Барнаул . . . . .     | -12,3  | -34,9       | 36                            | -1,6  | —           | -29,4  | -43,0       |
| Кемерово . . . . .    | -15,1  | -35,9       | 59                            | 0,3   | —           | -30,4  | -47,9       |
| Красноярск . . . . .  | -13,5  | —           | 11                            | -1,2  | —           | -26,2  | —           |
| Иркутск . . . . .     | -9,9   | -33,1       | 8                             | -2,5  | -4,8        | -27,8  | -38,8       |
| Хабаровск . . . . .   | -5,5   | -25,2       | 10                            | 2,4   | 0,8         | -23,5  | -30,3       |
| Владивосток . . . . . | 0,6  | -15,2       | 0                             | 2,9   | -0,9        | -15,0  | -24,0       |

| Город                 | Январь                      |   |             | Февраль  |             |                               |   |             |
|-----------------------|-----------------------------|---|-------------|--|-------------|-------------------------------|---|-------------|
|                       | высота снега в I декаде, см | месячная температура почвы на глубине 20 см, $^{\circ}\text{C}$ |             | месячная температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$ |             | высота снега в III декаде, см | месячная температура почвы на глубине 20 см, $^{\circ}\text{C}$ |             |
|                       |                             | средняя   | минимальная | средняя  | минимальная |                               | средняя   | минимальная |
| Тюмень . . . . .      | 28                          | -2,6  | 3,6         | -21,1  | -39,3       | 35                            | -3,2  | -3,7        |
| Омск . . . . .        | 42                          | -6,6  | -9,1        | -25,3  | -42,6       | 49                            | -7,6  | -9,3        |
| Томск . . . . .       | 53                          | -2,2  | —           | -28,2  | -44,6       | 73                            | -3,4  | —           |
| Новосибирск . . . . . | 32                          | —   | —           | -26,2  | -43,6       | 26                            | —   | —           |
| Барнаул . . . . .     | 53                          | -9,7  | —           | -25,5  | -42,9       | 41                            | -13,3   | —           |
| Кемерово . . . . .    | 95                          | -1,3  | —           | -28,2  | -45,6       | 111                           | -2,5  | —           |
| Красноярск . . . . .  | 28                          | -6,8  | —           | -25,6  | —           | 48                            | —   | —           |
| Иркутск . . . . .     | 19                          | -10,9   | -13,9       | -24,4  | -40,2       | 22                            | -12,1   | -13,6       |
| Хабаровск . . . . .   | 7                           | -10,5   | -14,1       | -21,5  | -30,8       | 5                             | -12,2   | -14,5       |
| Владивосток . . . . . | 0                           | -11,1   | -15,0       | -14,2  | -23,0       | 0                             | -11,1   | -14,9       |

\* Прочерки обозначают, что в климатических ежегодниках не было необходимых данных.

при благоприятной осени и частично погибают при неблагоприятной; полностью эти виды вымерзают, если температура падает ниже  $-14^{\circ}$ .

Решающее значение для перезимовки флоксов имеет высота снегового покрова, от которой зависит зимняя температура почвы. Влияние снегозадержания на температуру почвы изучено на Барнаульской агрометеорологической станции в период с 1940 по 1948 г. [2]. Оказалось, что при снегозадержании высота снегового покрова увеличилась с 12 до 41 см. Средняя температура почвы на глубине 3 см повысилась с  $-14,4$  до  $-6,5^{\circ}$ ; запас продуктивной влаги в метровом слое почвы составлял без снегозадержания: осенью 99, весной 115 мм, а при снегозадержании соответственно 115 и 165 мм.

А. М. Шульгин [2] графически выразил взаимосвязь минимальной температуры почвы на глубине 3 см, минимальной температуры воздуха и высоты снегового покрова. Используя данные этого автора, мы приводим приблизительные температуры почвы на глубине 3 см в зависимости от минимальных температур воздуха и высоты снегового покрова (табл. 3).

Таблица 3

Минимальная температура почвы на глубине 3 см

| Высота снегового покрова, см | Температура, $^{\circ}\text{C}$ |       |       |       |       |       |       |       |       |
|------------------------------|---------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                              | -10                             | -15   | -20   | -25   | -30   | -35   | -40   | -45   | -50   |
| 0                            | -9,0                            | -11,5 | -14,8 | -17,2 | -19,8 | -22,2 | -24,5 | -27,5 | -31,8 |
| 10                           | -6,5                            | -9,3  | -11,7 | -13,8 | -15,8 | -17,0 | -18,5 | -20,5 | -23,0 |
| 20                           | -5,0                            | -7,7  | -9,6  | -11,5 | -12,8 | -14,0 | -15,2 | -16,5 | -18,0 |
| 30                           | -4,0                            | -6,5  | -8,2  | -9,9  | -10,8 | -11,5 | -12,8 | -13,3 | -14,5 |
| 40                           | -3,0                            | -5,2  | -7,0  | -8,5  | -9,2  | -9,8  | -10,6 | -11,1 | -12,0 |
| 50                           | -2,1                            | -4,6  | -6,2  | -7,5  | -8,1  | -8,8  | -9,0  | -9,5  | -10,3 |
| 60                           | -1,7                            | -4,2  | -6,0  | -6,9  | -7,3  | -7,8  | -8,0  | -8,5  | -9,0  |

Пользуясь данными таблицы и зная критическую температуру почвы для флоксов ( $-8, -10^{\circ}$ ), можно установить, при какой приблизительно высоте снегового покрова и минимальной температуре воздуха флоксы могут зимовать без укрытия утепляющими материалами. Эти условия приводятся ниже.

| Высота снега, см | Минимальная критическая температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$ |                            |
|------------------|---|----------------------------|
|                  | срезанные на зиму стебли  | оставленные на зиму стебли |
| 0                | -10   | -13, -15                   |
| 10               | -14   | -18                        |
| 20               | -18, -20  | -25, -27                   |
| 30               | -25   | -30, -32                   |
| 40               | -30   | -33, -35                   |
| 50               | -35   | -37, -38                   |
| 60               | -40   | Ниже -40                   |

На температуру почвы зимой влияет не только мощность снегового покрова, но и защищенность посадок от ветров и влажность почвы. По данным Л. С. Гайворонской [4], на полянах садов и парков, в местах, защищенных высокими заборами, строениями, деревьями и кустарниками, температура воздуха примерно на  $3^{\circ}$  выше, чем в открытых местах. Растительность вызывает летом понижение температуры почвы, а зимой ее повышение на  $3-5^{\circ}$  и более по сравнению с почвой, свободной от растительности. При сохранении стеблей флоксов на зиму на участке накапливается больше снега,

стебли защищают поверхность почвы от продувания ветрами, и температура ее на таких участках бывает выше, чем на участках со срезанными осенью стеблями. Весной стебли защищают корневища от ночных заморозков.

Учитывая приведенные выше климатические характеристики зимних условий (см. табл. 1), а также критические температуры почвы для флоксов, можно предложить следующее районирование территории Сибири по возможностям выращивания этого растения.

1. Томская и Кемеровская обл. аналогичны по условиям зимы. Отрицательная температура почвы на глубине 3,0 см, по кривым А. М. Шульгина, может достигать в ноябре  $-13^{\circ}$ , а в декабре  $-10$ , в январе  $-9, -10^{\circ}$ . За февраль и март снеговой покров увеличивается до 50—60 см; температура воздуха понижается, а почвы — повышается. В этих областях достаточно увеличить высоту снегового покрова в ноябре до 25—30, в декабре — до 35—40 и в январе — до 45—50 см, чтобы обеспечить температуру почвы выше критической ( $-8, -10^{\circ}$ ); в некоторые зимы следует укрыть посадки утепляющими материалами.

2. Еще лучше условия для перезимовки флоксов в низкогорных районах Алтая, Кузнецкого Алатау и Салаира. Здесь выпадает до 70—80 см и более снега, почва под ним даже не всегда замерзает (города Горно-Алтайск, Зыряновск и др.).

3. В бассейне р. Енисей, севернее Красноярска, до Туруханска, снеговой покров достигает 60—90 см. Вероятно, что издесь возможна культура флоксов.

4. Тюмень, Барнаул и Новосибирск близки по зимним условиям. Температура почвы на глубине 3 см в этих городах может опускаться в ноябре-декабре до  $-15^{\circ}$ , а в январе несколько повышаться (до  $-13, -14^{\circ}$ ). Здесь необходимо осуществлять весь комплекс мероприятий по снегонакоплению, оставлять стебли на зиму, обеспечивать необходимую влажность почвы и выращивать растения на высоком агротехническом уровне. При отсутствии снега осенью и устойчивых морозах ниже минус  $12-15^{\circ}$  обязательно укрытие посадок утепляющими материалами. Высаживать флоксы следует весной.

5. В Омске снеговой покров ниже, чем в Барнауле и Новосибирске, при одинаковых температурах воздуха. Поэтому в Омске обязательно покрытие посадок с осени утепляющими материалами, рассыпанными равномерным слоем среди растений, по бороздам и проходам между ними.

6. В Красноярске и Иркутске климатические условия зимы немного более благоприятны, чем в Новосибирске и Барнауле. Здесь температура почвы на глубине 3 см может опуститься в ноябре до  $-13, -14^{\circ}$ , в декабре — до  $-13, -14$ , в январе — до  $-11, -12$  и в феврале — до  $-10, -10,5^{\circ}$ . В Красноярской и Иркутской обл. необходимо с осени производить снегозадержание и осуществлять весь комплекс мероприятий, аналогичный для районов Барнаула и Новосибирска, но утепляющий слой можно несколько уменьшить.

7. Наиболее суровые условия для флоксов наблюдаются в районах Улан-Удэ, Читы и других населенных пунктов Забайкалья. При низких температурах воздуха и малоснежной температуре почвы на глубине 3 см могут опуститься в ноябре до  $-18, -19^{\circ}$ ; в декабре сохраняться примерно на том же уровне, а в январе достигнуть  $-20^{\circ}$  и ниже. Возделывание флоксов в открытом грунте в этих районах практически едва ли возможно, так как потребовалось бы очень мощное покрытие посадок утепляющими материалами и другие дорогостоящие мероприятия. Любители-цветоводы выкапывают кусты флоксов и других цветочных многолетников и сохраняют их зимой в подвалах или погребах, высаживая весной в открытый грунт.

8. Дальний Восток (Благовещенск, Комсомольск-на-Амуре, Хабаровск) также характеризуется малоснежьем и низкой температурой воздуха зи-

мой. Почва без укрытия и снегозадержания может промерзнуть на глубину 3 см в ноябре до  $-16^{\circ}$ , в декабре и в январе — до  $-17^{\circ}$ . Для культивирования в этих районах флоксов необходимо тщательное укрытие посадок осенью утепляющими материалами слоем до 20—25 см, а мероприятия по накоплению снега проводить с таким расчетом, чтобы его слой над посадками достигал 45—50 см.

9. Владивосток и другие города Приморского края характеризуются еще меньшим снеговым покровом, но температура почвы выше, чем в Хабаровске и Благовещенске: на глубине 3 см в ноябре  $-11^{\circ}$ , декабре  $-14^{\circ}$ , январе и феврале  $-15^{\circ}$ ,  $-14^{\circ}$ . Для выращивания флоксов в этих районах необходимо с осени укрытие посадок утепляющими материалами слоем до 15—20 см и снегозадержание.

10. О-в Сахалин (Южно-Сахалинск, Корсаков, Углегорск и др.) характеризуется очень снежными зимами, ветрами, метелями. Снеговой покров иногда превышает 100 см при относительно несильных морозах. Здесь почва промерзает незначительно, а в некоторые годы и совсем не замерзает. Поэтому в южной части Сахалина флоксы можно культивировать в открытом грунте без всякого укрытия. Осадков за год здесь выпадает около 800 мм, т. е. столько же, сколько на родине флоксов.

11. Восточное побережье Дальнего Востока характеризуется обильными снегопадами зимой. Высота снега в Советской Гавани, Николаевске-на-Амуре, Петропавловске-Камчатском достигает 60—80 см и более. Возможно, и здесь флоксы будут хорошо зимовать, но это надо проверить.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Климатические справочники и климатические ежегодники Гидрометеослужбы СССР, вып. 8, 17, 20—23, 25, 26, 34; т. 2, 4.
2. А. М. Шульгин. 1967. Климат почвы и его регулирование. Л., Гидрометеоиздат.
3. И. В. Верещагина. 1968. Культура цветочных растений в Алтайском крае. Барнаул, Алтайск. книжн. изд-во.
4. Л. С. Гайворонская. 1964. Климатические особенности Сибири и проблема степлющегося плодоводства. М.

Московское общество испытателей природы

### СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ДИКОРАСТУЩИХ ТЮЛЬПАНОВ ТУРКМЕНИИ

С. И. Абрамова

Тюльпаны, распространенные на территории Туркмении, слабо размножаются вегетативным путем. Поэтому введение их в культуру может быть ускорено посевом семян. Вопросы анатомо-морфологического строения семян тюльпанов, их прорастания в лабораторных условиях и в грунте разработаны довольно подробно, в частности, установлено, что семена тюльпанов прорастают только при низкой положительной температуре и определенной влажности; изучен также весь цикл развития многих видов и сортов тюльпанов — от проростков до взрослых растений [1]. Семенное размножение сортовых тюльпанов изучалось в Ленинградской обл. и на Северо-Западе РСФСР [2].

Объектом нашего изучения в Ашхабаде были семена следующих пяти дикорастущих видов тюльпана: 1) *Tulipa kuschkensis* B. Fedtsch. — произрастает на песчаных светлых сероземах Бадхыза; 2) *T. micheliana* Hoog — растет на каменистых, щебенчатых и мелкоземистых склонах гор и предгорий на высоте до 2800 м над уровнем моря; 3) *T. wilsoniana* Hoog — распространен на щебенчатых террасах и склонах гор не ниже 600 м над уровнем моря; 4) *T. buhseana* Boiss. — найден на глинистых склонах гор и предгорий до 1500 м; 5) *T. turcomanica* B. Fedtsch. — произрастает в горной степи на мелкоземистых склонах на высоте 1200—2800 м над уровнем моря.

В процессе эволюции у этих видов тюльпана выработались определенные приспособления к разным экологическим условиям, что сказалось на их биологии и морфологии. Семена собирали с растений, выращенных в Ашхабадском ботаническом саду из луковиц, выкопанных в естественных местообитаниях видов. В культуре семена созревают в апреле-мае. Высокая их всхожесть сохраняется в течение двух лет, на третий год она ослабевает [3]. Семена тюльпанов не прорастают без воздействия низкой положительной температуры; в природной обстановке это предохраняет их от преждевременного прорастания.

Семена высевали в грунт осенью, в конце сентября, в неглубокие борозды и присыпали песком; прорасти они начинали ранней весной, в феврале. Как известно, впитывание семенами воды способствует переходу запасов питательных веществ, сосредоточенных в эндосперме, в растворимое состояние, т. е. в форму, которая может усваиваться растущим зародышем [4]. У тюльпанов этот процесс протекает только при температуре 2—10°. При более высокой температуре зародыш не растет, но семена могут прорасти на следующий год.

В начальный период развития проросток питается исключительно за счет эндосперма. В первый год жизни развивается единственный тонкий корешок грязно-желтого цвета, как правило, лишенный корневых волосков. Длина его у проросших семян указанных видов не превышает 4 см. При благоприятных условиях на корешке могут развиваться корневые волоски. Так, например, при проращивании семян в холодильной камере через три недели после наклевывания были обнаружены корневые волоски у проростков *T. micheliana* Hoog, *T. ingens* Hoog, *T. maximowiczii* Rgl, *T. dubia* Vved. (см. [1]).

Главный корень растения отмирает в середине апреля первого года жизни; в последующие годы луковицы тюльпанов развивают придаточные корни, закладывающиеся в меристематической ткани донца в период жары покоя. Число придаточных корешков у луковиц на второй год жизни составляет: у *T. kuschkensis* — шесть, *T. micheliana* — пять, *T. turcomanica* — четыре, *T. buhseana* — два. Их длина колеблется от 2,5 до 6,3 см.

Прорастание семян тюльпанов при грунтовом посеве очень растянуто. Поэтому при одновременном высеве семян в течение вегетации можно одновременно встретить растения в разных фазах развития.

У проростка различают семядолю, почку-луковицу, стolon и главный корень. Единственный ассимилирующий орган семени первого года жизни (семядольный лист) представлен у всех видов тонким, цилиндрическим, зеленым образованием, постепенно заостряющимся книзу и кверху. Верхняя часть семядольного листа — «гаустория» — тонкая, бесцветная часть, быстро засыхает. Нижняя часть — «черешок» — беловатая, тонкая и всегда находится в почве.

В первый период развития черешок обгоняет в росте семядольный лист. В нижней части черешка сбоку расположен вырост (стolon), внутри которого около конуса нарастания находится почка-луковица. Стolon представляет собой полое образование с мясистыми молочно-белыми стенками. С внутренней стороны по всей поверхности он, кроме конуса нарастания,

выстлан короткими серебристо-белыми волосками, которые к концу вегетации сеянца становятся рыжими. Постепенно удлиняющийся стolon относит растущую почку-луковицу в сторону и вниз на расстояние 3 см от материнского растения. Запасы питательных веществ, отложенные на стенках stolона, расходуются на формирование луковицы. В середине апреля ассимилирующая часть одногодичного сеянца отмирает, а вместе с ней высыхает главный корень и stolon.

Одногодичная луковица тюльпанов у всех видов состоит из двух чешуй: покровной, опушенной с внутренней стороны только в верхней части рыжими короткими волосками, и запасающей. Одногодичные луковицы очень мелкие, их высота и диаметр (в см) у *T. kuschkensis* и *T. micheliana*  $0,6 \times 0,4$  см, у *T. wilsoniana* и *T. turcomanica* —  $0,5 \times 0,3$ , у *T. buhseana* —  $0,5 \times 0,25$  (рис. 1).

Пластинка первого настоящего листа *T. kuschkensis* узколанцетная, длиной 13,9 см, шириной 0,5 см, на верхушке края срastаются в короткое острие. Лист светло-зеленый, по краю узкохрящеватый, без выраженных продольных жилок, с обеих сторон густокороткоопушенный. Черешок листа беловатый, длиной до 5,5 см. Нижняя расширенная часть служит защитным покровом луковице второго года вегетации.

Настоящий лист *T. micheliana* по морфологическим признакам напоминает предыдущий, отличаясь от него несколько меньшими размерами (длина 10,5 см, ширина 0,4 см) и темно-зеленой окраской. Длина черешка 3,5 см (рис. 1, б).

Первый настоящий лист *T. wilsoniana* отличается от описанных округло-желобчатой формой пластинки, длиной до 5 см и диаметром до 0,1 см. Край желобка окрашен антоцианом. Лист с обеих сторон опушенный, заостренный кверху и книзу. Длина черешка 3 см.

Первые настоящие листья *T. buhseana* и *T. turcomanica* имеют сходство с семядольными листьями. Они цилиндрической формы, светло-зеленые, го-

лые, длиной 6—6,5 см, диаметром до 0,15 см. У сеянца *T. turcomanica* на второй год жизни нижняя и верхняя части черешка приобретают бордово-оранжевую окраску. Так же окрашиваются листья взрослых экземпляров этого вида при выходе из-под защиты чешуй луковицы. Окраска исчезает с началом интенсивного роста листьев (март).

Развитие двухгодичной луковицы происходит следующим образом. В меристематической ткани донца одногодичной луковицы закладывается замещающая почка, которая выносится stolоном на глубину 4—5 см. Она состоит из покровной запасающей чешуи, отличающейся от одногодичной по высоте и диаметру на 0,1—0,2 см.

Таким образом, сеянцы кушкинского, Микели, Вильсона и туркменского тюльпанов в первый год вегетации неотличимы по строению семядолей. Видовые признаки появляются с развитием настоящих листьев на второй год вегетации.

Нами пока не прослежено, на какой год сеянцы дикорастущих тюльпанов Туркмении достигают половой зрелости. По литературным данным, сеянцы тюльпанов кушкинского, Микели и Вильсона зацветают на четвертый год [3, 5, 6]. Наблюдая за ростом и развитием тюльпанов Бузе и туркменского в природных условиях, мы пришли к выводу, что сеянцы этих видов в фазу цветения вступают гораздо позже ввиду высокой способности к вегетативному размножению в ювенильном возрасте.

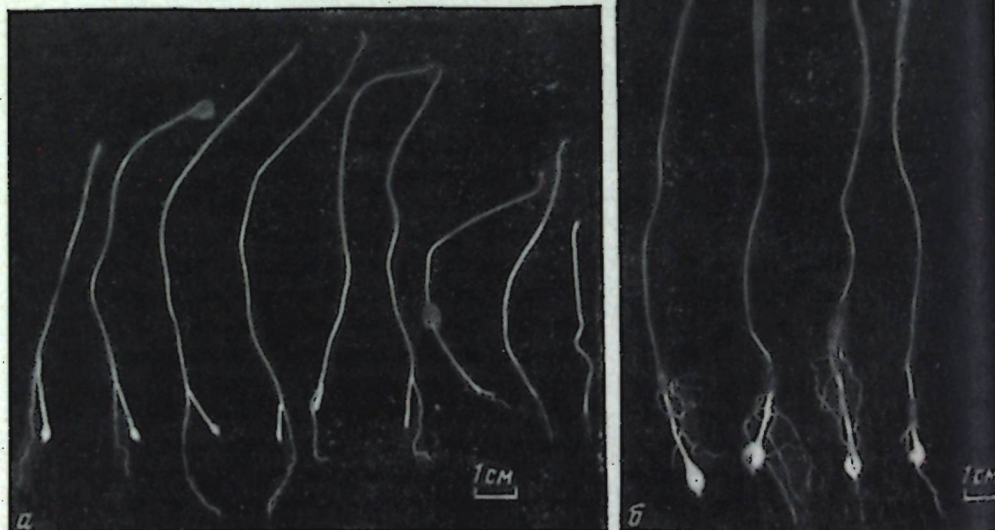
Одной из характерных особенностей сеянцев изученных нами дикорастущих видов тюльпанов является то, что у них начиная с первого года вегетации в луковицах кроме замещающих закладываются пазушные почки, что обеспечивает способность ювенильных особей к вегетативному размножению. Сеянцы *T. micheliana* в ювенильном возрасте вегетативным путем не размножаются.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. З. П. Бочанцева. 1962. Тюльпаны. Морфология, цитология и биология. Ташкент, Изд-во АН УзССР.
2. О. Н. Данилевская. 1956. Культура тюльпанов. Лениздат.
3. А. Н. Левитин. 1954. Дикорастущие луковичные растения Средней Азии и их использование в культуре. — Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 17.
4. П. Г. Серебряков. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Советская наука».
5. И. В. Андросов. 1941. Дикие декоративные растения Туркмении. — Труды Туркм. бот. сада АН ТуркмССР, вып. 1. Ашхабад.
6. К. В. Блиновский. 1940. Цветоводство в колхозе. Ашхабад, Туркменгосиздат.

Центральный ботанический сад  
Академии наук Туркменской ССР  
Ашхабад

Тюльпан Микели  
Первый (а) и второй (б) год вегетации







## КЛЕМАТИСЫ И ИХ ВОСПРИИМЧИВОСТЬ К МУЧНИСТОЙ РОСЕ

М. А. Бескаравайная, О. В. Митрофанова

Виды клематиса (ломоноса) — многолетние лианы сем. лютиковых с деревянистыми или травянистыми побегами до 3—10 м длины. Обильно и красиво цветут со второй половины июня. Цветки различной окраски и формы, часто собраны в соцветия.

Мелкоцветковые виды имеют в различной степени декоративные листья, цветки (до 2,5—3 см в диаметре) и плоды. Многие из них имеют запах, который сильно варьирует. Обычно они нетребовательны к условиям выращивания. К мелкоцветковым относятся и кустовые клематисы, например *Clematis hexasepala*, *C. fruticosa*, *C. integrifolia* и т. п. [1]. Большинство крупноцветковых видов и сортов имеют цветки, разнообразные по окраске, форме и размерам (от 5 до 20 см в диаметре); есть махровые сорта.

Клематисы можно использовать для вертикального озеленения в тех областях СССР, где цветочные многолетники растут в открытом грунте. Особенно декоративны виды и сорта клематисов — Жакмана (*C. jackmanii* Th. Moor), шерстистого (*C. lanuginosa* Lindl.), фиолетового (*C. viticella* L.). В культуре чаще всего встречаются крупноцветковые сорта клематиса Жакмана и фиолетового. Они характеризуются пышным цветением, повторяющимся в течение лета на приросте текущего года, длительным сроком жизни цветка. Осенью надземную часть растения обрезают до земли. Сорта клематиса шерстистого имеют тонкие деревянистые, хрупкие стебли до 2,5 м длины, с листьями, обгорающими в сухом и жарком климате. Массовое цветение происходит весной на перезимовавшем приросте. Завязывают много всхожих семян.

В Никитском ботаническом саду клематисы интродуцируются с 1953 г., а селекционная работа с ними ведется с 1960 г. Уже получено свыше 150 перспективных гибридных форм, которые тщательно изучаются и испытываются. Из них выделено несколько новых гибридных форм, отличающихся декоративностью и большой устойчивостью к неблагоприятным условиям среды [2, 3].

Одним из главных препятствий для широкого использования видов клематиса в озеленении является поражаемость болезнями. Проведенные в течение двух лет специальные исследования на естественном провокационном фоне по выявлению возбудителей заболеваний клематиса показали, что наиболее распространенным и вредоносным из них является гриб *Erysiphe communis* Grev., вызывающий мучнистую росу и поражающий листья, цветки, побеги и семена [4].

Таблица 1  
Сравнительная поражаемость мучнистой росой мелкоцветковых видов и форм клематиса

| Вид                                 | Родина   | Поражаемость* |         |
|-------------------------------------|--|---------------|---------|
|                                     |  | 1969 г.       | 1970 г. |
| Европейские виды                    |  |               |         |
| <i>Clematis flammula</i> L.         | Средиземноморье  | о             | »       |
| <i>C. integrifolia</i> L.           | Европа, Малая Азия, Сибирь                                 | »             | »       |
| <i>C. » f. bergeronii</i> hort.     | Та же  | сл            | сп      |
| <i>C. recta</i> L.                  | Южная Европа (степи)                                       | осл           | осл     |
| <i>C. » f. purpurea</i> hort.       | Та же  | о             | о       |
| <i>C. vitalba</i> L.                | Европа, Малая и Средняя Азия, Кавказ                       | »             | »       |
| <i>C. viticella</i> L.              | Южная Европа, Средиземноморье                              | сл            | сп      |
| Азиатские виды                      |  |               |         |
| <i>C. chinensis</i> Retz.           | Китай, Индокитай   | осл           | сл      |
| <i>C. heracleifolia</i> DC.         | Северо-Восточный Китай, Дальний Восток                     | о             | о       |
| <i>C. hexasepala</i> DC.            | Япония, Северо-Западный Китай, Приамурье, Даурия           | сл            | сл      |
| <i>C. glauca</i> Willd.             | Сибирь, Средняя Азия, Монголия, Китай                      | о             | о       |
| <i>C. fruticosa</i> Turcz.          | Северный Китай, Монголия                                   | »             | »       |
| <i>C. fusca</i> Turcz.              | Побережье Охотского моря, Камчатка, Дальний Восток, Япония | сл            | сп      |
| <i>C. orientalis</i> L.             | Малая и Средняя Азия, Монголия, Северо-Западный Китай      | осл           | сл      |
| <i>C. montana</i> DC.               | Гималаи до 3000 м  | »             | »       |
| <i>C. tangutica</i> (Maxim.) Korsh. | Северный Китай, Монголия                                   | о             | о       |
| Североамериканские виды             |  |               |         |
| <i>C. ligusticifolia</i> Nutt.      | Северная Америка — Калифорния                              | »             | »       |
| <i>C. pitcheri</i> Torr et Gray     | Северная Америка — Флорида                                 | осл           | сл      |
| <i>C. texensis</i> Buckl.           | Северная Америка — Техас                                   | сп            | слп     |
| <i>C. vioria</i> L.                 | Северная Америка — Калифорния, Флорида                     | »             | »       |
| <i>C. virginiana</i> L.             | Северная Америка   | о             | о       |
| <i>C. brachiata</i> Thunb.          | Экваториальная и Южная Африка                              | »             | »       |

\* Поражаемость: о — отсутствует; осл — очень слабая; сл — слабая; сп — средняя; слп — сильная.

В 1969—1970 гг. было проведено обследование 22 мелкоцветковых, 8 крупноцветковых видов и сортов клематиса иностранной селекции и свыше 150 гибридных форм селекции Никитского сада, из которых 10 наиболее перспективны. Разработаны практические мероприятия по борьбе с мучнистой росой клематиса [5]. В табл. 1 приведена сравнительная поражаемость мучнистой росой многоцветковых видов и форм клематиса.

Из данных табл. 1 видно, что среди клематисов различного географического происхождения имеются как иммунные к мучнистой росе виды и формы, так и в разной степени поражаемые. Местные виды — *C. integrifolia*, *C. vitalba* — обладают иммунитетом.

Результаты обследования крупноцветковых клематисов и степень их поражаемости мучнистой росой (в баллах) приведены ниже.

## Иностранная селекция

|  |      |     |
|--|------|-----|
| <i>C. durandii</i> Ktze . . . . .                | сл * | слн |
| <i>C. jackmanii</i> Th. Moore . . . . .          | осл  | ср  |
| 'Andre Leroy' . . . . .                          | сл   | »   |
| 'Comtesse de Bauchard' . . . . .                 | »    | »   |
| <i>C. lanuginosa</i> f. <i>candida</i> . . . . . | »    | »   |
| 'Crimson Star' . . . . .                         | »    | »   |
| <i>C. viticella</i> 'Flora pleno' hort. . . . .  | о    | о   |
| 'Ville de Lyon' . . . . .                        | сл   | слн |

## Селекция Никитского сада

Группа Жакмана (*C. jackmanii*)

|                                 |     |    |
|---------------------------------|-----|----|
| 'Космическая мелодия' . . . . . | »   | сл |
| 'Лютер Бербанк' . . . . .       | »   | ср |
| 'Синее Пламя' . . . . .         | осл | сл |
| 'Фантазия' . . . . .            | о   | о  |
| 'Элегия' . . . . .              | сл  | сл |

Группа Витицелла (*C. viticella*)

|                               |     |    |
|-------------------------------|-----|----|
| 'Александрит' . . . . .       | о   | о  |
| 'Никитский розовый' . . . . . | осл | сл |
| 'Ядвига Валенис' . . . . .    | »   | »  |

Группа Лапугиноза (*C. lanuginosa*)

|                      |   |   |
|----------------------|---|---|
| 'Балерина' . . . . . | » | » |
| 'Надежда' . . . . .  | о | о |

\* Обозначения см. в табл. 1.

Гибридные формы клематиса нашей селекции оказались более устойчивыми к мучнистой росе, чем виды и сорта иностранной селекции, выращиваемые в одних и тех же условиях. Такие гибридные формы, как 'Александрит', 'Надежда', 'Фантазия' не поражаются мучнистой росой, а 'Балерина', 'Космическая мелодия', 'Никитский розовый', 'Синее Пламя' и 'Ядвига Валенис' поражаются в незначительной степени.

Как видно из данных, приведенных выше, виды, сорта и гибридные формы клематиса в 1969 г. поражались мучнистой росой слабее, чем в 1970 г.

В табл. 2 представлена оценка поражаемости мучнистой росой более 150 обследованных гибридных форм клематиса селекции Никитского ботанического сада.

Таблица 2

Оценка поражаемости мучнистой росой гибридов различных групп клематиса селекции сада

| Группа                  | Число обследованных гибридов | Из них, в % |                 |                  |                  |
|-------------------------|------------------------------|-------------|-----------------|------------------|------------------|
|                         |                              | иммунные    | слабопоражаемые | среднепоражаемые | сильнопоражаемые |
| Жакмана . . . . .       | 107                          | 8           | 26              | 51               | 22               |
| Витицелла . . . . .     | 10                           | —           | 4               | 6                | —                |
| Лапугиноза . . . . .    | 17                           | —           | 5               | 7                | 5                |
| Лавзона . . . . .       | 4                            | —           | 1               | 3                | —                |
| Геракленфолия . . . . . | 16                           | 12          | 2               | 2                | —                |
| Интегрифолия . . . . .  | 5                            | —           | —               | 2                | 3                |
| Всего . . . . .         | 159                          | 20          | 38              | 71               | 30               |

Из данных табл. 2 видно, что наиболее устойчивыми к мучнистой росе оказались гибридные формы группы клематиса геракленфолия.

Вывявленные иммунные и слабопоражаемые мучнистой росой виды, сорта и гибридные формы клематиса наиболее перспективны для озеленений и для селекционных целей.

## ЛИТЕРАТУРА

1. А. И. Волошенко-Валенис. 1971. Коллекция клематиса в Никитском ботаническом саду. — Труды Гос. Никитск. бот. сада, 44. Новое в теории и практике интродукции и селекции декоративных растений. Ялта.
2. М. А. Бескаравайная. 1972. Новшкы Никитского ботанического сада. Клематис. — Цветоводство, № 2.
3. М. А. Бескаравайная. 1972. Новые формы клематиса. — Цветоводство, № 6.
4. О. В. Митрофанова. 1971. О болезнях клематиса в Крыму. Тезисы докладов VI Межреспубликанской конференции по интродукции и акклиматизации растений. Киев, «Наукова думка».
5. М. А. Бескаравайная, О. В. Митрофанова. 1972. Грибные болезни клематисов. — Цветоводство, № 7.

Государственный  
ордена Трудового Красного Знамени  
Никитский ботанический сад  
Ялта

О МЕРАХ БОРЬБЫ С МЯГКОЙ ЛОЖНОЩИТОВОЙ  
В ОРАНЖЕРЕЯХ

Ю. И. Кривенцов, П. Я. Туман

Система мер борьбы с мягкой ложнощитовой (*Coccus hesperidum* L.), широко распространенным вредителем субтропических и других растений в оранжереях, еще недостаточно разработана. Химические меры борьбы здесь нежелательны, так как связаны с риском повреждения (ожогов) ценных и уникальных растений, нарушением взаимоотношений между отдельными организмами, сдерживающими размножение вредителей. Поэтому в оранжереях ботанических садов химический метод борьбы с вредителями должен применяться ограниченно. Поскольку необходимость химической обработки растений очевидна, вопрос сводится к рациональному использованию химических средств с правильным сочетанием биологического метода и других способов борьбы [1].

Численность вредителя может быть ограничена не только химическими средствами, но и агротехническими приемами, а также энтомофагами. Для поддержания культуры полезных хальцид, паразитирующих на ложнощитовках и червецах, необходимо учитывать их биологию и проводить обработку против вредителей выборочно для отдельных зараженных растений или группы, а не сплошь для всех растений, находящихся в одном и том же отделении оранжереи [2].

В Ботаническом саду Киевского университета с 1970 г. ведется работа по изучению условий местобитания, влияющих на мягкую ложнощитовку. Исследования велись на нескольких поколениях мягкой ложнощитовки и ее паразита *Encyrtus lecaniorum* (Maug). Наблюдения и обработка материала проводились по опубликованным методикам [3—6]. Степень зараженности растений мягкой ложнощитовкой определялась по пятибалльной шкале [5]. Растения обрабатывали препаратом ультрацид (фирма «Сиб-Гейги», Швейцария). Расход рабочей жидкости составлял 2—2,5 л на растение высотой 2—3 м. Для размножения паразита *E. lecaniorum* брали листья растений, заселенные мягкой ложнощитовкой, которые по-

мешали в банки (0,5 л), закрытые тканью. Паразита выпускали в оранжеере на растения, степень поражения мягкой ложнощитовкой до трех баллов.

*Encyrtus lecaniorum* (Maug) — специализированный паразит мягкой ложнощитовки. Самка имеет длину тела 2—2,5 мм, а самец — 1,4 мм. Имаго внешне похоже на муравья *Lasius niger* L., но его можно отличить по характерным прыжкам, которые паразит совершает, если его потревожить. Муравьи, находящиеся в симбиозе с мягкой ложнощитовкой, питаются сладкими выделениями и защищают ее от врагов.

С 1970 по 1972 г. мы вели наблюдения за паразитом *E. lecaniorum* и его ролью в численности мягкой ложнощитовки в двух (первой и восьмой) оранжеереях Ботанического сада. Сумма эффективных температур в оранжеереях выше температурного порога развития мягкой ложнощитовки (12,5°) и составляет 1435°. При таких условиях в течение года может проходить три-четыре генерации вредителя и четыре генерации паразита *E. lecaniorum*.

Результаты двухлетних наблюдений приведены ниже.

| Дата учета | Число учетных особей ложнощитовки всего поражение, % |    | Дата учета | Число учетных особей ложнощитовки всего поражение, % |    |
|------------|--|----|------------|--|----|
|            | Первая оранжеерея; цитрусовые                        |    |            | Восьмая оранжеерея; цитрусовые                       |    |
| 1970 г.    |  |    | 1970 г.    |  |    |
| 29.V       | 120  | 13 | 15.VII     | 74   | 43 |
| 15.VII     | 420  | 9  | 20.IX      | 40   | 80 |
| 20.IX      | 560  | 11 | 1971 г.    |  |    |
| 1971 г.    |  |    | 27.V       | 90   | 36 |
| 27.V       | 315  | 11 | 25.VII     | 100  | 58 |
| 25.VII     | 170  | 20 | 1.X        | 38   | 87 |
| 1.X        | 98   | 45 |            |  |    |
|            |  |    |            | Восьмая оранжеерея; свечения миртолистная            |    |
|            |  |    | 29.V.1970  | 80   | 20 |

В первой оранжеерее на протяжении предыдущих лет проводились сплошные химические обработки растений против вредителей (паутинный клещик, тля, червец, белокрылка и др.). В результате возникла диспропорция между хозяином и паразитом, и мягкая ложнощитовка в зиму 1970/71 г. ушла в большом количестве. Степень повреждения многих растений ею была от двух до трех баллов, а поражение вредителя паразитом составляло всего 11%. Ко второй декаде июня 1971 г. мягкая ложнощитовка размножилась до угрожающего количества, и необходимо было провести химическую обработку растений. К тому времени растения были выставлены из оранжеереи, что облегчило проведение отбора сильно пораженных экземпляров. Растения, степень повреждения которых мягкой ложнощитовкой достигала трех баллов и сильнее, были изолированы от остальных и обработаны ультрацидом в концентрации 0,15%. На 20—30-й день после обработки сильно поврежденные растения освободились от вредителя и восстановили свои декоративные качества.

На растениях, степень повреждения вредителем которых до двух баллов, не обработанных ядохимикатами, к осени численность ложнощитовки возросла; повреждение особей паразитом составило 45%.

Таким образом, применение выборочных обработок вместо практикуемых сплошных дало возможность сохранить и увеличить эффективность *E. lecaniorum* при малой популяции хозяина.

В восьмой оранжеерее на протяжении ряда лет химические препараты не применялись или применялись ограниченно. Поэтому, как видно из вышеприведенных данных, развитие мягкой ложнощитовки по учетам двух лет успешно сдерживалось паразитом. Пораженность мягкой ложнощитов-

ки (по результатам осеннего учета) составляла в 1970 г. 80, а в 1971 г. — 87%.

В 1971 г. изучали роль муравьев в ограничении поражения мягкой ложнощитовки паразитом *E. lecaniorum*. Весной, когда закладывался опыт, была поражена паразитом в одинаковой степени — до 30%. На двух растущих друг друга и других веток. Два другие растения были изолированы полностью на штамбе. На ветвь или штамп наматывали полихлорвиниловую изоляционную ленту шириной 5—8 см, на нее накладывали пояс, пропитанный составом для отпугивания муравьев (70% олифы и 30% фенудина или рогора). Повязку меняли каждые две недели. В результате было установлено, что на растениях с изолированными от муравьев ветками, пораженность ложнощитовки паразитом *E. lecaniorum* составила 92—95%. Растения, изолированные на штамбе, освободились от ложнощитовки почти полностью, на них можно было найти лишь отдельные особи, не пораженные паразитом. Если раньше было трудно обнаружить паразита на растении, пораженном мягкой ложнощитовкой (обычно он находился с нижней стороны листьев на рядом стоящих растениях, не посещаемых муравьями), то на растениях, изолированных от муравьев, можно было в затемненных местах наблюдать его в большом количестве.

В борьбе с мягкой ложнощитовкой должно быть уделено внимание правильному уходу за растениями, как системе мероприятий, предупреждающих и сдерживающих развитие вредителя. Ложнощитовка поселяется в основном на ослабленных растениях. Поэтому в ограниченном пространстве закрытого грунта основное значение имеют хорошая, правильно подготовленная плодородная почва, своевременное внесение удобрений, подкормки, соблюдение надлежащего режима влажности, освещенности и аэрации, размещение растений.

Мягкая ложнощитовка особенно сильно заселяет загущенные посадки кустарников и деревьев. Разрежение их является одной из основных предупредительных мер. В оранжеереях ботанических садов зачастую отмечается тенденция к увеличению числа экземпляров ценных видов, хотя наличие полезной площади закрытого грунта остается неизменным. Ни в коем случае нельзя допускать перенаселения оранжеереи. Размещение растений необходимо производить с учетом биоденотических закономерностей.

Таким образом, в системе борьбы с мягкой ложнощитовкой следует предусматривать химические средства защиты, которые должны применяться, когда степень заселения растений мягкой ложнощитовкой более двух баллов при наличии энтомофагов. При этом целесообразно проводить выборочные обработки ядохимикатами растений для сохранения паразитов и хищников. Улучшение условий содержания растений будет способствовать повышению устойчивости их к вредителю. Учитывая особенности поведения *E. lecaniorum* (отношение к свету), следует на основе суточной активности паразита в очагах ложнощитовок временно создавать искусственное затемнение. При использовании паразита в борьбе с мягкой ложнощитовкой необходимо применять различные способы, ограничивающие посеждение ложнощитовок муравьями.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. В. П. Васильев. 1970. Будущее — за интегрированным методом. — Защита растений, № 4.
2. А. А. Саакян-Баранова. 1971. Полушаровидная ложнощитовка *Saissetia hemisphaerica* (Targ.) (Homoptera, Coccoidea) в оранжеереях. — Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 78.
3. И. А. Рубцов. 1950. Сбор и выведение паразитов вредных насекомых. М.—Л., Изд-во АН СССР.

4. Н. С. Борхсениус. 1957. Подотряд червецы и щитовки (Coccoidea) семейство подщитовки и ложнощитовки (Coccoidea). — Фауна СССР, насекомые хоботные, т. 9. М. — Л., Изд-во АН СССР.
5. Н. С. Борхсениус. 1963. Практический определитель коцид (Coccoidea) культурных растений и лесных пород СССР. М. — Л., Изд-во АН СССР.
6. А. А. Саакян-Баранова. 1965. О хозяйно-паразитных взаимоотношениях у мягкой ложнощитовки (*Coccus hesperidum* L.) и некоторых энциртид (Hymenoptera, Encyrtidae). — В кн. «Экология вредных насекомых и энтомофагов», 36. М. — Л., Изд-во АН СССР.

Ботанический сад им. акад. А. В. Фомина  
Киевского ордена Ленина  
государственного университета им. Т. Г. Шевченко

## ВРЕДИТЕЛИ АСТРАГАЛА ШЕРСТИСТОЦВЕТКОВОГО И ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО БОРЬБЕ С НИМИ

А. П. Богарада

Астрагал шерстистоцветковый — *Astragalus dasyanthus* Pall. — одно из ценных лекарственных растений украинской флоры. Водная настойка из его травы разрешена Фармакологическим комитетом к применению при начальных стадиях сердечно-сосудистой недостаточности, гипертонической болезни, острых и хронических нефритах [1].

Природные запасы этого растения незначительны, а заготовка сырья крайне затруднительна и далеко не удовлетворяет потребности в нем. Возникла необходимость введения астрагала в культуру. Украинская зональная опытная станция лекарственных растений разработала агротехнику этого растения для выращивания его в некоторых специализированных по лекарственным растениям совхозах, но при освоении новой культуры выявляются определенные препятствия, в частности, повреждения вредными организмами.

Специальной литературы о вредной фауне астрагала шерстистоцветкового нет, имеются лишь сведения о вредителях некоторых других видов астрагала [2].

Работа по выявлению вредителей астрагала шерстистоцветкового осуществлялась путем систематических полевых наблюдений в период с 1961 по 1971 г. Появление того или иного вида рассматривалось в связи с фенологией растения, учитывалась плотность вредителя, определялось количество поврежденных растений. Неизвестных насекомых отправляли для установления вида в Бюро определений Всесоюзного института защиты растений. Для изучения мер борьбы ставились специальные мелкоделяночные опыты с последующей проверкой полученных данных на производственных участках.

Паутиный клещ — *Tetranychus urtica* Koch появляется на растениях первого года жизни в начале июня, в июле, в период бутонизации или цветения. Взрослые клещи и их личинки питаются клеточным соком листьев и плодов, вызывая на них белые пятна. При большой численности вредителя листья засыхают и опадают. Поврежденных растений в отдельные годы насчитывается до 100%. За год клещ дает до 15 поколений. Зимуют в основном самки под растительными остатками и под комочками почвы.

Полосатый клубеньковый долгоносик — *Sitona lineatus* L. появляется чаще всего в апреле. Повреждает сначала на плантациях многолетних растений, а затем сосредоточивается на посевах первого года жизни. Вред на-

носят жуки и их личинки. Наиболее опасны взрослые насекомые в период весеннего дополнительного питания. Значительный ущерб отмечен на всходах в период появления первых листьев; вред от жуков усиливается при засушливой погоде. В разные годы повреждаемость растений составляет 20—80%; отмечены участки с полным уничтожением всходов. В 1962 г. на одном из посевов численность долгоносика достигала пяти—семи насекомых на один погонный метр. Жук дает одно поколение. Зимуют в основном взрослые насекомые в почве под отмершими растительными остатками.

Пятиточечный долгоносик — *Tychius quinquepunctatus* L. повреждал всходы в конце мая 1969 г.; предшествующей культурой был горох. В первую декаду июня численность вредителя возросла до двух-трех жуков на одно растение. Насекомые объедают края листочков, а при большой численности съедают их у молодых растений почти полностью, оставляя лишь черешки; это ведет к засыханию растений. Насекомые зимуют в почве на полях бобовых культур; в год дают одно поколение.

Песчаный медляк — *Opatrum sabulosum* L. (многоядный вредитель) повреждает астрагал весной. Взрослые насекомые обгрызают наземную часть молодых растений. В течение года дает одно поколение; жуки зимуют в поверхностном слое почвы под растительными остатками.

Капустная совка — *Barathra brassicae* L. (многоядный вредитель) была отмечена уже в середине апреля на плантации второго года жизни, а позже и на всходах. Гусеницы выедают на листьях продолговато-круглые отверстия в период отрастания. При большом заселении приводят к засыханию растений, особенно в засушливую весну. В наших условиях вредитель развивается в двух поколениях; зимует в фазе куколки в почве на глубине до 12 см.

Огневка Уадюваля — *Pima boisduvaliella* Gu (определил специалист Всесоюзного института защиты растений А. К. Загуляев; в известной нам отечественной литературе описания нет). Бабочка землисто-серая, длина тела до 14 мм, в размахе крыльев 22 мм; передние крылья с продольной светлой полоской; на спине черное пятно; задние крылья более светлые, с бахромой. Появляется на астрагале в начале цветения (конец мая, начало июня). Гусеницы через сделанное отверстие в створке плода проникают к семенам и повреждают их. На одном плоде может быть два-три отверстия, тогда семян в них почти не остается. Ежегодно поврежденные огневкой плоды составляют от 6 до 10%, что может нанести значительный ущерб семеноводству. Биология вредителя не изучена. В год он дает, по-видимому, два поколения. Зимует в фазе куколки в почве; иногда оокуклившихся гусениц можно обнаружить в плодах.

Астрагал шерстистоцветковый, кроме того, повреждают некоторые виды клопов, трипсы (*Aeolothrips intermedius* Bagnall, *Odonthrips loti* Haliday) и тли.

Для предупреждения появления вредителей на астрагале шерстистоцветковом обязательно проведение глубокой зяблевой вспашки, которая создает неблагоприятные условия для зимующих стадий насекомых и клещей. С начала полевых работ необходимо убирать и уничтожать пожнивные остатки. Из мероприятий, уменьшающих степень повреждения долгоносиками, имеют значение ранние сроки посева скарифицированными семенами, систематическое рыхление междурядий и прополка, создание оптимальных условий для роста и развития молодых растений. Посевы астрагала надо проводить вдали от многолетних бобовых и не высевать астрагал после бобовых (горох, стальник, вико-овес).

В борьбе с озимой совкой не менее двух раз следует выпускать на растения яйца еда — трихограмму (до 30 тыс. на 1 га).

С целью уничтожения клеща на плантациях, предназначенных для уборки на сырье, наиболее эффективно и приемлемо опыливание астрагала молотой серой из расчета до 30 кг/га, на семенных участках можно ис-

пользовать меркаптофос (0,1%) или рогор (0,05%). При массовом появлении долгоносиков, песчаного медляка и гусениц озимой совки в период всходов или отрастания, на переходящих плантациях можно проводить опрыскивание хлорофосом в концентрации 0,2% с расходом рабочей жидкости 500—600 л/га.

На семенных участках хороший эффект дают опыливание ГХЦГ (в концентрации 12%, до 20 кг/га) или опрыскивание полихлорпипином (в концентрации 0,5%). В этом отношении наши данные вполне согласуются с исследованиями О. И. Петрухи [3].

Если на плантациях обнаружена большая численность песчаного медляка (три—пять жуков на один погонный метр), до всходов или в период появления всходов целесообразно использовать зеленые приманки, отравленные 12 или 25%-ным гексахлораном (на 100 кг приманок 5 кг яда). Подготовленная смесь расходуется из расчета 20 кг/га. Зеленые приманки можно заменить конским навозом. Для борьбы с тлями эффективен анабазисульфат в концентрации 0,2%. Против огневки перед цветением и на семенниках можно проводить опыливание вофатоксом (20—25 кг/га).

#### ЛИТЕРАТУРА

1. А. Ф. Гаммерман. 1970. Лекарственные растения научной медицины СССР, не включенные в фармакопею. Ашхабад, «Ылым».
2. О. П. Крыталь. 1959. Комахи-шкідники сільськогосподарських рослин в умовах Лісостепу та Полісся України. Вид-во Київськ. ун-ту.
3. О. И. Петруха. 1970. Клубеньковые долгоносики.— Защита растений, № 6.

Украинская зональная станция  
лекарственных растений  
с. Березоточа, Полтавская обл.

## ИНФОРМАЦИЯ

★

### ФИТОТРОН В КАНБЕРРЕ

Ю. В. Синадский<sup>1</sup>

В 1962 г. в Канберре был открыт крупнейший в Австралии фитотрон. Он является национальной собственностью и может быть использован всеми отделами Организации научных и промышленных исследований — Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, университетами, сельскохозяйственными и лесными учреждениями, а также иностранными учеными.

В Канберрском фитотроне искусственно создается нужное число вариантов условий среды для изучения реакции растений на климатические условия (рис. 1). Более трети полезной площади занято отделениями, связанными друг с другом таким образом, что, перемещая растения из одного в другое, можно подвергнуть их воздействию значительного числа климатов. Для случаев, когда нужна большая точность контроля над средой, используют боксы, в каждом из которых можно регулировать в широких пределах условия внешней среды. Таких боксов, различных по размеру и создаваемым в них компонентам климата, пять типов (рис. 2). Около 180 боксов с общей площадью 120 м<sup>2</sup> имеют естественное освещение и тщательно контролирующую температуру и длину дня; 45 боксов площадью около 75 м<sup>2</sup> освещаются искусственно, а в некоторых из них в широких пределах контролируется влажность.

Часть площади освещена естественным светом, и растения могут служить контролем для других вариантов опыта. В середине здания остается свободное пространство как резерв площади для заполнения по мере надобности боксами с искусственным освещением.

Таким образом, в условиях фитотрона может быть успешно создана широкая амплитуда контролируемых и воспроизводимых экологических условий для ботанических исследований, от открытой теплицы до бокса с искусственным освещением. В фитотроне 15 боксов с дневными температурами от 15 до 36° и с ночными — от 10 до 31°С. Во время нашего посещения (в августе) испытывалось влияние на растения следующих вариантов температуры (в°С): 15—10, 18—13, 21—16, 24—19, 27—22, 30—25, 33—28, 36—31. Дневная (более высокая) температура держится с 8.30 до 16.30, ночная — в течение остальных 16 час. Во всех помещениях поддерживается относительная влажность выше 40%.

Растения освещаются лампами накаливания, подвешенными на высоте растений; они включены во всех помещениях в течение 16 час. (с 4 до 20 час.) на протяжении всего года.

Если необходимо сокращение дня, растения можно выращивать на рельсовых тележках и ежедневно перевозить в темное помещение (рис. 3). На стеллажах растения размещают на расстоянии 160 × 80 см, а на тележках — 50 × 50 см. Каждый стеллаж может вместить 252 пластиковых горшка размером 7,5 см, 180 горшков — 8,8 см, 136—10 см, 92—12,5 см, 18—25 см. Тележка вмещает 84 горшка по 7,5 см, 66 — по 8,8 см, 46 — по 10 см, 36 — по 12,5 см, 4 — по 25 см.

Боксы с естественным светом имеют площадь 67 м<sup>2</sup>. Средняя температура воздуха днем контролируется с точностью ± 0,25 в пределах от 6 до 32° (температура может быть и выше).

<sup>1</sup> Автор статьи в августе 1972 г. имел возможность лично ознакомиться с фитотроном в столице Австралии г. Канберре.

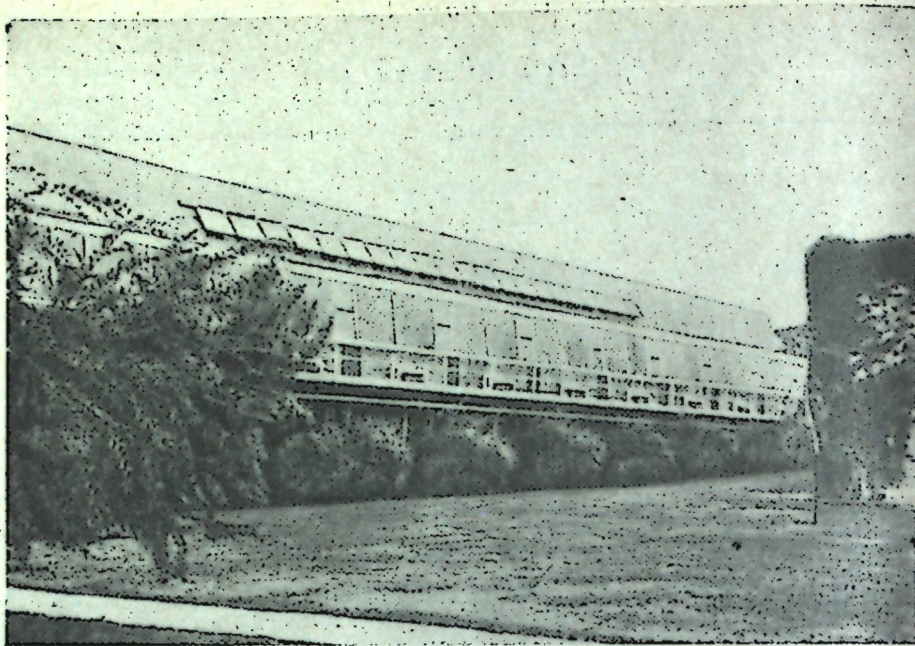


Рис. 1. Общий вид фитотрона (оранжерейная сторона с естественным освещением)

Легче всего наладить работу боксов при постоянной температуре или при зафиксированном чередовании дневных и ночных температур с помощью специальных программ с любыми неправильными температурными циклами.

Специальной научной программы на ближайшие годы, связанной с фитотроном как с отдельной единицей, не существует и использование фитотрона определяется планами различных секций отдела растительной индустрии. Сюда входят исследования фотосинтеза, перемещения питательных веществ, водного режима, прорастания и роста семян, влияния длины дня и температуры на рост и цветение, развития хлебных злаков в различных условиях среды, отбора растений по их реакции на длину дня и температуру, изучение экологических условий, влияющих на рост и развитие клубеньков у бобовых. Кроме того, в фитотроне выращивают материал для генетических исследований и работ по биологии развития. Объекты исследования — клевер, сорго, соя, кукуруза, пшеница, эвкалипт, виды сосен и др.

В Австралии существует несколько климатронов меньшего размера, например, построенный в Брисбене сахарочистительной компанией для работы с сахарным тростником.

После сооружения Канберрского фитотрона Австралийская организация научных и промышленных исследований приступила к созданию подобных устройств значительно более мелкого масштаба, но с использованием тех же боксов различных типов, которые были уже разработаны для фитотронов. Такой «элементарный фитотрон», состоящий из единственного отделения, в настоящее время введен в действие в сельскохозяйственной школе Мельбурнского университета и оказался вполне практичным. Заключается сооружение ряда таких фитотронов. Они состоят из оранжереи размером 39 м<sup>2</sup> с регулируемой температурой и пристройки на южной стороне, в которой находятся контролирующие приборы и пульт управления. Пристройка служит местом для обработки растений. Фитотрон спроектирован таким образом, чтобы в нем помещалось шесть боксов с естественным освещением различных типов, а также четыре стеллажа с подогревом для размещения растений в случае, когда не требуется высокая точность опыта. Боксы и стеллажи связаны гибкими кабелями с электрическими и водопроводными магистралями, расположенными на стене, которые могут быть быстро включены или отключены. Между стеллажами можно поместить подвижные тележки, используемые в случае надобности как дополнительная стеллажная площадь. Вентиляторы обеспечивают дополнительный приток свежего чистого воздуха и поддерживают содержание CO<sub>2</sub> в теплице в пределах 15% от содержания его в наружном воздухе. Температурные градиенты внутри фитотрона не превышают 1—2°. Их выравнивает большой циркуляционный вентилятор, расположенный в верхней части южной стены фитотрона. В общем количество нагревательных установок определяется амплитудой температур, которая поддерживается в фитотроне. Наиболее выгодно сооружение трех или четырех нагревательных установок (помп), в зависимости от

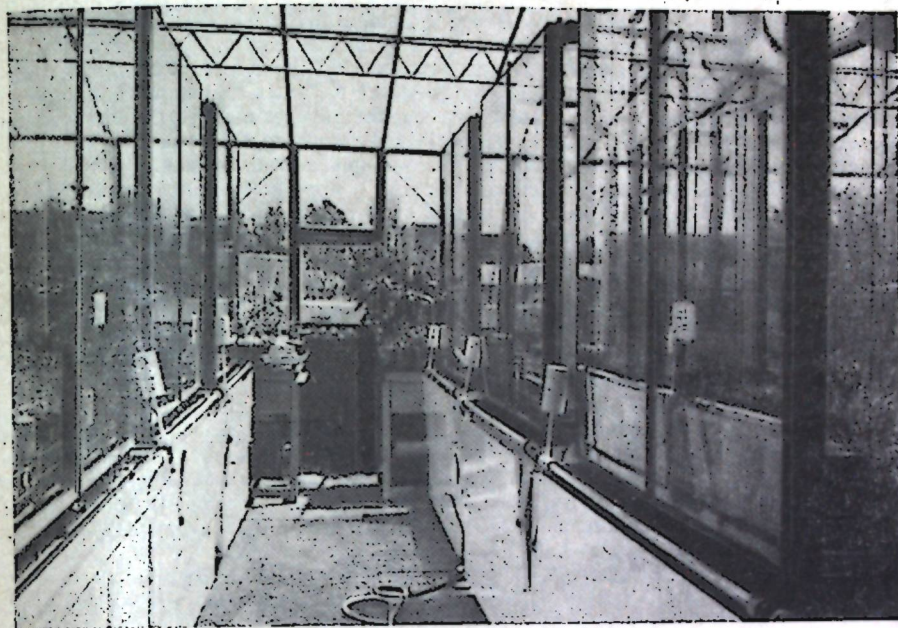


Рис. 2. Растения в боксах (естественное освещение)

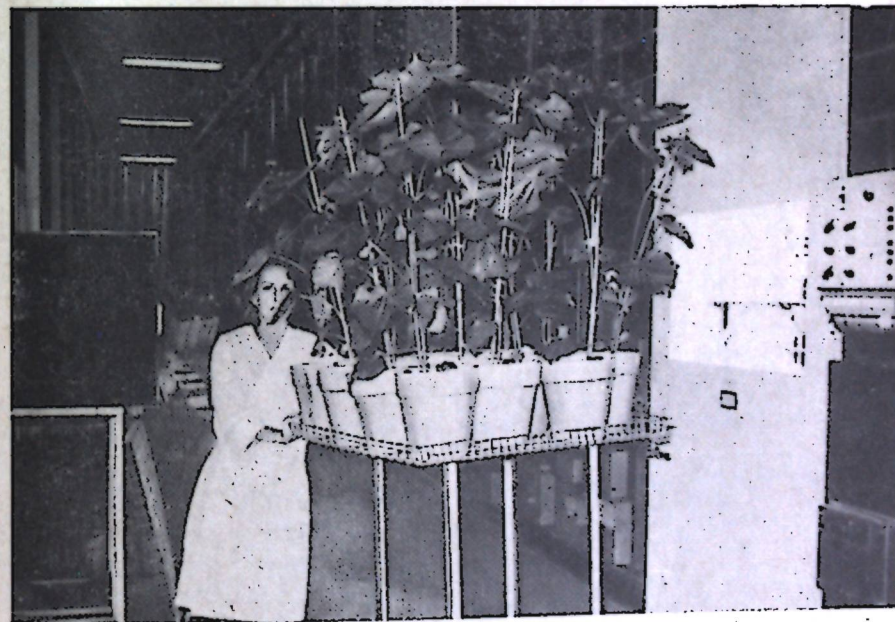


Рис. 3. Перевозка растений на тележках

экстремальных температур снаружи. Это дает возможность поддерживать в фитотроне температуру от 50 до 90°. В то время как в фитотроне может поддерживаться этот диапазон температуры, а также температура ниже и выше наружной, боксы с естественным освещением оборудованы лишь для охлаждения и должны работать при более низких температурах, чем поддерживаемые в фитотроне. Боксы с естественным освещением не имеют контроля влажности, однако в фитотроне может применяться увлажняющее опрыскивание, поддерживающее относительную влажность не ниже 40%, и в течение большей части года при желании можно ожидать поддержания ее на значительно более высоком уровне. Чередование дневных и ночных температур в фитотроне и боксах, а также включение и выключение затеняющих устройств и слабого освещения задаются заранее и автоматически выполняются программирующим устройством, смонтированным, как и остальные приборы, в пристройке.

Экономичность фитотрона достигается использованием кондиционирования путем нагнетания горячего воздуха в сочетании с системой аккумуляции тепла в воде. Тепло, извлекаемое охлаждающими боксами или насосами, работающими на охлаждение, переносится в хранилище воды, из которого насосы, работающие на нагревание, могут возвращать его в фитотрон немедленно или позже в холодное ночное время. Максимальные и минимальные температуры воды, поступающей в боксы, необходимые для надежного и удовлетворительного функционирования, автоматически регулируются, с одной стороны, охлаждающим действием транспирирующего растения, а с другой — электрическими нагревателями. То или другое начинает действовать, как только будет достигнут заданный максимум или минимум температуры воды. В этих пределах температура воды в хранилище поднимается или опускается в зависимости от избытка или недостатка тепла, получаемого из фитотрона. В случае, когда водяная система присоединена к боксам с искусственным освещением, тепло, получаемое от осветительных установок, также возвращается в хранилище воды с последующим уменьшением нагревания электрическими нагревателями воды, что приводит к экономии.

Главный ботанический сад  
Академии наук СССР

## СОДЕРЖАНИЕ

|   |    |
|---|----|
| К 75-летию открытия С. Г. Навашиным двойного оплодотворения у покрытосеменных растений . . . . .  | 3  |
| И. П. Белоконов, Н. Г. Холодный о С. Г. Навашином . . . . .   | 4  |
| <u>Н. Г. Холодный</u> . Чему учил С. Г. Навашина как естественный экспериментатор . . . . .   | 5  |
| М. С. Навашина. Теория С. Г. Навашина о структурном диморфизме половых ядер как основе их функционирования в двойном оплодотворении и ее дальнейшая конкретизация . . . . .         | 10 |
| Е. Н. Герасимова-Навашина, В. А. Гуляев. Некоторые данные об ультраструктуре клеток зародышевого мешка <i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr. после опыления . . . . .                | 14 |
| Д. П. Терзийски, В. А. Поддубная-Арнольди. Цитозембриологическое исследование люцерны родопской ( <i>Medicago rhodopaea</i> Vel.) . . . . .   | 20 |
| Л. Н. Кострикова. Хлоропласты зародыша и эндосперма некоторых представителей мотыльковых . . . . .  | 29 |
| М. З. Луцка, В. А. Поддубная-Арнольди. Сравнительное морфологическое и цитозембриологическое исследование диплоидной и автотетраплоидной форм <i>Nicotiana glauca</i> Grah. . . . . | 36 |
| А. С. Артемова, А. В. Яковлев. Новый сорт пшенично-пырейного гибрида Грекум 114 . . . . .   | 45 |
| <b>Морфология и морфогенез</b>  |    |
| Л. С. Лауев, В. М. Урусов. К морфолого-анатомическим особенностям хвои сосны погребальной ( <i>Pinus funebris</i> Kom.) в Приморском крае . . . . .                                 | 49 |
| Е. В. Тюрина. Анатомическое строение черешка у некоторых видов <i>Peucedanum</i> . . . . .  | 55 |
| К. П. Скипина. Морфогенез побегов ремонтантной гвоздики в закрытом грунте . . . . .   | 60 |
| <b>Физиология и биохимия растений</b>   |    |
| Е. Н. Михалева, Н. А. Сапкина, И. Н. Коновалов. Влияние заморозков на интенсивность некоторых физиологических процессов у гороха . . . . .  | 65 |
| З. И. Сидорова. Фотопериодическая реакция наперстянки шерстистой . . . . .  | 70 |
| М. Г. Николаева, М. В. Разумова. О влиянии температуры и ростовых веществ на прорастание семян тюльпана . . . . .   | 73 |
| <b>Семеноведение</b>  |    |
| Г. С. Горшков, Т. Г. Буч. Применение лабораторного воздушного сепаратора для очистки семян . . . . .  | 76 |
| В. П. Селедец. Дикорастущие злаки северной части Камчатской области и их семенная продуктивность . . . . .  | 79 |
| В. М. Дворакоская. О прорастании семян <i>Fritillaria lutea</i> Mill. и <i>F. ruthenica</i> Wikstr. . . . .   | 82 |

Зеленое строительство

П. Г. Газанов. О выращивании многолетних флоксов в Сибири и на Дальнем

Востоке ..... 84  
 С. Н. Абрамова. Семенное размножение дикорастущих тюльпанов Туркмении ..... 90

Защита растений

М. А. Бескаравайная, О. В. Митрофанова. Клематисы и их восприимчивость к мучнистой росе ..... 94

Ю. И. Кривенцов, П. Я. Чумак. О мерах борьбы с мягкой ложнощитовкой в оранжереях ..... 97

А. П. Богарада. Вредители астрагала шерстистоцветкового и предварительные рекомендации по борьбе с ними ..... 100

Информация

Ю. В. Синадский. Фитотрон в Канберре ..... 103

УДК 92 Н

Н. Г. Холодный о С. Г. Навашине. И. П. Белоконь. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 4.

Приводится краткая характеристика С. Г. Навашина как выдающегося ботаника-систематика, цитолога и эмбриолога растений, открывшего двойное оплодотворение; крупного педагога и общественного деятеля. Указывается на воспоминания о С. Г. Навашине его ученика, последователя и крупнейшего советского ученого Николая Григорьевича Холодного, Н. Г. Холодного его статья о Навашине и русском языке в 1931 г. Автором обнаружена в архиве публикуется в данном выпуске.

УДК 92 Н

Чему учил С. Г. Навашин как естествоиспытатель. Н. Г. Холодный. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 5-10.

Дается общий обзор деятельности С. Г. Навашина как крупного естествоиспытателя, основателя школы эмбриологов, новатора, блестящего экспериментатора, талантливого педагога; освещается творческий путь ученого.

УДК 92 581.3]

Теория С. Г. Навашина о структурном диморфизме половых ядер как основе их функционирования в двойном оплодотворении и ее дальнейшая конкретизация. М. С. Навашин. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 10-14.

Рассмотрены теоретические взгляды С. Г. Навашина о диморфизме половых ядер, осуществляющих двойное оплодотворение. Автор приходит к заключению, что наиболее вероятно представлены и изучены самим С. Г. Навашиним и разрабатываемые его последователями и учениками. Это представление кладет в основу диморфизма половых ядер физико-химические и биохимические факты и соображения, в первую очередь стереоизомерию соположенных ядер, возникающих в митозе. Это подтверждается как функциональными, так и структурными свойствами половых ядер и в свою очередь конкретизирует некоторые моменты клеточного деления.

Библ. 10 назв.

УДК 581.3

Некоторые данные об ультраструктуре клеток зародышевого мешка *Crepis capillaris* (L.) Wallr. Е. Н. Герасимова-Навашина, В. А. Гуляев. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 14-20.

Сообщается о первоначальных результатах исследования явлений, относящихся к происхождению полового процесса у сложноцветного *Crepis capillaris* (L.) Willr., полученных методом электронной микроскопии. Сделан ряд выводов в отношении существенных моментов строения женских половых клеток, оставшихся целыми при световой микроскопии. Получены более детальные морфофизиологические картины заключительных этапов сингамии, подтверждающих принципиальное сходство периодов полового слияния с периодами обычного митоза и указывающих на физико-химическое сродство обоих процессов. Обнаружены некоторые детали возникновения плазматических структур в результате функционирования ядер, подтверждающие представления, выдвигавшиеся С. Г. Навашиним.

Илл. 14, библ. 20 назв.

УДК 581.3:582.736

Цитоэмбриологическое исследование люцерны родопской (*Medicago rhodopaea* Val.). Д. П. Терзиевски, В. А. Поддубная-Ариольди. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 20-29.

У изученного растения установлен симультанный тип образования микроспор, двуячейковый тип мужского гаметофита, секреторный тапетум, кампилотропная, красящаяся клетчатка семязачки с двумя интегументами, многоклеточный археспорий, Polygonum-тип женского гаметофита, эфемерные антиподы, нуклеарный тип эндосперма, Sarcophylla-тип эмбрионеза, 2n=16.

Илл. 3, библ. 21 назв.

УДК 582.736:581.331

Хлоропласты зародыша и эндосперма некоторых представителей мотыльковых. Л. Н. Кострикова. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 29-35.

Изучен на живом материале эмбриогенез дробка красильного, белой акации, чины лесной, гороха посевного и фасоли обыкновенной. По красной флуоресценции в люминесцентном микроскопе обнаружены хлоропласты у всех исследованных растений в покровах семязачки, зародыше, ядерном и клеточном эндосперме. Гистохимические реакции показали локализацию крахмала в семязачке и зародышесом мешке. Дегидрогеназы и сульфгидрильные соединения локализуются, как правило, в паренхиме наружного покрова, особенно в зоне, прилегающей к зародышесому мешку, в зародыше, ядерном и клеточном эндосперме, нуцеллусе, зафуникулусе. Автор высказывает предположение, что хлоропласты покровов семязачки, зародыша и эндосперма функционально активны. Хлорофиллоносность зародыша покрыто-семенных рассматривается как прогрессивный признак.

Илл. 5, библ. 30 назв.



УДК 581.3.:633.71

Сравнительное морфологическое и цитозембриологическое исследование диплоидной и автотетраплоидной форм *Nicotiana glauca* Grah. М. З. Лунев а, В. А. Поддубна я-Арнольд и. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 36—45.

Сообщается о том, что впервые методом культуры изолированных тканей из меристемы боковых почек *in vitro* в 1969 г. М. З. Луневой и Р. Г. Бутовой была получена автотетраплоидная *Nicotiana glauca*. Морфологическое исследование показало, что автотетраплоидная *N. glauca* отличается от диплоидной меньшей пасынковостью, меньшей высотой, более поздним началом цветения, большей плотностью и округленностью листьев, большей величиной устьиц, цветка, пыльца и семян. Отмечена пониженная плодovitость автотетраплоидной *N. glauca* по сравнению с диплоидной, что объясняется отчасти нарушениями правильности течения мейоза и развития мужского гаметофита, вызвавшими значительную стерильность пыльца у автотетраплоидной *N. glauca*.

Илл. 7, библи. 11 назв.

УДК 631.11:631.52.

Новый сорт пшенично-пырейного гибрида Грекум 114. А. С. Артемова, А. В. Яковлев. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 45—48.

Дается характеристика всего пшенично-пырейного гибрида Грекум 114, сообщается о результатах конкурсного испытания его на сортоучастках, о районировании в Алтайском, Красноярском краях, Восточно-Казахстанской обл. и перспективах его дальнейшего районирования.

УДК 631.525:582.475

К морфолого-анатомическим особенностям хвон сосны погребальной (*Pinus funebris* Kom.) в Приморском крае. Л. С. Лауе, В. М. Урусов. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 49—55.

Изложены результаты измерения длины и ширины хвон, анализ 1674 срезов ее с 167 деревьев из четырех популяций сосны погребальной; подсчитано число смоляных каналов, отмечены особенности их расположения. Выявлена значительная морфолого-анатомическая изменчивость хвон как в пределах одной популяции, так и от популяции к популяции.

Табл. 3, библи. 13 назв.

УДК 581.84:581.45:592.80

Анатомическое строение черешка у некоторых видов *Peucedanum*. Е. В. Тюркина. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 55—60.

Приведены данные сравнительного изучения черешков 14 видов рода *Peucedanum*. Выявленные особенности анатомо-морфологического строения черешков являются характерными диагностическими признаками видов. Изучение черешков *P. morisonii* и *P. songoricum* в онтогенезе показывает, что расположение проводящих пучков в черешке идет от V-типа к O-типу. Для секции *Peucedanum* характерно O-образное расположение пучков и небольшое механическое влагалище. Виды секции *Selinoides* по строению черешков отличаются от секции *Peucedanum*, стоят на разных этапах эволюции от V-типа к O-типу и имеют в строении более примитивные черты.

Табл. 1, илл. 4, библи. 14 назв.

УДК 581.144/145:582.669+631.535

Морфогенез побегов ремонтантной гвоздики в закрытом грунте. К. П. Сипина. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 60—64.

Переход побегов в генеративную фазу на Черноморском побережье Кавказа происходит после образования четырех-пяти видимых узлов. Цветок на конце побега образуется после закладки 13—15 пар листьев. Растения, высаженные весной, быстрее вступали в генеративную фазу, чем растения зимней посадки.

Табл. 2, илл. 2, библи. 6 назв.

УДК 581.132.055

Влияние заморозков на интенсивность некоторых физиологических процессов у гороха. Е. Н. Михалева, Н. А. Сазкина, И. Н. Коновалов. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 65—70.

Установлено в эксперименте, что последствие пониженной температуры подавляет интенсивность фотосинтеза листьев, снижает активность фотохимических реакций у хлоропластов и подавляет активность реакции Хилла. Различия между растениями южного и северного происхождения ярче проявляются до температуры —2, —3°. При дальнейшем ее понижении изучавшиеся показатели угнетаются. Выяснено предположение, что низкая температура влияет на изменение тонкой структуры хлоропластов и нарушает механизм образования АТФ.

Илл. 3, библи. 13 назв.

УДК 581.192.035:633.881.1

Фотопериодическая реакция наперстянки шерстистой. З. И. Сидорова. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 70—72.

Короткий день (9 час.) угнетает рост растений, биосинтез ланатозидов и резко снижает морозостойкость растений. Непрерывное освещение вызывает усиление роста и биосинтеза гликозидов в первую половину первого года и особенно во второй год жизни растений. Изученные фотопериоды не ускорили развития растений, что дает основание отнести наперстянку шерстистую к группе нейтральных растений.

Табл. 1, илл. 1, библи. 7 назв.

УДК 581.142:582.57

О влиянии температуры и ростовых веществ на прорастание семян тюльпана. М. Г. Никольская и М. В. Раумова. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 73—75.

Сообщается о результатах исследования условий доразвития зародыша, способов нарушения физиологического покоя. Высказываются предположения о природе торможения прорастания. На основании опытов и изучения литературы предпринята попытка объяснения этих процессов.

Илл. 2, библи. 9 назв.

УДК 631.531.1

Применение лабораторного воздушного сепаратора для очистки семян. Г. С. Горшкова, Т. Г. Бууч. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 76—78.

В Главном ботаническом саду и Всесоюзном институте кормов проведено совместное испытание прибора для очистки небольших партий пакетных образцов семян. Дано подробное описание прибора, принципа его действия и краткое описание технологии обработки семян. Показано, что механизированная очистка в четыре-пять раз сокращает затраты времени по сравнению с ручной. Прибор может быть использован и для определения доброкачественности семян по степени выполненности.

Табл. 1, илл. 1.

УДК 631.52:633.2 (57).66

Дикорастущие злаки северной части Камчатской области и их семенная продуктивность. В. П. Сеledge. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 179—82.

Изучены в природной обстановке многолетние злаки, входящие в пионерные группировки на осыпях, обнажениях и других эродированных местах в Корьянском национальном округе; эти же виды испытаны в культуре в Ботаническом саду Дальневосточного научного центра АН СССР (Владивосток). Установлено, что семена пионерных видов обладают высокими посевными качествами и не нуждаются в предпосевной обработке. Семена сформированных ценозов прорастают замедленно. Семена из природных местобитаний могут быть использованы для создания дерновых покрытий на откосах, склонах и местах, подверженных эрозии.

Табл. 1, илл. 1, библи. 8 назв.

УДК 581.141:582.57

О прорастании семян *Fritillaria lutea* Mill. и *F. ruthenica* Wikstr. В. М. Дворак и К. В. Скаля. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 82—83.

Изложены результаты проращивания семян двух экологически контрастных видов *Fritillaria* в одинаковых температурных условиях. Опыт показал, что семена высокогорного *F. lutea* прорастают в более узком диапазоне температур, чем семена равнинного *F. ruthenica*, и процесс прорастания их растянут.

1 илл.

УДК 635.963(57)

О выращивании многолетних флоксов в Сибири и на Дальнем Востоке: П. Г. Гаганов. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 84—89.

Обобщены материалы 15-летнего изучения культуры флоксов и дан анализ результатов их перезимовки в обычные годы и в условиях особенно суровой зимы 1968/69 г. Проанализированы средние и экстремальные данные зимней температуры воздуха и почвы и высоты снежного покрова в ноябре, январе и феврале. Приведен список 55 сортов и селекций автора, в той или иной степени сохранившихся в отдельных пунктах. Предложено районирование в Сибири и на Дальнем Востоке.

Табл. 3, библи. 4 назв.

УДК 631.525:582.57

Семенное размножение дикорастущих тюльпанов Туркмении. С. Н. Абрамова. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 90—93.

Изучено прорастание семян пяти дикорастущих видов тюльпанов Туркмении и цикла развития сеянцев в первый и во второй год. У четырех видов (*Tulipa kuschkenensis*, *T. turcomanica*, *T. wilsoniana* и *T. bithaeana*) в первый же год в луковичках закладываются паряду с замещающими и пазушными почками, что обеспечивает возможность их вегетативного размножения в ювенильном возрасте. *T. micheliana* такой способностью не обладает.

Илл. 1, библи. 6 назв.

УДК 582.282.11:592.675

Клематисы и их восприимчивость к мучнистой росе. М. А. Бескаравайная, О. В. Митрофанова. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 94—97.

Приведена оценка поражаемости мучнистой росой 22 мелкоцветковых видов и форм, 8 крупноцветковых видов и сортов иностранной селекции, а также более 150 гибридных форм клематиса (ломоноса) селекции Никитского ботанического сада, из которых 10 наиболее перспективны для внедрения. Выявлены иммунные и слабопоражаемые мучнистой росой виды, сорта и гибридные формы клематиса, перспективные для озеленения и для селекционных целей.

Табл. 2, библи. 5 назв.

УДК 632.752.3 + 631.511

О мерах борьбы с мягкой ложнощитовкой в оранжереях. Ю. П. Кривенцов, П. Я. Чумаков. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 97—100.

Испытывалась система мероприятий по борьбе с опасным вредителем (*Coccis hesperidum*) субтропических растений в условиях закрытого грунта. Изучен комплекс условий, способствующих массовому размножению вредителя и мероприятий по его ограничению и уничтожению. Рекомендуется сочетание химических и агрономических способов борьбы с вредителем, а также биологический метод путем размножения специализированного паразита ложнощитовки и энтомофага *Encyrtus lecaniorum*. Приведены результаты учета поражаемости вредителя этим паразитом. Химические обработки необходимо проводить с учетом энтомофага, когда степень заселения вредителем растения превышает два балла.

Библи. 6 назв.

УДК 632.654 + 632.7:582.739

Вредители астрагала шерстистоцветкового и предварительные рекомендации по борьбе с ними. А. П. Богарда. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 100—102.

В период с 1961 по 1971 г. в УССР обнаружены следующие виды вредителей: паутинный клещ, песчаный медляк, полосатый клубеньковый и пятиточечный долгоносик, капустная совка, огневка урючалы, некоторые виды клопов, трипсы и тли. Предлагаются краткие рекомендации по борьбе с вредителями в условиях культуры с использованием агро-технического и химического методов.

Библи. 3 назв.

УДК 580.006 (94—20)

Фитотрон в Канберре. Ю. В. Синадский. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1973 г., вып. 89, стр. 103—106.

Дается описание фитотрона в столице Австралии г. Канберре: организация, устройство, объем, мощность, разнообразие создаваемых условий и т. д. Сообщение основано на впечатлениях автора от научной командировки 1972 г. в Австралию.

Илл. 3.

### ОПЕЧАТКИ

| Страница | Строка         | Напечатано                                | Должно быть                                |
|----------|----------------|---|--|
| 55       | 16 стр.        | <i>Куницына</i><br><i>Carltravulgaris</i> | <i>Куницына</i><br><i>Carlina vulgatis</i> |
| 77       | 8 стр. (слева) |   |  |

лл. ГЭС, вып. 89

Бюллетень Главного ботанического сада,  
выпуск 89

Утверждено к печати

Главным ботаническим садом Академии наук СССР

Редактор Л. К. Соколова

Технический редактор О. Г. Ульянова

Сдано в набор 11/IV 1973 г. Подписано к печати 21/VI 1973 г. Формат 70x108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Усл. печ. л. 11,2.  
Уч.-изд. л. 11,2. Тираж 1550. Бумага № 2. Тип. зак. 2043. Т-08369. Цена 1 р. 12 к.

Издательство «Наука». 103717 ГСП. Москва К-62, Подсосенский пер., 21.

2-типография издательства «Наука». 121099. Москва Г-99, Шубинский пер., 10.