

ВСЕСОЮЗНАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
имени В. И. ЛЕНИНА
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

ИНТРОДУКЦИЯ, СЕЛЕКЦИЯ И БИОЛОГИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ТОМ 92

УМВ

П-126 П103686
92 Никитский Бота-
нический сад.
Сб. науч. тр.
Ялта, 1984. О-БСК.

П103686

3

УМБ

ИНТРОДУКЦИЯ, СЕЛЕКЦИЯ И БИОЛОГИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ТОМ 92

Под общей редакцией
доктора биологических наук,
профессора А. В. Хохрина

ЯЛТА 1984

В сборнике обобщены результаты многолетних исследований по интродукции, селекции и биологии декоративных древесных растений. Ряд статей посвящен вопросам пополнения коллекций Никитского сада новыми видами, сортами и формами деревьев и кустарников, перспективными для обогащения ассортимента лесопарков, парков и зеленых насаждений на юге СССР. Часть работ посвящена более глубокому изучению биологии и экологии интродуцентов, их внутривидовой изменчивости.

Публикуемые работы содержат оригинальные теоретические положения и научно обоснованные практические рекомендации. Сборник предназначен для научных сотрудников, преподавателей, студентов и широкого круга специалистов зеленого строительства и лесного хозяйства.

РЕДАКЦИОННО-ИЗДАТЕЛЬСКИЙ СОВЕТ:

Ю. А. Акимов, В. Н. Голубев, А. А. Гостев, Т. К. Еремина, В. Ф. Иванов, В. Ф. Кольцов, И. З. Лившиц, А. И. Литшук (зам. председателя), В. И. Машанов, Е. Ф. Молчанов (председатель), Н. И. Рубцов, И. Н. Рябов, В. А. Рябов, Н. К. Секуров, Л. Т. Синько, В. К. Смыков (зам. председателя), Л. Е. Соболева, А. В. Хохрин, А. М. Шолохов, Е. А. Яблонский, А. А. Ядрев, Г. Д. Ярославцев.

**ИНТРОДУКЦИЯ, СЕЛЕКЦИЯ И БИОЛОГИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ.
 ЯЛТА, НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД, 1984**

**INTRODUCTION, BREEDING AND BIOLOGY
 OF WOODY PLANTS**

Collected scientific works

Volume 92

Under general editorship
 of Doctor of Biology
 Professor A. V. Khokhrin

In this book, the results of long-year studies on introduction, breeding and biology of ornamental woody plants are summarized. Several works are dedicated to problems of completing the Nikita Gardens' collections with new species, varieties and forms of trees and shrubs promising for enrichment of forest-parks, parks and shade-tree plantations assortment in the USSR south. Some articles are results of deeper investigation of introducients biology and ecology, their intraspecific variability.

The published works contain original theoretical theses and practical recommendations substantiated scientifically. The book is meant for scientific workers, teachers, students and wide circles of specialists in shade-tree plantations and forestry.

EDITORIAL-PUBLISHING BOARD:

Y. A. Akimov, V. N. Golubev, A. A. Gostev, V. F. Ivanov, A. V. Khokhrin, V. F. Koltsov, A. I. Lishchuk (Deputy Chairman), I. Z. Livshits, V. I. Mashanov, E. F. Molchanov (Chairman), N. I. Rubtsov, I. N. Ryabov, V. A. Ryabov, N. K. Sekurov, L. T. Sinko, V. K. Smykov (Deputy Chairman), L. E. Sboleva, A. M. Sholokhov, E. A. Yablonsky, A. A. Yadrov, G. D. Yaroslavtsev, T. K. Yeryomina.

INTRODUCTION, BREEDING AND BIOLOGY OF WOODY PLANTS.
YALTA, THE NIKITA BOTANICAL GARDENS, 1984.

17-103686



ВВЕДЕНИЕ

Коммунистическая партия и Советское правительство уделяют постоянное внимание вопросам озеленения и благоустройства городов и сел нашей страны. В основных направлениях экономического и социального развития СССР на 1981—1985 гг. и на период до 1990 г. подчеркнута необходимость создания новых, благоустроенных имеющихся зеленых зон в городах, поселках и вокруг них. Эта задача имеет первоочередное значение для Крыма, являющегося всесоюзной здравницей, где зеленые насаждения служат важным фактором восстановления здоровья и работоспособности миллионов трудящихся. Успешное решение проблем озеленения возможно лишь при условии дальнейшего развертывания научных исследований в области интродукции и селекции декоративных древесных растений, более глубокого изучения биологии и экологии экзотов.

Никитский ботанический сад более чем за 170 лет своей деятельности сыграл ведущую роль в озеленении Крыма и юга страны. Многие южные парки и зеленые насаждения созданы преимущественно из посадочного материала, интродуцированного, отселекционированного и выращенного Никитским садом.

В настоящем сборнике научных трудов отдела дендрологии и декоративного садоводства Никитского ботанического сада обобщаются многолетние исследования по интродукции и биологии прежде всего новых видов, сортов и форм деревьев, кустарников и лиан, перспективных для озеленения юга СССР. В статьях содержатся оригинальные научные результаты по интродукции, селекции, внутривидовой изменчивости, репродуктивной биологии растений, даны обоснованные практические рекомендации по обогащению ассортимента декоративных древесных растений.

А. В. ХОХРИН,
доктор биологических наук

ЗНАЧЕНИЕ ДИССИММЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ И СЕЛЕКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Среди теоретических проблем все более важное значение для интродукции и селекции древесных растений приобретают вопросы внутривидовой изменчивости [12]. Очевидно, каждый растениевод должен хорошо знать неоднородность того вида, с которым он работает. В этом смысле изучение внутривидовой изменчивости должно служить отправным пунктом любого биологического исследования. С методических позиций выявление внутривидовой изменчивости с целью интродукции и селекции растений может проводиться в трех направлениях: а) исследование существующей в естественных популяциях природной изменчивости особей; б) изучение изменчивости особей, наблюдающейся при переносе растений в культуру; в) изучение изменчивости при индуцированном мутагенезе [8]. При этом наиболее важным этапом работ является искусственный отбор форм и сортов, отличающихся хозяйствственно-ценными признаками и свойствами: продуктивностью, декоративностью и устойчивостью к неблагоприятным условиям среды и болезням.

С. А. Мамаев [9], развивая положения своего нового подхода к биологической изменчивости и отбору, который отражает влияние ведущего фактора на варьирование признаков, выделил и исследовал следующие формы изменчивости: эндогенную, половую, индивидуальную, хронографическую, экологическую и географическую.

Настоящая статья посвящена новому вопросу — диссимметрической форме изменчивости и ее значению при интродукции и селекции древесных растений. Что же мы понимаем под диссимметрической изменчивостью? Для ответа на этот вопрос важно подчеркнуть следующее фундаментальное положение: все материальные объекты в природе разделяются на два рода — диссимметрические и недиссимметрические. Это обобщение было сделано Луи Пастером [10] еще в середине прошлого столетия. Диссимметрической он называет такую фигуру, которая не может быть совмещена со своим зеркальным изображением, а недиссимметричная фигура совмещается с ним простым наложением. Отсюда следует, что недиссимметрические объекты в природе реализуются в одной конфигурации, а диссимметрические — в двух, которые относятся друг к другу как оригинал и его зеркальное изображение. Одну из этих фигур именуют правой, а другую — левой. Ю. А. Урманцев [13], развив теорию диссимметризирующих, то есть вызывающих правизну и левизну факторов, дает более полное определение: «Диссимметрическими называются такие объекты, которые:

а — изменяются при зеркальном отражении в некоторых отношениях вплоть до противоположности; б — не совмещаются вследствие этого со своими зеркальными отражениями; в — существуют в одной, двух и более, чем в двух, модификациях».

Левизна-правизна широко распространены в живой и неживой природе. И, как указывает академик А. В. Шубников [22], «проблема диссимметрии всевозможных материальных образований — естественных и искусственных — является одной из важнейших проблем современной науки. Она представляет большой интерес для биологов, кристаллографов, химиков, физиков, математиков, искусствоведов, философов и специалистов по многим другим областям знания».

Таким образом, под диссимметрической изменчивостью мы понимаем изменчивость таких признаков и свойств, которые связаны с левизной-правизной органов и организмов. Диссимметрическая изменчивость включает в себя явления энантиоморфизма, стереоморфизма и гомо-антидромии [17]. Прежде чем рассмотреть их сущность и значение для интродукции и селекции древесных растений, остановимся на методике изучения диссимметрической изменчивости древесных растений.

Методика изучения диссимметрической изменчивости древесных растений

Диссимметрия у растений встречается в виде левых и правых листьев, хвоинок, побегов и вьющихся стеблей, косослоя древесины, проводящих сосудов и трахеид, корней, цветков и соцветий, шишек, плодов, семян и т. д. Из всего многообразия проявления морфологической диссимметрии у растений мы выбрали для изучения диссимметрию филлотаксиса, то есть левизну-правизну побегов. Филлотаксис — старая ботаническая проблема, скрывающая математические закономерности в строении растений, но биологическая роль левого и правого филлотаксиса совершенно не изучена, поэтому исследования в этом направлении перспективны. Не случайно Г. Вейль [3], один из крупнейших математиков XX ст., по этому поводу писал: «Я опасаюсь, что современные ботаники относятся ко всему учению о филлотаксисе менее серьезно, чем их предшественники».

Левые и правые побеги образуются у растений с очередным или витковым листорасположением. Н. П. Кренке [7] первым из ботаников понял, что «с теоретической стороны ясна необходимость углубленного изучения левизны-правизны у растений». Он ввел в ботанику термины и символы: левый — L (*Laevus*), правый — D (*Dextrum*) и рацемичный — R (*Racematus*), которые мы здесь и используем.

Диссимметрическая изменчивость нами изучалась у сосны крымской (*Pinus pallasiana* Lamb.), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour), тополя

бальзамического (*Populus balsamifera* L.) и у других древесных растений (всего 10 видов), имеющих винтовое листорасположение и моноподиальный тип ветвления.

Определение L- и D- побегов по направлению основной спирали листорасположения. Для тех видов растений, у которых листья располагаются спирально с хорошо заметными междуузлями, простой моделью L- и D- побегов будет форма левого и правого одноходового винта. Рассмотрим, например, побеги тополя бальзамического,

у которого листья расположены по винтовой линии на заметном расстоянии друг от друга (рис. 1). Чтобы различить L- и D- побеги, необходимо всегда соблюдать два условия. Первое — поступательное движение винтовой линии примем по направлению от основания побега к его верхушке, то есть от предшествующего нижнего листа к последующему верхнему. Второе — вращательное движение должно быть направлено от исходного листа к последующему по короткой дуге. Выбор кратчайшего расстояния соответствует универсальному принципу природы — закону наименьшего действия, который выражает наиболее вероятное и выгодное взаимодействие двух тел. При соблюдении этих условий образуется винтовая спираль, соединяющая поочередно все листья, по которой нетрудно различить L- и D- форму побегов по следующему правилу левого и правого винта: если основная спираль

Рис. 1. Побеги тополя бальзамического:
а — левый — L; б — правый — D.

идет справа вверх налево по кратчайшему пути, то это будет левый побег (рис. 1а); если основная спираль закручивается слева вверх направо по кратчайшему пути, то это будет правый побег (рис. 1б).

Таким образом, предлагаемая нами методика позволяет объективно и однозначно определить левую и правую формы побегов по основной спирали листорасположения.

Важно заметить, что вышеописанные правила определения левизны-правизны побегов находятся в полном соответствии с более строгими понятиями о левой и правой системах прямоугольных координат, которые лежат в основе общепринятых представлений о левизне-правизне пространства в математике и физике.

Определение L- и D- побегов по соотношению парастих. У побегов, которые имеют короткие междуузлия, основную спираль листорасположения выделить трудно. В этом случае листья, расположенные очень близко друг к другу, образуют много второстепенных винтовых линий — парастих. Моделью таких побегов могут служить многоходовые левые и правые винты.

Предлагаемая нами методика определения L- и D- побегов по количественному соотношению парастих основана на следующих закономерностях филлотаксиса: чем толще побег и короче междуузлия, тем больше образуется парастих. Число их не случайно, оно подчинено известному ряду Фибоначчи: 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55 и т. д., где каждое число, начиная с 3, равно сумме двух предыдущих. На одном побеге можно выделить несколько семейств парастих, идущих по левому и правому винту и различающихся по углу подъема, а также по числу и длине винтовых спиралей. Мы предлагаем выражать их взаимосвязь дробью, в которой число парастих какого-либо семейства, идущих по левому винту, надо записывать всегда в числите, а число парастих любого семейства, закручивающихся по правому винту, — в знаменателе. Как правило, число парастих, идущих справа вверх налево, не равно числу парастих, идущих слева вверх направо, поэтому такие побеги диссимметричны. Нами установлено, что левовинтовому ходу основной спирали соответствует следующий левый ряд парастихных дробей: $\frac{1}{2}, \frac{3}{2}, \frac{3}{5}, \frac{8}{2}, \frac{8}{5}, \frac{8}{13}, \frac{21}{13}$ и $\frac{21}{34}$. А правовинтовому ходу генетической спирали соответствует обратный правый ряд парастихных дробей: $\frac{2}{1}, \frac{2}{3}, \frac{5}{3}, \frac{2}{8}, \frac{5}{8}, \frac{13}{8}, \frac{13}{21}$ и $\frac{34}{21}$ [15].

Следовательно, направление единственной основной спирали всегда совпадает с направлением 3, 8 и 21-й парастих. Зная левый и правый ряды парастихных дробей, нетрудно установить левизну-правизну побега или шишк. Например, если у побега сосны крымской хорошо выражены три парастихи, идущие влево, а пять — вправо, то дробь $\frac{3}{5}$ свидетельствует, что побег левый (рис. 2а); тогда как правый побег имеет обратное соотношение парастих — $\frac{5}{3}$ (рис. 2б). По такому же правилу определяется левизна-правизна шишек.

Приведем формулу взаимосвязи числа парастих в семействе с углом их подъема и окружностью побега:

$$n = \frac{\operatorname{tg} \alpha \cdot \pi d}{t}$$

где n — число парастих в семействе;

α — угол подъема парастих;

t — высота подъема или расстояние между двумя парастихами, измеренное по вертикали;

πd — длина окружности побега.

Это соотношение нами получено в результате преобразования формулы для угла подъема резьбы многоходового винта [6].

Таким образом, число паразитов в семействе прямо пропорционально углу их подъема и толщине побега и обратно пропорционально расстоянию между паразитами по вертикали. Из формулы ясно, что при постоянной толщине побега все паразиты взаимосвязаны между собой и с основной спиралью.

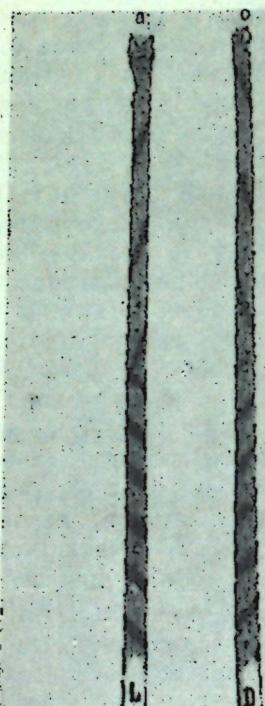


Рис. 2. Побеги сосны крымской:
а — левый — L (3/5);
б — правый — D (5/3).

Побеги. Диссимметрию как статистический показатель выражаем через коэффициент декстральности, то есть вероятность или долю правых побегов (ветвей, стволов) от их общего числа в конкретной совокупности. Зависимость формы последующего побега от формы предыдущего определяли с помощью коэффициента корреляции для качественных признаков [11].

Энантиоморфизм древесных растений

Энантиоморфизм понимается как существование в популяции зеркальных форм. У древесных растений это явление обусловлено следующей закономерностью: при строго моноподиальном типе ветвления направление винтовой спирали листорасположения на центральных побегах, образующих ствол, сохраняется из года в год [20]. Каждая популяция изученных видов состоит из де-

ревьев-левшей (L-форм) и деревьев-правшей (D-форм), различающихся по филлотаксису на стволе как левые и правые винты. Всего изучено 336 популяций сосны обыкновенной (47 тысяч особей) и 23 популяции других видов (5 тысяч особей). Этот материал позволил выявить некоторые общие закономерности по встречаемости L- и D-форм древесных растений [17]. Не обнаружены такие популяции, которые состояли бы только из L- или только из D-форм. В любых экологических условиях энантиоморфы прорастают совместно, являясь внутривидовыми симпатрическими формами, и распределяются они независимо друг от друга. Численное соотношение L- и D-форм в популяциях близко один к одному, но не остается постоянным. Кривая распределения популяций сосны по коэффициенту декстральности имеет два максимума, что свидетельствует о разнородности выборок и адаптивной неравноценности энантиоморф [16]. Доля D-форм в популяциях варьирует от 0,30 до 0,70. Средняя их доля равна $0,489 \pm 0,003$, а L-формы — $0,511 \pm 0,003$. Таким образом, среди 47 тыс. особей сосны L-формы встречаются чаще, чем D, на 2,12%. Это различие хотя и незначительное, но достоверное ($t=3,78$). По частоте встречаемости энантиоморф можно выделить три типа популяций: 1 — с преобладанием L-формы; 2 — с преобладанием D-формы и 3 — с равным числом энантиоморф.

Итак, каждая популяция деревьев, имеющих моноподиальное ветвление и винтовое листорасположение, по левизне-правизне филлотаксиса на стволе состоит из двух изомерных совокупностей, которые мы называем энантиоморфными изопопуляциями [18].

Очень устойчивое, почти равночисленное соотношение L- и D-форм древесных растений позволяет предположить, что энантиоморфизм генетически сбалансирован, подобно половому диморфизму. Важно выяснить, какие экологические факторы нарушают это равновесие в пользу той или иной формы. С этой целью изучалась встречаемость энантиоморф сосны обыкновенной в естественных и искусственных насаждениях.

Исследования проводили в нескольких географических пунктах, резко отличающихся по природным условиям (табл. 1). Установлен факт большой разнородности выборок по частоте встречаемости L- и D-форм, хотя лишь в одной из них отклонения от равновероятного достоверны (проба 8). Напрашивается вывод об экологической неравноценности энантиоморф сосны и существенном влиянии на их соотношение климатических факторов. Была подмечена тенденция численного преобладания D-форм подроста под пологом леса, а L-форм — сеянцев в теплице. На открытых местах наблюдалось их равночисленное соотношение. Опираясь на закон больших чисел, мы проверили достоверность этой тенденции, объединив соответствующим образом весь материал (табл. 2).

Таблица 1

Соотношение энантиоморф сосны обыкновенной
в различных географических пунктах

Местонахождение, тип леса и происхождение молодняков	Учтено особей, шт.			P(D)	χ^2_1
	всего	L	D		
Карелия, Петрозаводский лесхоз; с. вересковый; подрост	123	70	53	0,43	2,34
Северный Урал; Печерский лесхоз; с. беломошник; подрост	201	96	105	0,52	0,40
Северный Урал, Ираельский ЛПХ; с. зеленомошник; подрост	126	67	59	0,47	0,51
Северный Урал, пос. Малая- Пера; с. зеленомошник; подрост	140	68	72	0,52	0,12
Средний Урал, Уральский лес- хоз; с. травяной; подрост	421	201	220	0,53	0,86
Средний Урал, Талицкий лес- хоз; с. травяной; подрост	329	156	173	0,51	0,88
Средний Урал, Белоярский лес- хоз; с. травяной; подрост	268	146	122	0,46	2,14
Южный Урал, Катав-Ивановский лесхоз; с. орляковый; подрост	911	496	415	0,46	7,02
Казахстан, Бармашинский лес- хоз; культуры	483	224	259	0,54	2,54
Белоруссия, Поставский лес- хоз; культуры	600	323	277	0,46	3,52
Крым, Ай-Петри, Ялтинский горно-лесной заповедник; культуры на высоте 1100 м	100	42	58	0,58	2,56
Итого:	3702	1889	1813	0,49	22,89

Общий критерий соответствия $X^2_1 = 1,56 < X^2_{0,5} = 3,84$.

Критерий разнородности $X^2_{10} = 21,33 > X^2_{0,5} = 18,31$.

Таблица 2

Влияние экологических условий на встречаемость энантиоморф
сосны обыкновенной (по данным 1967—1974 гг.)

Экологические условия, объекты	Число выбо- рок, шт.	Учтено особей, шт.			P(D)	χ^2_1
		всего	L	D		
Под пологом леса, подрост	46	5884	2831	3053	0,52	8,37
На открытом месте, культуры	144	17428	8732	8696	0,50	0,07
В теплице, опытные посевы на Среднем Урале	146	23651	12325	11326	0,48	42,28
Всего...	336	46963	23888	23075	0,49	14,10

Из табл. 2 видно, что под пологом леса D-форма подроста сосны встречается чаще, чем L-форма, на 4%. Такое различие статистически достоверно ($X^2_1 = 8,37 > X^2_{0,1} = 6,63$). Это позволяет считать D-форму сосны более устойчивой в экстремальных условиях. В теплице, наоборот, по численности достоверно на 4% преобладает L-форма сеянцев сосны ($X^2_1 = 42,28 > X^2_{0,1} = 6,63$). В культурных на открытом местоположении энантиоморфы сосны встречаются с одинаковой частотой ($X^2_1 = 0,07 > X^2_{0,05} = 3,84$). Таким образом, экстремальные экологические условия нарушают равночисленное соотношение L- и D-форм древесных растений. Это означает, что энантиоморфы сосны адаптивно неравноценны и, очевидно, имеют неодинаковое микроэволюционное значение.

Другими авторами установлено существенное влияние разных типов леса на встречаемость L- и D-форм сосны обыкновенной в естественных насаждениях Псковской области [4] и ели европейской в Карелии [1]. Интересные исследования по встречаемости L- и D-форм у кокосовой пальмы проведены Т. А. Дэвисом [23]. Изучив более 46 тыс. особей, произрастающих на плантациях в 22 районах севернее экватора и в 11 районах южнее его, он пришел к выводу, что в северном полушарии L-формы кокосовых пальм встречаются чаще, чем D-формы. Хотя доля первых составляет 51,39%, это различие достоверно. А в южном полушарии, наоборот, D-формы встречаются с большей частотой, чем L-формы. Доля правых здесь равна 52,61%. Это различие тоже статистически существенно. В общей же сложности L- и D-формы пальм встречаются в соотношении один к одному. Дэвис считает, что левизна-правизна у пальмы под воздействием каких-то причин (наиболее вероятной из них является влияние магнитного поля Земли) сдвигается в ту или иную сторону.

Нами изучалось также влияние высоты над уровнем моря на встречаемость L- и D-форм сосны крымской в лесных культурах Алуштинского лесхоззага (150 м над ур. м.) и на яилах Ай-Петри (1100 м над ур. м.). В первом случае наблюдается тенденция преобладания правых, во втором — левых форм. Так, у подножия гор из 456 деревьев в возрасте 15 лет было 244 D-формы и 212 L-формы, а в горах Ай-Петри из ста деревьев того же возраста 52 — L-формы, 48 — D-формы. Однако эта разница недостоверна.

Более существенные различия между L- и D-формами древесных растений установлены по урожайности плодов и шишек: у кокосовой пальмы более продуктивны L-формы [24], а у кедра сибирского [14], сосны крымской [19] и сосны обыкновенной [5], наоборот, — D-формы. В то же время между энантиоморфами древесных растений пока не установлено достоверных различий по росту, смолопродуктивности, физико-механическим свойствам древесины и другим признакам [17].

Однако установленные рядом авторов существенные различия между L- и D-формами древесных растений по таким важнейшим

биологическим показателям, как встречаемость и плодоношение, свидетельствуют, что энантиоморфизм играет важную роль в распространении и сохранении видов. Следовательно, его нельзя не учитывать при интродукции, селекции и размножении древесных растений. Очевидно, что при создании семенных плантаций хвойных прививкой, посадкой или отбором, предпочтение следует отдавать правой форме деревьев как более устойчивой и более урожайной.

Стереоморфизм древесных растений

При изучении диссимметрии кроны было обнаружено, что как L-, так и D-формы деревьев (по стволу) образуют левые и правые побеги первого, второго и высших порядков, но с различной вероятностью. При этом L- и D-побеги высших порядков не могут свободно комбинироваться с L- и D-побегами низших порядков. Вероятности появления L- и D-ветвей последующих порядков зависят от вероятностей (долей) существования L- и D-ветвей предыдущих порядков и левизны-правизны ствола. Так возникло представление о существовании особого явления у древесных растений — стереоморфизма, обусловленного пространственным и количественным отношением L- и D-побегов в надземной части дерева как их структурной колонии [17].

Исследование стереоморфизма сосны крымской проводилось в Алуштинском лесхоззаге Крымской области, Алуштинском лесничестве (кв. 84) на одновозрастных культурах. Посадка 1959 г., размещение деревьев в ряду через 0,75 м, между рядами — 2 м. Местоположение возвышенное, около 150 м над ур. м. Почвы горно-лесные суглинистые. На этом участке в 1968 г. была заложена постоянная пробная площадь для проведения стационарных наблюдений. На пробе учтено 456 деревьев, у которых определена левизна-правизна стволов, ежегодно учитывались приросты, продолжительность жизни хвои, количество шишек на дереве, их диссимметрия и другие признаки.

В 1974 г. на данном участке, когда возраст культур составлял 15 лет, было взято для анализа диссимметричного строения кроны 24 модельных дерева. У них все ветви первого порядка определялись за последние десять лет, а ветви второго порядка — только в пятой-шестой мутовках сверху (1970—1969 гг.), от которых получены далее побеги третьего порядка. Всего изучен 2031 боковой побег (табл. 3).

Из таблицы 3 видно, что L-форма сосны крымской на всех трех порядках ветвления образует больше левых, а D-форма, наоборот, — больше правых побегов. Неравночисленное соотношение левых и правых побегов обусловливает диссимметрию кроны, которую можно достаточно точно определить по доле D-побегов первого порядка. В таблице 3 представлены усредненные данные. В действительности, как показали более широкие исследования,

Таблица 3

Диссимметрическое строение кроны L- и D-форм сосны крымской в возрасте 15 лет (стереоморфизм)

Форма ствола, число моделей	I порядок			II порядок			III порядок			Полная вероятность сочтаний побегов	
	побеги	шт.	доля	побеги	шт.	доля	побеги	шт.	доля		
L, 12 шт.	409	0,86		L	276	0,90	L	72	0,85	0,658	
				D	32	0,10	D	8	0,80	0,068	
D, 12 шт.	66	0,14		L	16	0,13	L	2	1,00	0,018	
				D	109	0,87	D	—	0,00	0,00	
L, 57 шт.	34	0,19		L	151	0,81	L	4	0,30	0,036	
				D	33	0,19	D	9	0,70	0,085	
D, 12 шт.	434	0,88		L	14	0,06	L	1	0,33	0,008	
				D	2	0,67	D	—	0,00	0,015	

L- и D-деревья (по стволу) сильно дифференцированы по диссимметрии кроны. Здесь установлена следующая важная закономерность: между левизной-правизной стволов и отходящих от них ветвей существует переменная по тесноте и знаку корреляционная связь, которая зависит от экологических условий и типа развития дерева [17]. Эти типы названы нами стереоморфами.

СТЕРЕОМОРФИЗМ	ДИССИММЕТРИЧНЫЕ ФОРМЫ		ЭНАНТИОМОРФИЗМ
	левая изопопуляция	правая изопопуляция	
Процент правых побегов в кроне высокий			
Процент правых побегов в кроне средний			
Процент правых побегов в кроне низкий			

Рис. 3. Схема основных стереоморфных типов деревьев (□ — левые, ■ — правые побеги, в кроне, %).

Явление стереоморфизма означает существование в популяции таких типов деревьев, которые имеют одинаковое направление филлотаксиса на стволе, но различную диссимметрию кроны; или различное направление спиралей листорасположения на стволе, но равные или неравные доли L- и D-побегов в кроне. Стереоморфные деревья не являются зеркальными образованиями по отношению друг к другу. Стереоморфизм — сложная форма диссимметрического полиморфизма древесных растений. Для выявления стереоморф необходимо установить пространственные и количественные взаимоотношения L- и D-побегов в системе ствол—крона.

Стереоморфы скоррелированы с важнейшими биологическими и хозяйствственно-ценными свойствами древесных растений: их адаптивностью, устойчивостью, ростом и плодоношением [17]. Несколько упрощая представление о диссимметрической изменчивости, мы выделяем шесть основных стереоморф (рис. 3).

Совершенно очевидно, что явление стереоморфизма надо учитывать при интродукции и селекции древесных растений.

Явление гомо-антидромии древесных растений

Ботаники XIX ст., изучая филлотаксис, установили интересное явление, но недостаточно исследовали его значение. Сущность этого явления состояла в следующем: «Главная спираль при переходе со стебля на ветвь часто изменяет свое направление: если на стебле она шла справа налево, то на ветви она будет идти слева направо. Спираль, изменяющая свое направление таким образом, называется антидромной; спираль, не изменяющая своего направления при переходе со стебля на ветвь, называется гомодромной»* [2].

Н. П. Кренке [7], развивая дальше представление об этом явлении, обнаружил «три зоны частного взаимодействия»: 1 — главного побега со своими листьями; 2 — главного побега с отходящими от него симподиями и 3 — боковых моноподий со своими листьями и со своими симподиями. Это было крупное открытие в ботанике, до сих пор, однако, должным образом не оцененное и не изученное. Если Луи Пастер [10] установил взаимодействие диссимметрических молекул между собой и с организмами, то Н. П. Кренке [7] открыл взаимодействие между диссимметрическими органами растений, которое следует назвать эффектом Кренке. Однако он располагал ограниченным экспериментальным материалом и установил только положительные корреляции или «энантиосоответствия», полагая, что они связаны с формообразовательными процессами.

Нами было изучено 24 насаждения сосны обыкновенной в возрасте до 40 лет с диссимметрическим анализом 3235 деревьев и бо-

* Дословно от греческого: дромос — «ходящий», анти — противоположный.

лее 39 тыс. побегов. В результате установили, что направление и теснота корреляционной связи между левизной-правизной стволов и отходящих от них побегов в зависимости от экологических условий варьирует от +0,68 до -0,54. При этом в молодняках сосны на открытых местоположениях наблюдается положительная связь, а под пологом леса — отрицательная. Чем лучше условия существования, тем теснее положительная связь. Это особенно выражено у сосны крымской с изменением высоты над уровнем моря (табл. 4).

Таблица 4
Корреляция диссимметрии кроны с левизной-правизной стволов
у сосны крымской в разных экологических условиях
(возраст 15 лет)

Местонахождение культуры	Форма ствола	Особей, шт.	Число боковых побегов, шт.			P (D)	Коэффициент корреляции
			L	D	всего		
У подножия гор (150 м над ур. м.). Алуштинский лесхоззаг	L D	12 12	409 57	66 434	475 491	0,14 0,88	+0,73± ±0,015
На Ай-Петри (1100 м над ур. м.). Ялтинский горно-лесн. заповедник	L D	10 10	342 122	106 344	448 466	0,24 0,74	+0,50± ±0,025
Всего..		44	930	950	1880	0,51	—

Показатель гомо-антидромной связи отражает не только уровень адаптации популяций, но и их продуктивность. Так, средняя высота культуры сосны в возрасте 15 лет составила в Алуштинском лесхоззаге 358 см, а на Ай-Петри — 259 см, то есть в 1,4 раза ниже.

Явление гомо-антидромии зависит не только от экологических условий, но и от типа развития дерева, его индивидуальных особенностей. На рис. 3 показано, что существуют стереоморфные типы деревьев, которые различаются по числу гомодромных и антидромных побегов в кроне (знак при символе энантиоморфизма отражает направление связи и степень гомодромии). При этом выделяются у L- и D-форм деревьев сильногомодромные, средне-гомодромные и слабогомодромные типы, которые положительно коррелированы с ростом по высоте и диаметру стволов [20].

Гомодромные и антидромные побеги сосны, образующиеся в кроне дерева, функционально неравнозначны по отношению к экологическим факторам — свету, температуре и осадкам. Гомодромные побеги имеют более высокое соотношение в хвое хлорофилла $a:b$, чем антидромные, и чаще образуются в условиях полной освещенности; антидромные же преобладают при недостатке света.

Это позволяет считать гомодромные побеги световыми, антидромные — теневыми. Доля гомодромных побегов в кроне сосны крымской возрастает с увеличением годовых осадков и с понижением температуры в июне (рис. 4). В общем случае гомодромный тип ветвления преобладает при благоприятных метеорологических условиях, антидромный — при неблагоприятных. Все это значит, что существует гомо-антидромный механизм адаптации древесных растений, обусловленный нормой реакции генотипов [21]. Биологическая разнокачественность гомодромных и антидромных побегов проявляется и при вегетативном размножении. В пределах клона тополя бальзамического саженцы из гомодромных черенков растут быстрее на 30—35%, чем из антидромных; приживаемость прививок хвойных из гомодромных компонентов привоя и подвоя в пять раз выше, чем из антидромных.

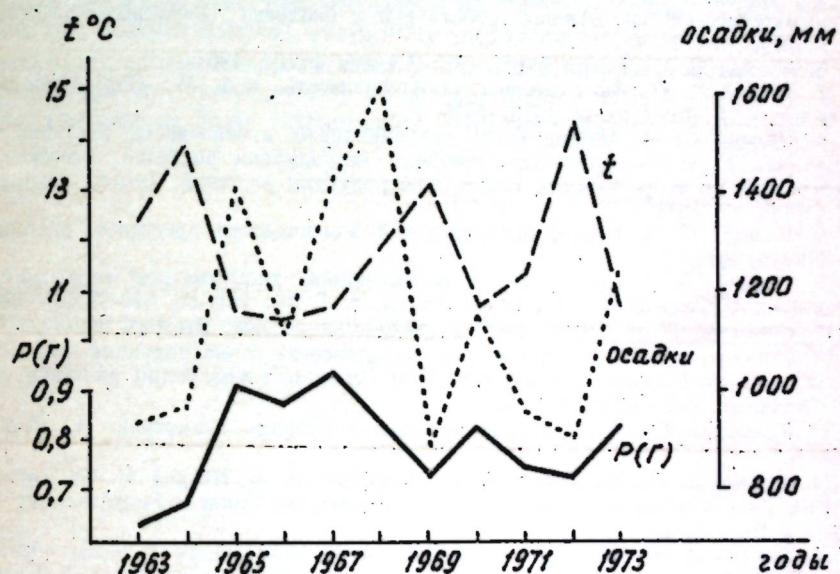


Рис. 4. Гомо-антидромный механизм адаптации сосны крымской к метеорологическим факторам: температура июня ($^{\circ}\text{C}$), годовые осадки (мм), доля гомодромных побегов — $P(G)$.

Таким образом, все эти данные свидетельствуют о важном значении диссимметрической изменчивости при интродукции, селекции и размножении древесных растений. Явления энантиоморфизма, стереоморфизма и гомо-антидромии требуют нового подхода при индивидуальном отборе лучших деревьев в популяции и подборе родительских пар при скрещиваниях на высокую комбинационную способность для получения гетерозисного потомства, а также при семенном и вегетативном размножении. Изучение диссимметрической изменчивости, обусловленной зеркальной изомерией побегов, раскрывает ранее неизвестные закономерности формиро-

вания пространственной структуры деревьев и их популяций, углубляет представления о биологических и экологических свойствах древесных растений, создает предпосылки для развития нового научного направления — стереобиологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бакшаева В. И., Платцина Н. В., Юнгина Т. Е. Диссимметрия шишек и качество семян ели европейской.— «Проблемы развития лесной промышленности и лесного хозяйства Карелии». Тезисы докладов III научно-техн. конференции. Петрозаводск, 1974.
2. Бородин И. П. Курс ботаники. СПб, 1884.
3. Вейль Г. Симметрия. М.: Наука, 1968.
4. Голиков А. М. Формы сосны обыкновенной в естественных насаждениях Псковской области.— В кн.: Восстановление леса на северо-западе РСФСР. Л.: Изд-во ЛенНИИЛХ, 1978.
5. Голиков А. М. Гроздешишечная форма сосны обыкновенной в связи с диссимметрией.— В кн.: Лесная геоботаника и биология древесных растений. Тула, 1979.
6. Иванов М. Н. Детали машин. М.: Высшая школа, 1964.
7. Кренке Н. П. Феногенетическая изменчивость, т. 1, М.: Изд-во Биолог. ин-та им. К. А. Тимирязева, 1933—1935.
8. Мамаев С. А. Исследование внутривидовой изменчивости растений — важнейшая научно-теоретическая проблема интродукции растений. Всесоюзная конференция по теоретическим основам интродукции растений. Тезисы докладов АН СССР, М., 1983.
9. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972.
10. Пастер Л. Исследования о молекулярной диссимметрии естественных органических соединений. Избранные труды, т. 1, М.: Изд-во АН СССР, 1960.
11. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа, 1967.
12. Скворцов А. К. Внутривидовая изменчивость и интродукция растений. Всесоюзная конференция по теоретическим основам интродукции растений. Тезисы докладов АН СССР, М., 1983.
13. Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль, 1974.
14. Хохрин А. В., Шилоносов В. И., Кирсанов В. А., Петров М. Ф. Диссимметрия, рост и урожай шишек кедра сибирского на Урале.— Растительные ресурсы, 1969, т. 5, вып. 3.
15. Хохрин А. В. Методика отбора правых и левых форм у сосны обыкновенной и других пород.— В кн.: Леса Урала и хозяйство в них, вып. 5, Свердловск: Изд-во НТО лесн. пром-сти, 1970.
16. Хохрин А. В. Диссимметрический полиморфизм *Pinus sylvestris* на Урале. Межвуз. науч. труды «Лесная геоботаника и биология древесных растений», вып. 3, Брянск, 1975.
17. Хохрин А. В. Внутривидовая диссимметрическая изменчивость древесных растений в связи с их экологией. Автореф. дис. на соиск. учен. степени докт. биол. наук. Свердловск, 1977.
18. Хохрин А. В. Фенетика диссимметрических признаков сосны крымской. Тезисы II съезда Всесоюз. об-ва генетиков и селекционеров. Л., 1977.
19. Хохрин А. В. О различии левой и правой форм сосны крымской по урожаю шишек.— Лесн. журнал, 1980, № 3.
20. Хохрин А. В. Диссимметрическая изменчивость и стереобиология сосны обыкновенной.— Экология, 1981, № 3.
21. Хохрин А. В. Гомо-антидромный механизм адаптации сосны крымской на онтогенетическом и популяционном уровне.— Бюл. Никитск. ботан. сада, 1981, вып. 3(46).

22. Шубников А. В. Проблема диссимметрии материальных объектов. М.: Изд-во АН СССР, 1961.
23. Davis T. A. The dependence of yield on asymmetry in coconut palms. J. of Genetics, 58, I, 1963.
24. Davis T. A. Leaf spiral and yield in coconuts. Reprinted from: Nature, 204, 1964.

SIGNIFICANCE OF DISSYMMETRICAL VARIABILITY WHEN INTRODUCING AND BREEDING WOODY PLANTS

A. V. KHOHRIN

Summary

An idea of the dissymmetrical variability of woody plants connected with levo-and dextrorotation of shoots is given. It was shown that the dissymmetrical variability including phenomena of enantio-morphism, stereomorphism and homo-antidromy stipulates different adaptation and productivity of woody plants which needs to take into account at their introduction, breeding and propagation.

НОВЫЕ ДЛЯ КРЫМА ДРЕВЕСНЫЕ ИНТРОДУЦЕНТЫ

Настоящей статьей продолжается серия сообщений [1, 2] о результатах интродукционного испытания за последние годы новых для дендрофлоры Крыма деревьев и кустарников (табл. 1, 2).

Из хвойных древесных растений наибольший интерес для зеленого строительства и лесного хозяйства представляют успешно интродуцированные нами виды сосен: с. Арманди, с. остистая, с. Купера, с. грубая, с. дурангензис, с. Торрея, с. Тунберга и другие [3], а также засухоустойчивый кипарис Саржента из Калифорнии, плакучая форма лузитанского кипариса, гибридная форма тиса. Типичный представитель древнесредиземноморской дендрофлоры — эфедра листоватая (кокандская), очевидно, с успехом может использоваться в посадках на сухих эродированных склонах, которых так много в Крыму. Культурные формы кипарисовиков Лавсона из-за их низкой засухоустойчивости неперспективны для практического использования. Интродуцированные виды лиственниц и торрея крупная имеют в арборетуме Никитского ботанического сада лишь коллекционное значение.

Среди новых интродуцированных покрытосемянных деревьев и кустарников прежде всего выделяется очень редкое восточноазиатское растение из семейства алангиевых — алангиум платанолистный, для лучшего произрастания которого требуются регулярный полив и почвы с пониженным содержанием карбонатов кальция. Крупнейшие в нашей стране коллекции барбарисов и кизильников пополнены десятью новыми видами, разновидностями, гибридными и культурными формами. Декоративными и неприхотливыми растениями являются барбарис каллианта, б. гиалаика, б. манипурский, кизильник Ватерери и другие. Однако следует учитывать, что все эти кустарники относятся к ксеромезофитам различной степени ксерофитизации, поэтому летом требуют поддерживающего полива. Деревья и кустарники восточноазиатского происхождения составляют подавляющее большинство растений, интродуцированных нами за последние три-четыре года. Это прежде всего быстрорастущие деревья — типичные представители листопадной мезофитной дендрофлоры Китая и Японии: гледичия корейская, малотус японский, поупартия Форди, идезия многоплодная, каштан кубарчатый, орех Катаяна, ирга азиатская, афананта шероховатая, каркас трехжилковый, павловния Фаргези. Из новых интродуцированных восточноазиатских вечнозеленых лиственных деревесных растений для декоративного садоводства представляют значительный интерес дафнифиллюм крупностебельчатый — небольшое деревце с крупными простыми кожистыми листьями; лжеайва китайская — полувечнозеленое деревце с темно-желтыми плодами; кизильник Ватерери — гибрид-

Таблица 1

Хвойные деревесные растения, впервые интродуцированные в Крым

Название растения	Область естественного распространения	Жизненная форма	Происхождение семян	Бакхорск Hypoxytropis Hypoxylon Hypoxylon hypopeltata Hypoxylon cinnabarinum			Год и место посадки в арборетуме
				1	2	3	
Сем. Cupressaceae							
<i>Chamaecyparis lawsoniana</i> (A. M.) Parl. „Kramerii“	Культурная форма	взД	Португалия, ФРГ, Эссен	1/26	+	1982, М(2), 1975, к. 107(2)	
		6		3,0			
				3,56			
				6			
				1			
				0,39			
				3			
				1,20			
С. l. „Triomf van Boskoop“	"	взД	ФРГ, Эссен	150	+	1972, М(1), 1980, к. 107(2)	
С. l. „Versicolor“	"	взД	ФРГ, Эссен	475	-	1977, М(1), 1975, М(3)	
С. l. „Aurea“	"	взД	ФРГ				
С. l. „Lutea“	"	взД	ФРГ, Бонн				
С. l. „Minima Glauca“	"	взД	ФРГ				
С. l. „Fraseri“	Parl. „Fraseri“	взД	ФРГ, Бонн				

1	2	3	4	5	6	7
<i>Cupressus lusitanica</i> Mill. „Pendula“	Культурная форма	взД 4 1,75	Португалия, Кашкобра	215	++	1977, к. 94(1)
<i>C. sargentii</i> Jeps. (<i>C. sargentii</i> var. <i>sargentii</i> Jeps.)*	Калифорния, чапараль	7 2,10	США, Вашингтон	33	+++	1975, к. 5(1); 1980, к. 91(1)
<i>Sabina bermudiana</i> L. Antoine	Бермудские о-ва	взД 6 1,58	Австралия, Сидней	180	+	1980, М(1), к. 91(1)
Сем. Pinaceae						
<i>Larix leptolepis</i> Gord. (<i>L. japonica</i> Carr.)	Япония	лпД 4 1,40	Польша	127	+	1978, к. 234(2)
<i>L. suksaszewii</i> Djil. (<i>L. archangelica</i> Laws.)	Сев. европ. части СССР, Урал, частично Зап. Сибирь	лпД 8 2,34	Калининград, ботан. сад	41	+	1978, М(2)
Сем. Taxaceae						
<i>Taxus×media</i> "Hicksii" (<i>T. cuspidata</i> × <i>T. baccata</i>)	Гибрид	взД 5 0,35	ФРГ, Эссен	523	+	1980, к. 229(1)
<i>Torreja grandis</i> Fort.	Вост. Китай	взД 13 1,53	США		хлорозит	1970, к. 21(2)

1	2	3	4	5	6	7
Сем. Ephedraceae						
<i>Ephedra foliata</i> C. A. Mey (<i>E. kockiana</i> Regel)*	Иран, Туркмения, Ближний Восток	лпК 5 0,50	Ташкент, ботан. сад		+++	1980, 24 уч. (2)
<i>E. tweediana</i> C. A. Mey	Аргентина	взК 2 1,10	Аргентина, Буэнос-Айрес	317	1976, к. 216(6)	

Окончание табл. 1

Условные обозначения: лпД(К) — листвопадное дерево (кустарник); взД(К) — вечнозеленое дерево (кустарник); вzd(К) — высота растения, м; в гр. одинацдастый знак (—) обозначает очень незасухоустойчивые растения (собственно мезофильы), (+) — растения незасухоустойчивые (ксеромезофиты низкой степени ксерофитизации), (++) — растения средней засухоустойчивости (ксеромезофиты высокой степени ксерофитизации). Более подробно шкала засухоустойчивости описана нами ранее (1); в гр. двенадцатой в группе М — парк Монтедор, Пр. п. — Приморский парк, 24 уч. — 24 участок (сад, непрерывного цветения), М. у. — маслинный участок; * — растение рекомендовано для производственного размножения.

Листственные древесные растения, впервые интродуцированные в Крым

Название растения	Область естест- венного распро- странения	Фамилия	Сроки фенофаз:												Любые распространен- ные виды	Метод исследования
			4	5	6	7	8	9	10	11	12					
Сем. Agavaceae																
<i>Cordyline australis</i> (Forst.) F. Hook.	Новая Зеландия	взД 5,5 1,20	Испания, ботан. сад Бланже									++ 1981, 24 уч. (1)				
<i>C. indica</i> (Forst. f.) Steud.	Новая Зеландия	взД 3 2,70	ФРГ, Эссен									++ 1981, 24 уч. (1)				
Сем. Alangiaceae																
<i>Alangium plati- folium</i> (Sieb. et Zucc.) Harms*	Китай, Хубей; Япония	лпК 5 2,70	Ташкент, ботан. сад	148	28/IV	28/X	30/VI	30/VIII 21/X	+	1980, к. 232 (1); 1982, M(2)						
Сем. Berberidaceae																
<i>Berberis</i> × "Barba- rossa" Watson et Ahrendt*	Гибрид	пвзК	Англия	97	8/IV	23/XI	12/VII 28/VII	15/XI	+							
<i>Berberis calliantha</i> Mulligan*	Юго-вост. Тибет (пров. Тэнзано), 244 м над ур. м.	пвзК 6 2,00	Англия	133	5/XI	22/XI	22/VI	6/VIII 19/XI	+	1982, Пр. п. (4)						
<i>B. dictyophylla</i> var. <i>epruinosus</i> Schneid.	Китай	лпК 5 0,84	Голландия	114	7/IV	26/X	8/V	3/VII 22/X	+	1982, Пр. п. к. 169(1)						

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Продолжение табл. 2					
												1	2	3	4	5	6
<i>B. gyalaiaca</i> Ahrendt*	Юго-вост. Тибет, 3500 м над ур. м.	пвзК 4 2,30	США, Ва- шингтон	80	14/IV	26/X	20/VI	24/VIII 28/X	+	1982, Пр. п. (1)							
<i>B. humido-umbrosa</i> var. <i>inornata</i> Ahrendt	Китай, Юго-зап. Сычуань, Юго- вост. Тибет	лпК 4 1,19	Англия	72	20/IV	22/XI	21/IV	31/V 15/XI	+	1982, Пр. п. (1)							
<i>B. manipurana</i> Ahrendt*	Гималаи: Манингур	взК 5 1,25	Бельгия	20	24/IX	10/XI	5/V	22/V 30/X	++	1981, 24 уч. (1)							
<i>Nandina domestica</i> var. <i>leucocarpa</i> Makino	Центр. Китай	взК 6 0,53	Япония, Киото	118	21/IV	20/V	6/VII 28/VIII	5/IX	++	1982, М. ю озера (1)							
Сем. Bignoniacae																	
<i>Paulownia fargesii</i> Franch*	Китай, Сев.-вост. Сычуань	лпД 2 2,10	Франция, Париж														
Сем. Caesalpini- aceae																	
<i>Gleditsia koraien- sis Nakai</i>	Япония; Корейский п-ов	лпД 5 1,91	Польша	41	18/IV	16/XI	11/VI	30/VIII 5/IX	+	1982, к. 18 (3)							
Сем. Cistaceae																	
<i>Cistus</i> × <i>caneescens</i> Sweet (C. albi- dus × C. creticus)	Гибрид	взК 3 0,74	ФРГ, Берлин; Франция Арабес	50	5/IV	—	5/V	12/VIII	++	1982, М(3); 1982, М(2)							

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Сем. Cornaceae												
<i>Aucuba himalaica</i> Hook. f. et Thoms (<i>A. japonica</i> var. <i>himalaica</i> Dipp.)*	Вост. Гималаи	изК 5 0,90	Батуми	29/IV	23/IV	7/V					+	1983, к. 44 (1)
<i>Cornus asperifolia</i> Michx. (<i>C. microcarpa</i> Nash.)	Сев. Америка: от Онтарио до Флориды, Канзаса и Техаса	изК	Голландия	398	29/IV							1980, к. 1 (2)
Сем. Daphniphyllaceae												
<i>Daphniphyllum</i> <i>macropterum</i> Miq.*	Китай; Япония; Корейский п-ов	вздц 5 1,00	Батуми	29/IV	21/VI							1982, к. 49 (3)
Сем. Euphorbiaceae												
<i>Mallotus japonicus</i> (Thunb.) Muell.- Arg.*	Вост. Азия	изД 4 2,57	Батуми	253	19/IV	15/XI	12/VII	23/VIII	16/X		+	1981, 24 уч. (2); 1982, к. 19(3)
<i>Poupartia fordii</i> Hemsl.*	Япония	изД 6 3,60	Япония, Осака	165	26/IV	18/XI					+	1982, к. 57 (1)
Сем. Fabaceae												
<i>Coronilla valentina</i> L. (<i>C. stipularis</i> Lam.)	Испания и на восток до Далмации	изК 3 1,26	Испания	33				9/VI	28/IX	++	+ 1980, к. 5(3) 1981, 24 уч. (1)	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Сем. Flacourtiaceae												
<i>Idesia polycarpa</i> Maxim.	Марокко	изК 3 1,12	США	47								1981, 24 уч. (2)
Сем. Grossulariaceae												
<i>Ribes nevadensis</i> Kellogg.	Китай; Япония	изД 4 2,00	Япония: Киото, Осака	227	29/IV	19/XI	13/VI	29/VI			-	1977, к. 57 (2); 1982, к. 19 (1); 1980, к. 8 (1)
Сем. Hamamelidae												
<i>Hamamelis mollis</i> Oliv. „Brevipetala“	Сев. Америка: Орегон, Калифорния, Невада	изК 4 1,31	Калифорния	121	4/IV	25/XI	13/V	3/VI	6/VIII	+	1982, к. 27 (1)	
Сем. Hippocrateaceae												
<i>Aesculus turbinata</i> Blume	Япония	изК 4 0,80	ФРГ	371	29/III		5/III	23/IV			+	1980, к. 87 (2)
Сем. Hippocastanaceae												
<i>Aesculus</i>	Бельгия	94	6/IV	1/XII							-	1980, к. 27 (1)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Сем. Juglandaceae											
<i>Juglans cathayensis Dode*</i>	Центр. и Зап. Китай	лпД $\frac{4}{2,30}$	Москва, Ташкент	226	9/IV	21/XI	29/IV				+
<i>Cen. Lauraceae</i>	<i>Lindera angustifolia Cheng</i>	лпК $\frac{6}{2,30}$	Сочи	29/IV	9/II	22/IV	7/V	25/X	+	1982, М (2)	
<i>Cem. Oleaceae</i>	<i>Fraxinus lanuginosa</i> var. <i>serrata</i>	лпД $\frac{4}{1,43}$	Япония, Токио	151	18/V	2/XII				+	1980, М. у. (1)
<i>Ligustrum tschonoskii</i> var. <i>glabrescens</i> Koidz.	Япония	лпК $\frac{7}{0,69}$	Япония, Хоккайдо	168	15/IV		9/VI	17/VI	1/XI	+	1981, М. у. (1)
<i>Syringa × hyacinthiflora</i> (<i>S. oblata</i> \times <i>S. vulgaris</i>)	Гибрид.	лпК $\frac{5}{0,95}$	Голландия	62	20/III		11/V	29/V	6/IX	+	1980, М. у. (1)
<i>S. oblata</i> var. <i>digitata</i> (Nakai) Rehd.	Китай; Япония	лпК $\frac{4}{0,93}$	КНДР, Пхеньян	405	12/IV	24/XI	10/IV	9/V	11/X	+	1980, М. у. (1)
<i>Cem. Rosaceae</i>	<i>Amelanchier asiatica</i> var. <i>sinica</i> Schneid.	лпД $\frac{5}{2,20}$	Ташкент, богат. сад	107	20/IV	24/XI	12/V	25/V		-	1982, к. 62 (1)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Продолжение табл. 2											
<i>Armeniacaria manshurica</i> (Maxim.) Koehne	Китай, Маньчжурия	лпД $\frac{96}{1,50}$	Хабаровск, дендрарий								1981, 24 уч. (1)
<i>Cotoneaster dammeri</i> "Skogholm"	Культурная форма	взК	ФРГ, Эссен	366			11/V	12/VI	5/X	++	1981, 24 уч. (2)
<i>C. microphyllus</i> var. <i>melanotrichus</i> (Franch.) Handl.-Mazz.	Китай	лпК $\frac{4}{0,40}$	ФРГ		22/V	25/XII	18/VI	18/X	++	1982, 24 уч. (1)	
<i>C. nitaibellis</i> Hort.		лпК $\frac{8}{1,32}$	Голландия	593					29/XI	+	1982, М (1)
<i>Coloneaster walerianus</i> Exell.	Гибрид	взК $\frac{5}{2,00}$	ФРГ, Эссен	179	2/IV	15/XI	23/V	15/VI	11/X	++	1982, М (1)
<i>Pseudocydonia sinensis</i> (Dunn.) Cours.		пвзДц	Япония								1980, к. 232; 1982, М (3)
<i>Stephanandra incisa</i> (Thunb.) Zabel*	Япония; Корейский п-ов	лпК $\frac{3}{0,90}$									+ 1982, М (3)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Сем. Rutaceae												
<i>Zanthoxylum schinifolium</i> Sieb. et Zucc.*	Вост. Китай, Япония; Корейский п-ов	взК <u>4</u> 0,79	Япония, Кито	53 4/V	—	2/VIII 31/X	20/V	+	1982, к. 104 (1)			
<i>Z. stenophyllum</i> Hemsl.	Зап. Китай	лпК	Венгрия	103 20/IV	15/XI	23/V	12/VI	++	1982, к. 104 (2)			
Сем. Styracaceae												
<i>Styrax wilsonii</i> Rehd.	Зап. Китай	лпК	Англия	280 24/IV	13/XI	10/VI	29/VI	25/IV	+			
Сем. Ulmaceae												
<i>Aphanantha aspera</i> (Bl.) Planch.*	Вост. Китай, Япония; Корейский п-ов	лпД <u>4</u> 2,70	Япония	64 23/IV	6/XII			+	1982, М (1)			
<i>Celtis trinervis</i> Roxb.	Гималаи	лпД <u>4</u> 2,87	Испания	52 3/V	9/XI			+	1982, к. 62 (1)			

ная культурная сильнорослая форма с продолжительным и обильным цветением; культурная форма кизильника Даммери — сильнорослый кустарник с распростертыми ветвями, образующими подушку около 45 см высотой; заноксилюм шинолистный — очень декоративный вечнозеленый кустарник; акубба гималайская, отличающаяся от типичной акуббы японской более длинными узкими листьями и компактным габитусом куста.

Интродуцированные из Средиземноморья вечнозеленые кустарники с пониженной зимостойкостью — гибридный ладанник седоватый и вязель Валентина — оказались очень засухоустойчивыми и продолжительно цветущими растениями на Южном берегу Крыма.

Испытанные мезофитные виды североамериканского происхождения немногочисленны (смородина невадская, ясень каролинский, кизил шероховатолистный), а новозеландские кордилины, выращиваемые в открытом грунте в течение шести лет, на зиму требуют обязательного укрытия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Куликов Г. В. Результаты интродукции новых для Крыма лиственных древесных растений (1970—1980 гг.). — Труды Никитск. ботан. сада, 1980, т. 82.
2. Куликов Г. В. Древесные растения, впервые интродуцированные в Крым. — Бюл. Никитск. ботан. сада, 1983, вып. 50.
3. Подгорный Ю. К., Куликов Г. В. Интродукция сосен в Крым в 1972—1982 гг. — Бюл. Никитск. ботан. сада, 1982, вып. 49.

INTRODUCED TREE SPECIES NEW FOR THE CRIMEA

G. V. KULIKOV

Summary

A brief information on results of trials of 59 species, varieties and cultivated forms having been introduced in the Crimea for the first time is presented; they belong to 38 genera and 25 families: Data on their natural distribution, life form provenance, duration of seed germination, phenology, drought-resistance, size of plants in certain age and planting sites in Arboretum of the Nikita Botanical Gardens are given.

БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ СОСНЫ, ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В СЕВЕРНЫЙ КРЫМ

Род *Pinus* L. содержит около 100 видов, распространенных в различных широтах северного полушария [5] и имеющих важное народнохозяйственное значение. Большинство видов сосен отличается малой требовательностью к почве, высокой зимостойкостью и засухоустойчивостью, что очень ценно, если их использовать для создания различных защитных насаждений и озеленения аридных районов юга СССР.

В лесах Крымского полуострова в диком состоянии произрастают три вида сосны. В различных парках Южного берега Крыма и арборетуме Никитского ботанического сада насчитывается 35 видов, интродуцированных из разных эколого-географических областей [6].

В различных районах северной части полуострова встречаются шесть интродуцированных видов [2]. Наибольшее распространение, однако, здесь пока получила лишь сосна крымская, которая в последние годы широко используется как в озеленении городов и населенных пунктов, так и при облесении непригодных для сельскохозяйственного использования земель. Остальные же виды встречаются в единичных экземплярах в различных коллекционных насаждениях. Основными причинами столь ограниченного количества видов сосны в северном Крыму являются, на наш взгляд, недостаточная интродукционная работа и довольно слабая изученность их в различных типах насаждений и районах.

В связи с этим в Степном отделении Никитского ботанического сада с 1961 г. развернуты работы по интродукции и испытанию многих новых видов хвойных, в том числе и сосны, чтобы обогатить состав зеленых насаждений районов северного Крыма.

Степное отделение расположено в переходной части от предгорной к степной зонам северного Крыма в 20 км от Симферополя. Климат характеризуется некоторой континентальностью. Лето в основном засушливое и жаркое. Так, в отдельные дни температура воздуха поднимается до 35—40°, а на почве — до 60°, в зимнее же время она падает до —18—27,6°. Среднее количество осадков составляет 350—440 мм, а в 1971 г. выпало лишь 255 мм. Большая их часть выпадает летом в виде ливневых дождей, меньшая — весной. Относительная влажность воздуха в летние месяцы не превышает 45—49%. Почвы — южный карбонатный чернозем.

В процессе интродукционного изучения феноритмов растений делали их визуальную оценку по отношению к гидротермическому режиму, вредителям и болезням, а также проводили биометрические и другие сопутствующие наблюдения.

Растения в течение лета поливали регулярно до высадки их на постоянное место, то есть до пяти-семилетнего возраста, в зависимости от биологических особенностей вида. Затем в большинстве случаев они находились в неорошаемых условиях.

Ниже приводится характеристика биоэкологических особенностей девяти видов и культиваров сосны, интродуцированных в разные годы и в настоящее время находящихся в насаждениях Степного отделения Никитского ботанического сада. Описание видов растений (для удобства расположено в порядке латинского алфавита) дано здесь по следующей схеме: название вида (на латинском и русском языках), естественный ареал, краткая биоэкологическая характеристика и рекомендации по дальнейшему хозяйственному использованию.

Pinus ayacahuite Ehrenb. — Сосна мексиканская веймутова. Естественный ареал: горы Мексики и Гватемалы, на высоте 2300—3400 м над ур. м. Дерево до 30 м высоты с ширококонической кроной, свисающей тонкой и длинной (до 30 см) серовато-зеленого цвета хвоей.

Выращена из семян, полученных в 1963 г. из оптово-розничной базы (Москва). Растет довольно быстро, декоративна. В возрасте девяти лет растения имели высоту 1,8 м и диаметр ствола 4,5 см. В настоящее время (возраст 19 лет) отдельные деревья достигли высоты 6,7 м с диаметром ствола 13,3 см.

Ранее неоднократно, но безуспешно вводилась в арборетум Никитского ботанического сада. Растения росли плохо и гибли из-за сухости климата. Ныне на Южном берегу Крыма нигде не встречается.

В 1968 г. несколько растений для испытания были переданы Симферопольскому спецлесхоззагу, где они были высажены в дендрарий. Растут вполне успешно.

В условиях Степного отделения довольно зимо- и засухоустойчива (хотя при поливах растет лучше). Светолюбива. Хвоя распускается в первой декаде апреля, цветет в мае. Шишки созревают в конце октября. Семена не всхожие.

Вид, заслуживающий использования в озеленении районов северного Крыма и в аналогичных по климатическим условиям районах юга страны.

P. halepensis Mill. — С. алеппская. Естественный ареал: западная часть Средиземноморья; Сирия и Палестина. Дерево 10—20 м высоты с округлой кроной и раскидистыми ветвями. Выращена из семян, полученных из отдела дендрологии и декоративного садо-годства Никитского ботанического сада в 1961 г., путем использования массовых посевов семян с последующим отбором зимостойких форм. Вид весьма засухоустойчив, но теплолюбив. Поэтому попытки введения его в другие регионы нашей страны оказались безуспешными. Так, в условиях южных районов Узбекистана и Таджикистана растения вымерзали почти до корня при морозах до —18° [4], а на Альшеронском полуострове (близ Баку)

ку) сильно повреждались при температуре -15° и полностью погибали при -18° [1].

Отобранные же нами зимостойкие формы растений перенесли без повреждений морозы (хотя и кратковременные) до $-27,6^{\circ}$ еще в шестилетнем возрасте [3] и в настоящее время вполне успешно растут. Растения в возрасте девяти лет имели такие показатели по высоте: максимальная — 4,2 м, минимальная — 2,7 м, средняя — 3,4 м, а диаметр стволов — соответственно 9,5; 6,4 и 7,4 см. Растения за вегетационный период, как правило, образуют до четырех приростов. В настоящее время деревья достигли высоты 11,0 м с диаметром ствола 26,1 см.

Некоторое количество отобранных растений высажено для испытания в прибрежной части Евпатории (пансионат «Лучистый» и детский комплекс имени Терешковой), где они показывают лучшие, чем у нас, результаты роста и развития. Так, растения одного возраста с нашими достигли высоты 12,5 м. Плодоношение здесь также лучше, чем в условиях Степного отделения Никитского сада.

Начало распускания почек в первой, а иногда во второй декадах апреля, конец роста — во второй декаде октября. Цветет во второй декаде мая. Завязывание шишечек весьма незначительное, семена слабой всхожести.

Очень засухоустойчива и светолюбива. При загущенных посадках нижние ветви отмирают и деревья оголяются. Однолетние побеги частично повреждаются летним или концевым побеговыми (Evetria duplana Hb.).

Чтобы решить вопрос о продвижении вида в другие районы, необходимо получить растения второго поколения от посевов семян морозостойких форм с тем, чтобы их испытать затем в различных почвенно-климатических условиях.

P. pallasiana Lamb. — С. крымская. Естественный ареал: южный Крым, западное Закавказье, Малая Азия. Дерево до 25 м высоты с широкоокруглой кроной.

Выращена из семян, полученных в 1961 г. из семенной лаборатории Никитского ботанического сада. Растет довольно медленно, особенно в первые годы. В возрасте девяти лет растения имели высоту 1,9 м и диаметр ствола 5,3 см, а в 21 год — соответственно 7,5 м и 22,6 см.

Хвоя распускается в первой декаде апреля, а верхушечные почки закладываются в первой декаде июня. Цветет в начале мая.

Вредителями и болезнями не повреждается. Весьма засухоустойчива и зимостойка. В результате всего этого с. крымская получила (особенно в последние годы) довольно широкое распространение в северном Крыму как в озеленении, так и облесении непригодных для сельскохозяйственного использования земель.

P. pithyusa Stev. — С. пицундская. Естественный ареал: Западное Закавказье (от Анапы до Пицунды и Миоссеры).

Неоднократно вводилась семенами, полученными из дендрария Сочинской НИЛОС, а также из семенной лаборатории Никитского ботанического сада. Однако, будучи теплолюбивой, она вымерзала. В 1979 г. введена семенами, полученными также из Сочи. Растет довольно быстро. За вегетационный период образует до четырех приростов. В настоящее время растения имеют высоту 1,3—1,5 м с диаметром ствола у корневой шейки до 20—26 см. Засухоустойчива.

Из-за повышенного теплолюбия в районах северного Крыма распространение может получить весьма ограниченное.

P. ponderosa Dougl. — С. желтая. Естественный ареал: запад Северной Америки. Дерево до 50 и более метров высоты с узко-конической кроной.

Впервые была введена в 1963 г. семенами, полученными из Лесостепной опытно-селекционной станции (Липецкая обл.). Рост медленный. Так, растения в пятилетнем возрасте имели высоту 10—13 см с диаметром стволиков от 0,5 до 0,7 см. За годы наблюдений повреждений морозами не отмечалось, довольно засухоустойчива. К сожалению, растения после пересадки на постоянное место погибли.

Повторно завезена трехлетними сеянцами в 1982 г. из Центрального республиканского ботанического сада АН УССР (Киев).

Как весьма устойчивый вид заслуживает дальнейшего испытания.

P. strobus L. — С. веймутова. Естественный ареал: Северная Америка. Дерево до 40—50 м высоты.

Неоднократно вводилась семенами, полученными в разные годы из Лесостепной опытно-селекционной станции. Однако сеянцы в возрасте двух-трех лет погибали от хлороза.

В 1978 г. повторно завезена двухлетними сеянцами из Краснокутской опытной станции садоводства (Харьковская обл.). Вполне зимостойка, но требовательна к влажности воздуха и почвы. В 1983 г. растения высажены на постоянное место в дендрарий.

Как весьма декоративный вид заслуживает дальнейшего испытания.

P. stankewiczi Fom. — С. Станкевича. Естественный ареал: южный Крым — от Балаклавы до мыса Айя и вблизи Судака. Дерево до 25 м высоты.

Выращена из семян, полученных из семенной лаборатории Никитского ботанического сада в 1961 г. Растет довольно быстро, особенно в молодости. Так, растения в трехлетнем возрасте достигали высоты более 1 м, в девятилетнем — 2,7 м с диаметром ствола 8,2 см, а в 22 года — соответственно 6,5 м и 22,5 см.

Хвоя распускается в первой декаде апреля. Цветет в начале мая. Семена пока не всхожие.

Засухоустойчива, но теплолюбива. При морозах $-21,5^{\circ}$ повреждается хвоя.

Возможно применение в западной части северного Крыма на защищенных от холодных ветров участках.

P. silvestris L. — С. обыкновенная. Естественный ареал: Западная Европа; европейская часть СССР и Сибирь. Дерево до 40 м высоты.

Выращена из семян, полученных в 1962 г. из Кировоградской области. В первые пять лет растет медленно, затем быстрее. В девяностилетнем возрасте растения достигали высоты 1,8 м с диаметром ствола 15,8 см.

Распускание хвои в середине мая, цветение в начале мая. Шишки созревают в октябре. Семена имеют хорошую всхожесть.

Зимостойка. Вполне удовлетворительно переносит засушливые условия лета. Однако лучше растет при поливах. Однолетние побеги повреждаются вредителем — концевым или летним побеговьюном (*Evetria duplana* Hb.).

Из декоративных садовых форм в насаждениях Степного отделения растет с. пирамидальная — f. *fastigiata* Carr. (pyramidalis hort.).

Как вид, так и садовая форма вполне пригодны для озеленения районов северного Крыма.

Кроме названных выше видов за 1961—1983 гг. испытывались *P. P. edulis* Engelm., *flexilis* James., *funebris* Kom., *koraiensis* Sieb., et Zucc., *murrayana* Balf., *peuce* Gris., *pinea* L., *ponderosa* Dougl., *radiata* Don., *sibirica* (Rupr.) Mayg., и *scopulorum* Lemm., которые погибли в процессе испытания в возрасте трех-четырех лет из-за несоответствия почвенно-климатических условий района интродукции биологическим особенностям интродуцированных растений.

Выводы

1. Из сохранившихся в различных насаждениях Степного отделения Никитского сада видов для широкого использования в озеленении районов северного Крыма можно рекомендовать следующие виды сосен: крымскую, мексиканскую веймутову, обыкновенную и ее садовую пирамидальную форму; для ограниченного применения (из-за теплолюбия) — с. судакскую. По этой же причине непригодна для названных районов и с. пицундская. Другие два вида (с. веймутова и желтая) требуют дальнейшего испытания, так как полученных данных недостаточно.

2. Отобранные морозостойкие формы растений с. алеппской хотя и переносили кратковременные морозы до $-27,6^{\circ}$, однако чтобы решить вопрос о широком ее использовании в озеленении необходимо получить растения второго поколения от посевов семян морозостойких форм, а затем испытать их в различных почвенно-климатических условиях.

3. Интродукция и первичное изучение некоторых видов сосен в условиях Степного отделения Никитского ботанического сада

1961—1983 гг. показали, что потенциальные возможности рода *Pinus* L. для интродукции в районах северного Крыма довольно велики. Особый интерес в этом отношении представляют виды из дендрофлоры Северной Америки и Средиземноморья. Выходцы именно из этих флористических областей обнаруживают в наших условиях наибольшую устойчивость к неблагоприятным условиям внешней среды, что может обеспечить успех в дальнейшей их интродукции и при использовании в зеленом строительстве не только в районах северного Крыма, но и в большинстве регионов юга нашей страны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ахун-заде И. М., Шутов П. А. Эльдарская сосна. Баку, 1949.
2. Григорьев А. Г. Хвойные экзоты предгорного и степного Крыма. — Труды Никитск. ботан. сада, 1974, т. 58.
3. Григорьев А. Г. Массовый посев семян и индивидуальный отбор морозостойких форм при интродукции. — Бюл. Главн. ботан. сада АН СССР, 1972, вып. 83.
4. Кормилицын А. М. Итоги интродукции древесных и кустарниковых пород в субтропических районах Средней Азии. Автореф. дис. на соиск. учены. степени канд. с.-х. наук.
5. Малеев В. П. Род. *Pinus* L.— В кн.: Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. Т. I, М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1949.
6. Подгорный Ю. К. Аннотированный каталог сосен арборетума Никитского ботанического сада. Ялта, 1972.

BIOECOLOGICAL PROPERTIES OF PINE SPECIES INTRODUCED IN THE NORTHERN CRIMEA

A. G. GRIGORYEV

Summary

Results of introduction and primary study of biological characters of nine pine species under conditions of the Steppe Division of the Nikita Botanical Gardens during 1961—1983 are discussed; now these pines grow in plantings of various types.

Pine species for both wide and limited use in setting green-belts in the Northern Crimea, as well as promising ones for further trial in landscape gardening have been selected. Most prospective sources of initial material for pine species introduction are shown.

З. К. КЛИМЕНКО,
кандидат биологических наук;

К. И. ЗЫКОВ,
кандидат технических наук;

С. Н. СЕМИНА,
кандидат биологических наук

ИНТРОДУКЦИЯ И СЕЛЕКЦИЯ САДОВЫХ РОЗ НА ЮГЕ УССР

Мировой ассортимент роз в настоящее время насчитывает не менее 20 000 сортов, относящихся почти к 44 садовым классам или группам [11, 12].

Садовые розы — основная промышленная культура юга УССР. Они широко используются в озеленении, а также на срез в открытом и закрытом грунте.

В XIX ст. наиболее важным научным центром интродукции роз в России и на Украине был Никитский ботанический сад. Работа по интродукции роз и созданию здесь коллекции была начата в 1812 г. Х. Х. Стевеном. В 1824 г. она была продолжена Н. А. Гартвисом, который способствовал распространению по стране лучших иностранных и отечественных сортов роз. Уже в первые годы организации Никитского ботанического сада в коллекции роз насчитывалось около ста сортов [9]. К 1822 г. коллекция увеличилась на 280 сортов [3]. В 1855 г. около 300 сортов было интродуцировано из Франции, Германии и Люксембурга [2]. В начале XX ст. коллекционный фонд роз состоял уже из 2629 сортов, видов и разновидностей [6].

Во время Великой Отечественной войны коллекция садовых роз Никитского сада погибла. Благодаря помощи специалистов Главного ботанического сада АН СССР и ГДР здесь была вновь создана одна из крупнейших в стране коллекция садовых роз, насчитывающая теперь 2100 сортов и 100 видов и форм роз. В настоящее время Никитский сад является главным центром интродукции садовых роз в УССР. Наличие карантинного питомника позволило осуществить непосредственный ввоз новых сортов, видов и форм из-за рубежа.

В коллекции Никитского сада представлены сорта из 24 садовых групп: альба, бенгальских, бурбонских, французских, дамасских роз, грандифлора, Роз Кордеса, гибридов розы лютеа, ругоза, полиантовых, пимпинеллифолия, миниатюрных, мускусных, нуазетовых, плетистых, полуплетистых, плетистых крупноцветковых, чайных, моховых, центифольных, ремонтантных, флорибунда, чайно-гибридных и почвопокровных. Коллекция состоит из сортов, полученных из США, Англии, Испании, Франции, ФРГ, Италии и других стран. Дикие виды собраны, главным образом из южных засушливых районов Средней Азии, Кавказа и Крыма.

В задачу интродукционной работы входит привлечение в коллекцию Никитского сада мирового сортового, видового и формового разнообразия роз, его испытание, всестороннее изучение биологических и декоративных особенностей; выделение сортов для промышленного разведения, обновления производственного ассортимента открытого и закрытого грунта на юге Украины, а также для использования в селекционной работе по получению новых отечественных сортов роз, приспособленных для культивирования в жарких и засушливых южных условиях.

В основу принятой нами методики первичного сортоизучения интродуцированного материала положены методика госсортоиспытания сельхозкультур и принципы сортооценки декоративных растений, разработанные в Главном ботаническом саду АН СССР В. Н. Быловым [1].

По этой методике дается первичная оценка интродуцированных сортов, выделяются перспективные, а также делается сравнительная их оценка и отбор лучших образцов для массового размножения.

Сорта роз распределяются по садовым группам, окраске, длительности вегетационного периода, высоте, назначению. Сорта оцениваются как по декоративным признакам, так и по хозяйственно-биологическим свойствам. Учитывается вся совокупность декоративных, хозяйственных и биологических особенностей. И только после этого лучшие сорта отбирают для массового размножения.

Внутри садовых групп сорта распределяют по основным окраскам (с учетом тональности), по срокам цветения (ранние, средние, поздние), высоте (высокие, средние, низкие), практическому использованию (для групп, одиночных посадок, вертикального озеленения, срезки, выгонки).

В итоге проводится отбор лучших сортов в указанных подгруппах.

Первичную оценку делали в период массового цветения по пятибалльной шкале по комплексу декоративных признаков: окраске, форме, размеру цветка, обилию цветения, приспособленности к местным условиям, устойчивости к болезням и вредителям. Из дальнейшего изучения исключали малоценные в декоративном отношении сорта. Оставляли сорта, получившие оценку не ниже четырех баллов.

При оценке хозяйствственно-биологических признаков и свойств учитывали продуктивность цветения, период цветения, общую устойчивость к неблагоприятным условиям, устойчивость к болезням и способность к вегетативному размножению.

Окончательную оценку, отбор и рекомендацию в промышленный ассортимент делали после сравнения того или иного сорта с другими сортами.

В результате многолетнего изучения интродуцированных сортов различных садовых групп установили, что для выращивания в южных районах УССР наиболее перспективны розы из следующих

групп: чайно-гибридной, флорибунда, грандифлора, плетистой почвопокровной, миниатюрной и Роз Кордеса.

Продолжительность периода цветения роз (один из важнейших признаков) колеблется в Крыму от 24 до 208 дней.

Есть сорта с ранним, средним и поздним сроком цветения.

В составе коллекции имеются сорта миниатюрных и плетистых роз, которые в условиях Южного берега Крыма обильно цветут уже в апреле — начале мая. К ним относятся сорта: миниатюрные — Bit O'Sunshine, Roslini, Rouletii; плетистые — Fortunes Double Yellow; Rosa banksiae Aiton, R. banksiae „Alba”; R. banksiae Lutea; R. fortuneana Lemaire.

Большинство сортов имеют средний срок цветения (в мае — первой половине июня). Позднецветущие сорта цветут с середины июня и в июле.

В условиях Южного берега Крыма у роз наблюдается от одного до пяти периодов цветения. Наиболее обильным является первое цветение, длившееся 40—60 дней и наступающее у большинства сортов в конце мая. Второе цветение длится в среднем 43 дня. У некоторых сортов после первого цветения при наступлении сильной жары в июле-августе его интенсивность резко уменьшается, а иногда цветение и вовсе прекращается. В то же время ряд роз выделяется обильным цветением и в наиболее жаркий период лета. Сюда относятся чайно-гибридные сорта: Dame de Coeur, Gloria Dei, Mabella, Pascali, Royal Dane, Sophia Loren; сорта флорибунда: Anabell, Faberge, Lilli Marlene, Mambo, Picasso, Pussta и сорта грандифлора: Montezuma, Queen of Bermuda.

Третье цветение обычно наступает в августе и длится от 14 до 44 дней, до конца сентября — начала октября. Четвертое цветение начинается в начале октября. У лучших, наиболее продолжительно цветущих сортов в конце октября наступает пятое цветение, длившееся до наступления морозов в декабре-январе. К таким следует отнести сорта: чайно-гибридные (Ballet, Dolce Vita, Gloria Dei, Golden Masterpiece, Mabella) и флорибунда (Anabell, Cordula, Fantasia, Iceberg, Mambo, Pussta, Junior Miss.).

В связи с проводимыми мероприятиями по охране окружающей среды необходимо введение в культуру высокоустойчивых к болезням сортов роз. Поэтому особое внимание обращаем на комплексную устойчивость роз к болезням. Оценку устойчивости проводили по методике, разработанной в Никитском саду [10].

Среди болезней садовых роз в условиях юга УССР наиболее вредоносными являются мучнистая роса (*Sphaerotheca pannosa* var. (Wallr.) Lev. rosae Voronich.), ржавчина (*Phragmidium tuberculatum* J. Müller), черная пятнистость (*Marsonia rosea* Died.), а также выявленный в последние годы «кожог» побегов роз (*Coiniothyrium wernsdorffiae* Laub.).

Испытание интродуцентов на устойчивость к болезням вели в разных климатических зонах Крыма: в приморской части на Южном берегу Крыма, в степной и предгорных зонах полуострова.

Следует отметить, что наблюдается разная степень поражения характерными для данной климатической зоны болезнями. Так, в степной части распространена заболеваемость мучнистой росой и черной пятнистостью, но редки и незначительны заболевания роз ржавчиной и «ожогом» побегов. А на Южнобережье наиболее распространены такие заболевания, как ржавчина, мучнистая роса, «кожог» побегов, зато заболеваемость черной пятнистостью не значительна.

Оценка интродукционного материала на устойчивость к болезням позволила выявить следующие высокоустойчивые к мучнистой росе и ржавчине сорта: 14 сортов чайно-гибридных роз (American Heritage, Bonanza, Blanch Mallerin, Dr. Fleming, Duftwolke, Ernest H. Morse, First Federal Gold, First Prize, Gavotte, Grand Amour, Le Rouge et Noir, Lucero, Piroschka); 10 — флорибунда (Anabell, Athos, Friesia, Heaven Scent, Jan Speck, Olymp Feuer, Orange Sensation, Rosalinde, Stavanger Sensation, Spät's Jubiläum — Späth 250); 11 — миниатюрных (Baby Carnaval, Bit O'Sunshine, Coraline, Easter Morning, June Time, Lady Ann, Lollipop, Mr. Bluebird, Princesita, Silver Felps, Starina); один полиантовый (The Fairy) и 2 сорта типа шраб (Fontaine, Fresh Pink).

На основе многолетнего изучения коллекции Никитского сада создан ассортимент садовых роз для массового выращивания на юге УССР, в который вошли 187 интродуцированных сортов: 102 чайно-гибридной группы, 8 — грандифлора, 33 — флорибунда, 17 — миниатюрной, 16 — плетистой, 5 — полуплетистой, по 2 — полиантовой и почвопокровной группы, 1 — из группы Роз Кордеса и 1 — из группы шраб.

В этот ассортимент вошло 65 сортов западногерманской селекции, 35 — американской, 34 — французской, 9 — голландской, 5 — из Новой Зеландии, 4 — из Бельгии, 3 — из Италии, 3 — из Северной Ирландии, 2 — из Дании и по одному сорту из Южной Африки, Шотландии и Бермудских островов.

Анализ происхождения этих сортов показал, что при их создании были использованы виды роз из Азии (*R. banksiae* Aiton fil., *R. foetida* Herrmann, *R. roxburghii* Trattinnick, *R. wichuraiana* Ceprin); Северной Африки (*R. moschata* Herrmann); Китая (*R. chinensis* minima Sims) и США — Флориды и Техаса (*R. setigera* Michaux). Эти сорта, очевидно, имеют наибольшую амплитуду изменчивости и оказались лучше всего приспособленными к условиям Южного берега Крыма и юга УССР вообще.

Выделенный промышленный ассортимент внедряется в производство путем закладки маточников роз в хозяйствах и питомниках южных областей УССР. Только за последние два года заложено 15 маточников роз, а всего по стране Никитским садом заложено 160 маточников роз.

Работа по селекции садовых роз в Никитском саду впервые была начата в 1828 г. Н. А. Гартвисом, который путем межсортовой

и отдаленной гибридизации получил более ста отечественных сортов роз, распространявшихся по Южному берегу Крыма и югу Украины. В 1939—1948 гг. селекционером Н. Д. Костецким методом межсортовой гибридизации было получено 75 перспективных форм чайных, чайно-гибридных и ремонтантных роз, 21 из которых вошла в производственный ассортимент Крыма и получила распространение, в других областях УССР.

В 1955 г. В. Н. Клименко была развернута в Никитском саду большая работа не только по интродукции садовых роз и их первичному сортоизучению, но и по селекции отечественных сортов, наиболее приспособленных к почвенно-климатическим условиям юга Украины. С 1958 г. эта работа была продолжена З. К. Клименко. В задачу селекции входило создание жаростойких сортов оригинальных, ярких, не выгорающих окрасок с длительным многократным цветением, а также устойчивых к распространенным на юге страны грибным заболеваниям роз — мучнистой росе и ржавчине. Работа была начата с наиболее цennыми для южных условий садовыми группами роз: чайно-гибридных, грандифлора, флорибунда, плетистых, миниатюрных и Роз Кордеса.

Основными методами селекции служили отдаленная и близкородственная гибридизация, отбор, клоновая селекция и экспериментальный мутагенез.

При гибридизации использовали межсортовые скрещивания между розами из разных эколого-географических районов, а также отдаленные скрещивания между сортами различных садовых групп, дикими видами и формами.

Весь селекционный материал проходил те же виды оценок, что и интродукционный. Но для выделения иммунных к мучнистой росе и ржавчине форм проводили их изучение еще и на искусственном инфекционном фоне. С этой целью формы, размноженные на подвое *R. capitata* L. по 30 штук, со второй декады апреля до середины июля, а затем с сентября по октябрь искусственно заражали супензией спор ржавчины. Мучнистой росой заражение проводили путем встраивания инокулюма на побеги и листья исследуемых кустов роз в те же сроки, но с разрывом в два-три дня между заражением ржавчиной. Учеты проводили по истечении двух инкубационных периодов развития заболевания. Каждую селекционную форму изучали на искусственном инфекционном фоне в течение трех лет. Затем формы, проявившие высокую устойчивость, отбирали для изучения в производственных условиях юга УССР и после оценки экспертной комиссии госсортоиспытания передавали на госсортоиспытание.

С 1974 по 1983 г. было изучено более 50 000 селекционных форм, 135 диких видов и форм и более 2000 сортов роз зарубежной и отечественной селекции. Были выделены на естественном инфекционном фоне 102 селекционные формы роз, комплексно высокоустойчивые к мучнистой росе и ржавчине, из которых после

изучения на искусственном инфекционном фоне выделили семь перспективных.

В настоящее время в государственное сортоиспытание приняты комплексно высокоустойчивые к мучнистой росе и ржавчине гибриды: Крымский Гном типа спур и Гуцулочка типа Роз Кордеса. Заслужили высоких оценок экспертной комиссии ВДНХ еще две межвидовые формы роз: Селена типа грандифлора и Веснянка типа парковых роз.

Применяя в селекции метод экспериментального мутагенеза, в качестве мутагенных факторов использовали различные химические вещества, импульсный концентрированный солнечный свет, γ -лучи цезия 137 [4, 5, 7—8]. Наиболее широко применяли γ -радиацию. Установлено, что облучение пыльцы в дозах 5—100 Гр и семян в дозах 5—50 Гр у большинства сортов может в определенных условиях повысить fertильность пыльцы, всхожесть семян и жизнеспособность сеянцев (в 1,2—2 раза по сравнению с контролем). Хотя это стимулирующее действие зависит от многих модифицирующих факторов, γ -облучение пыльцы имеет большое значение для трудноосуществимых скрещиваний, которые в норме удается редко (например, при скрещивании тетраплоидных сортов с триплоидными или сортовыми роз с видовыми). У сортов, имеющих очень низкие всхожесть семян и жизнеспособность сеянцев, облучение семян может резко увеличить эти показатели. Пыльца, облученная очень высокими дозами (больше 1000 Гр), при которых она становится стерильной, но еще прорастает на рыльцах пестиков, индуцирует появление апомиктических сеянцев.

Облучение пыльцы и семян позволяет также увеличить разнообразие признаков у потомства. Для этого мы применяем следующие дозы облучения: 10—250 Гр для семян, 10—300 Гр для пыльцы триплоидных сортов и 20—600 Гр — для пыльцы тетраплоидов и диплоидов.

Гамма-облучение черенков и почек в дозах 30—100 Гр нами широко используется для увеличения диапазона окрасок цветков лучших сортов. На основании изучения закономерности изменения окраски цветков у привитых γ -облученными глазками растений и у спортов, полученных естественным путем, нами установлено, что как при спонтанном, так и при индуцированном мутировании, наименьшей изменчивостью цвета обладают сорта с рецессивными окрасками (белой, желтой и бархатисто-темно-красной), а наиболее изменчивы розовые и красные сорта. Изменение окраски происходит в направлении от доминантных (розовой и красной) к рецессивным. Измененные формы появляются только у тех красных или розовых сортов, ближайшие предки которых имеют цветки с рецессивной окраской. Красные и розовые сорта, у которых под действием γ -радиации не образуется новых форм, являются гомозиготными по доминантному признаку. Также гомозиготные, но уже по рецессивному признаку, наиболее устойчивы белые, желтые и бархатисто-темно-красные сорта.

Таким образом, изменение окраски цветков при индуцированном и спонтанном мутировании садовых роз происходит главным образом вследствие гетерозиготности исходных форм. Причиной этого является, по-видимому, утрата или инактивация доминантных генов и проявление рецессивных. По этой же причине могут изменяться и другие признаки роз, например, количество лепестков и продолжительность цветения. Облучение пыльцы и гибридных семян также значительно увеличивало выход сеянцев, обладающих рецессивными признаками.

В результате исследований выяснилось, что γ -облучение пыльцы и семян роз наиболее перспективно при проведении трудно-осуществимых межсортовых и отдаленных скрещиваний, а также для увеличения выхода гибридных сеянцев с рецессивными признаками. Облучение черенков и почек наиболее перспективно в том случае, когда у исходной формы, обладающей комплексом полезных качеств и свойств, необходимо изменить один нежелательный признак, причем желательный признак в рецессивном состоянии должен присутствовать в генотипе исходной формы.

В результате использования γ -радиации в интродукции и селекции садовых роз получен исходный селекционный фонд в количестве более 15 тысяч растений, создана коллекция мутантов, насчитывающая около 200 форм, выведены высокодекоративные, устойчивые к грибным заболеваниям, постоянно цветущие формы роз. В настоящее время шесть форм, получивших высокие оценки на ВДНХ СССР, мы готовим к передаче в государственное сортов испытание. Из них такие сорта, как Краски Осени, Крымский Рубин и Свежесть, появились в результате облучения черенков сортов Пиккадилли, Роз Гожар и Монтеzuма; они отличаются более декоративной окраской.

Праздничный Фейерверк получен при γ -облучении семян гибрида от скрещивания сортов Кордес Зондермельдунг из группы флорибуnda с Дортмунд из группы Роз Кордеса. В таких межгрупповых скрещиваниях выходят обычно полуплетистые и обильно цветущие (как Кордезии) гибридные с декоративными цветками чайно-гибридного типа, однако вследствие рецессивности этого признака исчезает ремонтантность. С помощью γ -радиации нам удалось восстановить ремонтантность и повторно получить цветущую полуплетистую форму, превосходящую по декоративным качествам стандартные сорта этого типа.

В итоге проведенной работы по селекции садовых роз с 1955—по 1983 г. осуществлено около 65 тысяч скрещиваний, в том числе часть из них — с использованием облученной пыльцы. Обработано мутагенами более 60 тысяч семян и 25 тысяч черенков. Селекционный фонд включает около 200 тысяч растений, из которых выделено около 500 перспективных. После первичного сортовизуализации передан в государственное сортов испытание 61 гибридный сеянец. Подготовлены и передаются в госсортоиспытание

впервые в стране гибриды типа полуплетистых форм Роз Кордеса, а также типа роз грандифлора, чайно-гибридных, флорибуnda, парковых и миниатюрных. С 1976 по 1982 г. по 40 областям страны, в том числе и по югу УССР, районировано 25 следующих сортов селекции Никитского сада: чайно-гибридные — Аю-Даг, Василиса Прекрасная, Золотая Осень, Золотой Юбилей, Климентина, Красавица Фестиваля, Лениниана, Лунная Соната, Октябринка, Прекрасная Россиянка, Роза Ильича, Русская Красавица; грандифлора — Комсомольский Огонек, Коралловый Сюрприз, Майор Гагарин; флорибуnda — Вальс Роз, Волшебница, Красный Мак, Огни Ялты, Октябреконок, Пламя Востока, Сердце Данко, Украинская Зорька; плетистые — Красный Маяк и Крымские Зори.

Ведутся исследования по выведению сортов новой почвопокровной группы, вечнозеленых раннецветущих плетистых роз, а также плетистых сортов с постоянным цветением; чайно-гибридных сортов и грандифлора с непрерывным цветением не только в жаркий период лета, но и в осенний — при температуре 10—15°, а также выгоночных сортов с транспортабельными цветками, имеющими плотные лепестки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Былов В. Н. Основы сравнительной сортооценки декоративных растений при интродукции. Автореф. дис. на соиск. учен. степени доктора биол. наук. М., 1976.
2. Вульф Е. Ф. Материалы для истории опытной деятельности Никитского ботанического сада за период времени с 1813 по 1860 г.—Зап. Никитск. ботан. сада, 1925, т. 8.
3. Гартвис Н. А. Обзор действий императорского Никитского сада и Магарачского училища виноделия, СПб, 1855.
4. Зыков К. И., Клименко З. К. Радиационный мутагенез роз.—Цветоводство, 1981, № 5.
5. Зыков К. И., Клименко З. К., Глазурина А. Н., Бескаравайная М. А., Чемарин Н. Г. Методические рекомендации по применению гамма-радиации в селекции декоративных растений. Ялта, 1981.
6. Клименко В. Н. Достижения по интродукции и селекции декоративных роз.—Труды Никитск. ботан. сада, 1964, т. 37.
7. Клименко З. К., Сальникова Т. В. Эффективность химических мутагенов в селекции. М.: Наука, 1976.
8. Зыков К. И., Клименко З. К., Тимошенко В. М., Мазган Б. С., Козьменко В. П. Влияние светоимпульсного излучения на жизнеспособность пыльцы садовых роз.—Бюл. Никитск. ботан. сада, 1979, вып. 1(38).
9. Малеева О. Ф. Никитский сад при Стевене (1812—1824 гг.). Зап. Никитск. ботан. сада, 1931, т. 18, вып. 1.
10. Семина С. Н., Клименко В. Н., Клименко З. К. Методические указания по изучению устойчивости декоративных культур (розы) к грибным болезням на искусственном инфекционном фоне. Ялта, 1979.
11. Сааков С. Г. Происхождение садовых роз и направление работ в селекции их. М.—Л.: Наука, 1965.
12. Mc. Farland H. Modern Roses, 5—8, 1958, 1965, 1969, 1980.

INTRODUCTION AND BREEDING OF GARDEN ROSES IN SOUTH OF THE UKRAINIAN SSR

Z. K. KLIMENKO, K. I. ZYKOV,
S. N. SYOMINA

Summary

Data of long-year work for introduction and breeding of garden roses in the Ukrainian South are reported; as a result of such work, the production assortment has been created which consists of 187 introduced foreign varieties and 25 regionalized, home ones.

Н. М. ТИМОШЕНКО,
кандидат сельскохозяйственных наук;
С. Н. СЕМИНА,
кандидат биологических наук

ПОДВОИ ДЛЯ САДОВЫХ РОЗ

Правильный подбор подвоев для садовых роз в значительной мере способен обеспечить все возрастающий спрос на эту культуру. О значении правильного подбора подвоев для садовых роз еще в 1850 г. писал известный садовник из Лиона Guillot [5]. Однако до сих пор эта важная проблема декоративного садоводства еще полностью не решена ни в нашей стране, ни за рубежом. Поэтому актуальным вопросом выращивания роз и в настоящее время является изучение шиповников, пригодных для использования в качестве подвоев для садовых роз в конкретных почвенно-климатических зонах.

Многие исследователи [1, 2] указывают на влияние различных подвоев на стандартные сорта роз. Другие авторы [3] подчеркивают, что решающее влияние на симбионт оказывают прежде всего сорта, однако немаловажную роль играют и подвои.

С целью выявления наиболее подходящих подвоев для садовых роз в условиях Южного берега Крыма с 1976 г. в Никитском ботаническом саду велись испытания 34 видов и форм шиповника (табл. 1).

В качестве привоя испытывали промышленные сорта Климентина, Коралловый Сюрприз, Огонек, Супер Стар и Аврора. Задача исследований состояла в том, чтобы установить взаимное влияние симбионтов, их устойчивость к болезням и вредителям. Изучаемые сорта высадили на постоянное место зимой в 1976/77 г. в двукратной повторности (по пять растений в каждой). Все растения хорошо прижились. Однако у розы сорта Климентина на подвоях роз Альберта, превосходной и пурпурно-красной отмечено замедление роста. Вместе с тем уже в середине лета кусты по внешнему габитусу ничем не отличались от нормально развивающихся с самого начала симбионтов.

Анализ прохождения фенофаз показал, что начало вегетации у всех сортов начинается одновременно, независимо от подвоя. Сравнительно растянут период развития у сорта Коралловый Сюрприз на подвоях роз собачья (Душанбе) и пурпурно-красная, а также у сорта Супер Стар на подвое р. яблочная, и у Климентины на подвое р. Овчинникова. Начало вегетации и ее продолжительность зависят в первую очередь от сорта и климатических условий года, о чем уже упоминалось в литературе [7].

Начало цветения у сортов наступало в разные сроки. Почти одновременно на всех подвоях началось цветение у Огонька и Супер Стар. Рано появились цветки у Кораллового Сюрприза на подвоях р. Свегинцева, р. многошипная, р. Максимовича и р.

хвостатая; у Авроры на подвое р. широкошипная; у Климентины на подвоях р. собачья (Душанбе), р. яблочная и р. щитконосная. Разница в начале зацветания в зависимости от сорта и подвоя колеблется от двух до десяти дней. Эти различия в цветении прослеживались в течение всего периода изучения.

Таблица 1

Виды и формы шиповников, испытанные в качестве подвой в Никитском саду

Вид, форма	Транскрипция	Откуда получены
R. achburensis Chrshau	R. акбурийская	Варзоб, Ср. Азия
R. alba L.	R. белая	Варзоб, Ср. Азия
R. albertii Rgl.	R. Альберта	Алтайская опытн. станц.
R. arnoldii Summ ex. Tkacz	R. Арнольда	Фрунзе, ботан. сад.
R. Tkacz. beggeriana Schrenk	R. Беггера	Саратов, ботан. сад
R. canina L.	R. собачья	Южный берег Крыма
R. canina L. (без шипов)	R. собачья	Душанбе
R. canina L. f. kirghisorum (Tkacz)	R. собачья (ф.) киргизская	Фрунзе, ботан. сад
R. corymbifera Borkh	R. щитконосная	Там же
R. corymbulosa Rolfe	R. щитковидная	Ташкент, ботан. сад
R. caudata Baker	R. хвостатая	Амстердам
R. divina Summ	R. превосходная	Ташкент, ботан. сад
R. eglanteria L.	R. эглантерия	Там же
R. fedtschenkoana Rgl.	R. Федченко	Фрунзе, ботан. сад
R. horrida Fisch	R. страшная	Южный берег Крыма
R. huntica Chrstan	R. гунтская	Тадж. ССР, Гарм
R. iberica Stev.	R. грузинская	Бакуриани
R. kamtschatica Vent	R. камчатская	Ташкент, ботан. сад
R. laxa Retz.	R. рыхлая	Болгария
R. maximowicziana Rgl.	R. Максимовича	Алтайская опытн. станц.
R. mulligani Bouleng.	R. пурпурно-красная	Ташкент, ботан. сад
R. myriacantha DC et Lam.	R. многошипная	Там же
R. nitida Wild.	R. нитида	"
R. nanothamnus Bouleng	R. карликовая	Душанбе, ботан. сад
R. ovczinnikovii Koczk.	R. Овчинникова	Тадж. ССР, Обихингоу
R. exyodon Boiss.	R. острозубая	Баку
R. pomifera Herrm.	R. яблочная	Ташкент, ботан. сад
R. pisocarpa A. Gray	R. горохоплодная	Амстердам
R. platycantha Schr.	R. широкошипная	Черновцы, ботан. сад
R. roxburghii Tratt	R. Роксбурга	Амстердам
R. sicula	R. кинжалная	Норвегия
R. sweginzowii Koehne	R. Свегинцева	Ташкент, ботан. сад
R. spinosissima L.	R. колючайшая	Фрунзе, ботан. сад
R. agrestis Savi	R. пахотная	Ташкент, ботан. сад

Важным показателем влияния компонентов подвой—привой в хозяйственном отношении является урожайность привитого сорта. По продуктивности цветения изучаемые сорта мы разделили на три группы: высокурожайные (40—70 цветков на куст); среднеурожайные (30—40 цветков на куст) и низкоурожайные (20—30 цветков на куст).

Так, у Климентины наибольшее количество цветков отмечено на подвоях р. горохоплодная, р. щитковидная и р. собачья ф. киргизская; у Авроры — на подвое р. Роксбурга; у Супер Стар — на подвоях р. собачья и р. щитконосная; у Огонька — на подвоях р. Беггера и р. эглантерия; у Кораллового Сюрприза — на подвое р. собачья. Почти все сорта при первом цветении образуют максимальное количество цветков. Сорта Климентина на р. яблочной, Коралловый Сюрприз на р. хвостатой, Аврора на р. гунтской и р. Роксбурга, Огонек на р. Беггера, Супер Стар на р. колючайшей наибольшее количество цветков имеют во втором цветении. У Климентины, привитой на р. книжальной, у Авроры на подвоях р. щитконосная и р. широкошипная количество цветков почти постоянно как при первом, так и при втором цветении. Полученный материал согласуется с данными ряда авторов [6].

У большинства сортов наряду с обильным цветением отмечено и продолжительное цветение одного цветка, которое колеблется от 6 до 13 дней.

Наименьший период цветения одного цветка отмечен у Огонька. Благодаря массовому образованию цветков сорт имеет непрерывное цветение в течение вегетационного периода.

Количество побегов на кустах и динамика годичного прироста свидетельствуют о совместимости комбинаций подвой—привой. Ощутимой разницы в количестве побегов одного и того же сорта на разных подвоях не наблюдалось. Количество побегов на кусте у Климентины колеблется от 18 до 46 шт., у Авроры — от 33 до 45 шт., у Кораллового сюрприза — от 11 до 43 шт., у Огонька — от 16 до 29 шт., у Супер Стар — от 22 до 29 шт. на куст.

Иключение составила Климентина на подвое р. горохоплодная и р. щитковидная, где отмечено по 54 побега на куст. Что касается прироста однолетних побегов за вегетационный период, то здесь между симбионтами прослеживаются существенные различия. Так, Коралловый Сюрприз почти выравнен на всех подвоях. Высота кустов в среднем на всех видах подвоя колеблется от 90 до 100 см. Аналогично ведут себя на подвое р. колючайшая и Супер Стар, кусты которого достигают высоты 100 см. Наибольшая высота куста (40,5 см) у Огонька была на подвое р. многошипной. На других видах подвоев высота куста колеблется от 25 до 35 см. Высота кустов у Климентины от 100 до 110 см отмечена на подвоях р. горохоплодная, р. нитида, р. острозубая и р. щитковидная. На подвоях р. превосходная, р. белая и р. кинжалная у Климентины были очень слабые кусты высотой от 55 до 70 см, сравнительно мало побегов и низкого товарного качества цветки.

На второй-третий год после посадки на постоянное место начинает проявляться частичная несовместимость симбионтов. Замечено, что несовместимость компонентов подвой—привой проявляется только к концу вегетации. На следующий вегетационный пе-

риод такие растения имеют малое количество и незначительный прирост побегов, уменьшенные размеры цветков и листьев. Некоторые сорта (например, Клементина), изменяют окраску цветка от бриллиантово-розовой до бледно-розовой с синюшным оттенком.

В литературе отмечалось, что через несколько лет после посадки начинается выпад растений. В наших опытах выпад растений был отмечен на четвертый год у Ого́нька и Супер Стар. У Клементины, Авроры и Кораллового Сюрприза гибели симбионтов не отмечено, но зато очень четко проявляется частичная несовместимость компонентов подвой—привой. Отсюда следует, что у привитых роз существует такая форма несовместимости, которая хотя и не приводит к гибели растений, но значительно снижает их продуктивность.

Наряду с хозяйственными качествами садовых роз одним из важнейших признаков является их устойчивость к болезням.

Изучение устойчивости к мучнистой росе садовых роз, привитых на разные подвои, велось также с 1976 г. Учеты пораженности болезнями [4] проводили два раза в год (в конце июля и в сентябре).

Многолетнее изучение влияния подвоя на устойчивость сортов роз к мучнистой росе показало, что Коралловый Сюрприз на подвоях р. рыхлая, р. Свегинцева, р. пахотная, р. хвостатая, р. Максимовича и р. собачья этой болезнью поражаются слабо (хотя сами подвои подвержены заболеванию). Сорт Супер Стар сильно поражается мучнистой росой на всех подвоях, изучаемых нами: р. яблочная, р. колючайшая, р. щитконосная и р. собачья (несмотря на то, что р. колючайшая не поражается этой болезнью). Огонек показал высокую устойчивость к мучнистой росе на подвое р. собачья и слабо поражался на подвое р. многошипная (хотя сами подвои поражаются). Сорт Клементина слабо поражался мучнистой росой только на подвоях р. собачья (без шипов) и р. Арнольда. Однако на остальных подвоях он подвержен сильному поражению.

Сильно также поражался мучнистой росой на всех подвоях, изучаемых нами, сорт Аврора. Клементина и Аврора, даже привитые на устойчивые к мучнистой росе подвои (р. Альберта, р. Беггера, р. Федченко, р. Максимовича, р. карликовой, р. колючайшую), сильно поражаются этой болезнью.

Таким образом, для сортов Супер Стар и Аврора подвои, способствующие высокой устойчивости к мучнистой росе, не выделены. Результаты изучения устойчивости к мучнистой росе сортов садовых роз, привитых на разные подвои, показали, что устойчивость зависит от совместимости привоя с подвоеем. В противном случае сорт чувствует себя угнетенно, нарушаются его физиологическое состояние. Такое растение не может противостоять проникновению в него возбудителя заболевания и подвергается сильному поражению.

Выводы

1. В результате изучения взаимного влияния симбионтов установлено, что урожайность сорта зависит от сорто-подвойных комбинаций и условий выращивания; универсальных подвоев для всех сортов не существует. Для каждого промышленного сорта, выращиваемого в конкретных условиях, необходимо выявить лучшие подвои.

2. Лучшими подвоями для изучаемых сортов роз в субаридных условиях Южного берега Крыма по хозяйственno-ценным признакам, а также по устойчивости к болезням являются следующие: для Клементины — р. горохоплодная, р. щитковидная, р. собачья ф. киргизская и р. Арнольда; для Ого́нька — р. многошипная и р. собачья; для Кораллового Сюрприза — р. рыхлая, р. Свегинцева, р. пахотная, р. хвостатая, р. Максимовича и р. собачья; для Супер Стар — р. колючайшая и для Авроры — р. Роксбурга и р. пурпурно-красная. Эти подвои следует рекомендовать для внедрения в производство в засушливых условиях юга УССР.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Давтян В. А., Германян Н. М. О взаимном влиянии подвоя и привоя культурных роз.—Известия с.-х. наук АрмССР, 1970, № 11.
2. Джакипов У. Д. Продуктивность садовых роз на различных видах подвоя.—В кн.: Декоративные и лекарственные растения Ботанического сада АН КиргССР. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1977.
3. Эквтилишивили М. С. Ритм и продуктивность цветения роз, воспитываемых на различных подвоях.—Труды Тбилисского ботан. сада АН ГССР, 1962, вып. 68.
4. Семина С. Н., Клименко В. Н., Клименко З. К. Методические указания по изучению устойчивости садовых роз на искусственном инфекционном фоне к мучнистой росе и ржавчине. Ялта, 1979.
5. Les portes — greffes couramment utilisées par les rosieristes.—Jardins de France, 1978, 10.
6. Pessala T. The effect of plant material and plant density on flowering in the "Baccara" Rose Variety.—Annales Agricultural Fennica. 1977, 38.

ROOTSTOCKS FOR GARDEN ROSES

N. M. TIMOSHENKO,
S. N. SYOMINA

Summary

As a result of long-year studies of 34 species and forms of briars as rootstocks for garden roses, some species and forms have been selected which are perspective by economically valuable characters and by resistance to diseases: for the variety Klimentina there are four species and forms; for var. Ogonyok two species; for var. Korallovyi Surprise six species; for var. Super Star one species and for var. Avrora two brier species have been selected.

КОЛЛЕКЦИЯ ОЛЕАНДРОВ В НИКИТСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

Олеандр — одно из красивейших вечнозелёных древесных растений Средиземноморья, неотъемлемая часть южного ландшафта. В культуре с незапамятных времен. Его разводили еще в садах древней Греции и Рима. Изображение олеандра можно увидеть среди букетов и цветочных гирлянд на фресках Помпеи.

В открытом грунте олеандр широко культивируется во всех субтропических районах Земного шара, в качестве же комнатной культуры — практически повсеместно. Успешно растет на Южном берегу Крыма, Черноморском побережье Кавказа и в Закавказье. В этих районах произрастают в основном олеандр обыкновенный (*Nerium oleander L.*) и его гибриды с менее морозостойким видом — о. душистым (*N. odoratum Sol.*)*.

Олеандр снискал популярность благодаря своей вечнозелености, неприхотливости, обильному цветению крупными яркими цветками, в пышных соцветиях украшающими куст с раннего лета и до поздней осени. Легко поддается формировке, устойчив к болезням и, что особенно ценно, — устойчив к соленым морским ветрам.

В Никитский ботанический сад олеандр был введен в 1813 г. (то есть с первых лет его основания) и стал быстро распространяться по паркам Южного берега Крыма [3]. В суровые зимы 1929—1932 гг. коллекция олеандров сильно пострадала. В послевоенные годы интродукционные работы с олеандрами в Никитском саду почти не проводились [2]. К 1970 г. коллекция насчитывала всего восемь таксонов, большинство из которых было представлено единичными экземплярами.

Для восстановления коллекции, начиная с 1974 г., нами приведено обследование парков и уличных насаждений Южного берега Крыма, а также отдельных районов Черноморского побережья Кавказа (Сочи, Сухуми) и Закавказья (Баку и его окрестности). В результате этой работы выявлено и привлечено в коллекцию Никитского сада 18 форм и сортов, в том числе из Сочи — 5, из Сухуми — 1, из парков Южного берега Крыма — 11. Одна форма получена из Главного ботанического сада АН СССР.

Ниже приведено подробное описание коллекции. Окраска цветка олеандров дана по шкале Никкерсона (*Nickerson color fan*, 1957).

* Слово *Nerium* означает «нереида», а полное название олеандра — *Nerium oleander* — «нереида с ароматного острова Андрос».

Белые и кремовые

1. *Nerium oleander var. album Sweet* — белый — цветки (цв.) простые, белые, ароматные, 4,5—5 см в диаметре; доли отгиба распространяются, трубка венчика желтоватая, в нижней части светло-желтая; зубцы зева желтовато-белые, сильно выдвинуты (на 1,0 см) и глубоко рассеченные. Бутоны светло-желтые. Рейнтродуцирован из Гурзуфа и Алупки. Устойчив на Южном берегу Крыма.

2. *N. ol. „Soeur Agnes”* — Сестра Агнесса — цв. простые, чисто-белые (иногда на нижней стороне лепестков разбросаны бледно-сиреневые пятна, видны они и на бутонах), ароматные, 3,5—4 см в диаметре; доли отгиба слегка приподняты, трубка венчика желтовато-розовая; зубцы зева белые с неяркими сиреневыми полосами, выдвинуты на 0,5—0,6 см, глубоко рассеченные. Бутоны желтовато-белые. Никитский сад, курт. 172. Устойчив.

В литературе этот сорт описан по-разному: цв. белые [8], чисто-белые [4], белые с карминовым оттенком [6], белые с розовым зевом [9]. Сорт старый.

3. *N. ol. „Flavescens”* — Желтоватый — цв. простые, белые с желтоватым оттенком, слабо ароматные, 5—5,5 см в диаметре; доли отгиба распространяются или слегка приподняты, трубка венчика лимонно-желтая; зубцы зева белые со светло-лимонным оттенком, сильно выдвинуты (на 0,9—1 см) и рассеченные. Бутоны светло-лимонные. Рейнтродуцирован из Мисхора. Устойчив.

4. *N. ol. „Lacteum”* — цв. махровые (венчик двойной, редко третий недоразвитый), белые, ароматные, верхний венчик 5—6,5 см в диаметре, нижний всегда меньше (4—5 см); доли отгиба распространяются, вся трубка венчика желтая; зубцы зева желтовато-белые, сильно выдвинуты (на 0,8 см), глубоко рассечены, ниже зев светло-желтый, без полосок. Бутоны лимонно-желтые. Листья средние. Введен из Сочи.

5. *N. ol. „Album Plenum”* — Белый Махровый — цв. махровые (венчик тройной или третий недоразвитый), белые, при распусканье светло-кремовые, ароматные, 6—6,5 см в диаметре; доли отгиба распространяются, трубка венчика желтоватая; зубцы зева белые, выдвинуты на 0,5 см, рассеченные. Бутоны желтоватые. Листья узкие. Рейнтродуцирован из Алупкинского парка. Требует защищенного местоположения. Сорт старый.

6. *N. ol. „Madonna Grandiflorum”* — цв. махровые (с тройным венчиком), кремово-белые, ароматные, 6,5 см в диаметре; лопасти отгиба приподняты, трубка венчика желтая; зубцы зева светло-желтые, выдвинуты на 0,8 см и рассечены, без полосок. Листья узкие. Рейнтродуцирован из Сочи. Требует защищенного местоположения.

7. *N. ol. var. cagneum* — цв. простые, телесные (pale orange yellow 7.5YR 9/4), ароматные, 4,5 см в диаметре; доли отгиба приподняты, трубка венчика желто-розовая; зубцы зева с неяр-

кими карминовыми полосками, выдвинуты на 0,5 см, сильно рассеченные. Рейнтродуцирован из Сочи и Фороса. Устойчив.

В 1930 г. семена садовой формы были получены из Италии; А. И. Колесников [1] его также описывает как садовую форму, но Л. Бейли [5] считает, что он является несомненно разновидностью о. обыкновенного; Ф. С. Пилипенко [4] тоже описывает его как разновидность.

8. *N. ol. „Luteum Plenum”* — Желтый Махровый — цв. махровые (с двойным, тройным или третьим недоразвитым венчиком), кремовые (по шкале Никкерсона близко к pale orange yellow 7.5YR 9/4), ароматные, 5 см в диаметре; доли отгиба слегка приподняты, трубка венчика желтая; зубцы зева кремовые (brilliant yellow 2.5Y 9/9) с одной яркой карминовой полоской, выдвинуты на 0,5—0,6 см, рассеченные. Бутоны той же окраски, что и лепестки. В литературе есть сведения, что он произрастает дико [7].

В условиях Южного берега Крыма этот сорт показал себя устойчивым не только среди махровых, но и среди более морозостойких простых форм. Рейнтродуцирован из Ялты.

9. *N. ol. „Madame Peyre”* — Мадам Пире — цв. махровые (венчик тройной или третий недоразвитый), кремово-розовые (light yellowish pink 2.5YR 9/3), ароматные, 6 см в диаметре; доли отгиба рас простерты, трубка венчика розовато-желтая; зубцы зева розовато-желтые, с карминовыми полосками, выдвинуты на 0,6 см, рассеченные. Бутоны желтовато-темно-розовые.

Никитский сад, Монтеор. Требует защищенного местоположения.

10. *N. ol. „Aurantiacum”* — цв. простые, желто-оранжевые (pale orange yellow 7.5YR 9/4), слабо ароматные, 5—6 см в диаметре; доли отгиба приподняты, трубка венчика розовато-оранжевая; зубцы зева такой же окраски, как и лепестки сильно выдвинуты (на 0,9—1 см) и рассеченные, в средней и нижней частях зев ярко-оранжевый (moderate orange yellow 10YR 8-10) с тремя яркими карминовыми полосками. Бутоны кремовые. Введен из Сухуми.

Розовые и красные

11. *N. ol. „Emilae”* — Эмиль — цв. простые, бледно-розовые (pale purplish pink 2.5RP 9/2), слабо ароматные, 5,5—6 см в диаметре; доли отгиба рас простерты, трубка венчика желтоватая; зубцы зева той же окраски, что и лепестки с тремя яркими карминовыми полосками, выдвинуты на 0,6 см, рассеченные. Бутоны желтовато-розовые. Никитский сад, Монтеор. Устойчив.

12. *N. ol. „Eduard Andre”* — Эдуард Андре — цв. простые, светло-розовые (moderate purplish pink 2.5RP 7/8), слабо ароматные, 6,5 см в диаметре; лопасти отгиба слегка приподняты, трубка венчика желтовато-розовая; зубцы зева белые с яркими карминовыми полосками, сильно выдвинуты (на 1 см) и глубоко рассеченные. Бутоны розовые. Устойчив.

Превосходный обильно цветущий сорт. Рейнтродуцирован из санатория «Днепр» (Ялта).

13. *N. ol. var. roseum* — розовый — цв. простые, розовые, слабо ароматные, 5—6 см в диаметре; доли отгиба рас простерты, трубка венчика желтовато-розовая; зубцы зева светло-розовые с тремя неяркими полосками, выдвинуты на 0,6—0,8 см, слабо рассеченные. Бутоны темно-розовые.

Эта разновидность характеризуется пестрой окраской цветков в соцветии и в целом в кроне за счет разной окраски распускающихся и от цветающих цветков. Только что распустившиеся цветки имеют более темную окраску (strong purplish pink 7.5RP 7/10) с более темным окаймлением лепестков (deep purplish pink 7.5RP 6/12), затем лепестки светлеют (moderate purplish pink 2.5RP 7/8), и, наконец, у от цветающих окраска еще светлее (light purplish pink 7.5RP 8/5). У некоторых экземпляров распускающиеся цветки еще темнее (strong purplish red между 10RP 4/12 и 7.5RP 4/11). Куст компактный. Никитский сад. Это наиболее устойчивая разновидность.

14. *N. ol. „Inodorum Soulgelii”* — цв. простые, темно-розовые (strong purplish red между 7.5RP 4/11 и 5/12), почти без запаха, 5—6 см в диаметре; доли отгиба рас простерты, трубка венчика желто-розовая; зубцы зева розовые с тремя яркими карминовыми полосками, сильно выдвинуты (на 1 см) и глубоко рассеченные. Бутоны темно-розовые. Устойчив. Цветет обильно. Рейнтродуцирован из Ялты.

15. *N. ol. „Ricciardinum”* — цв. простые, желто-розовые (moderate yellowish pink 7.5RP 8/6) в центре, по краям лепестки розовые (между strong pink 10RP 7/8 и deep pink 10RP 6/12); слабо ароматные, 5 см в диаметре; доли отгиба приподняты, трубка венчика желтая; зубцы зева той же окраски, что и лепестки, сильно выдвинуты (на 0,7—0,8 см) и глубоко рассеченные, ниже розово-желтый зев с яркими карминовыми полосками. Бутоны темнее лепестков. Никитский сад, курт. 172. Устойчив.

По-видимому, это сеянце сорта, так как по литературе [4, 10] цветки у этого сорта очень крупные, снаружи розовые, внутри желтые. Ф. С. Пилипенко считает его разновидностью, а И. Даэтунто [10] — гибридом между *Nerium oleander* и *N. odorum*.

16. *N. ol. „Amabile”* — цв. махровые (с двойным, некоторые цветки с третьим недоразвитым венчиком), розовые (light purplish pink 2.5RP 8/5), иногда с белыми полосками, очень душистые, 6—6,5 см в диаметре; доли отгиба рас простерты, почти плоские, трубка венчика желтая; зубцы зева чуть светлее лепестков с тремя неяркими карминовыми полосками, сильно выдвинуты (на 0,8 см) и рассеченные. Бутоны карминно-красные. Куст очень раскидистый. Никитский сад, Монтеор. Требует защищенного местоположения.

Ф. С. Пилипенко описывает его как разновидность (var. *amabile* Dehn.), но, судя по очень душистым цветкам, а также по

сильно выдвинутым и рассеченым зубцами зева, это скорее всего гибрид с олеандром душистым.

17. N. ol. „Striatum Plenum” — Полосатый Махровый — цв. махровые (венчик тройной), розовые (deep purplish pink 5RP 6/10), с белыми полосами, очень душистые, 5,5—6 см в диаметре доли отгиба рас простерты, трубка венчика розовая; зубцы зева розовые, выдвинуты на 0,8 см, рассеченные. Бутоны красные. Сорт неморозоустойчивый, ежегодно сильно обмерзает. Никитский сад. Требует защищенного местоположения.

18. N. ol. „Roseum Grandiflorum Plenum” — Розовый Крупноцветковый Махровый — цв. махровые (венчик трех-четырехъярусный, у некоторых цветков — пятый недоразвитый), темно-розовые (deep purplish pink 5RP 6/10), самые душистые и самые крупные (8—9 см в диаметре) среди всех сортов; доли отгиба рас простерты, трубка венчика темнее лепестков; зубцы зева светлее лепестков, сильно выдвинуты (на 0,9—1,2 см) и глубоко рассеченные. Бутоны темно-розовые. Реинтродуцирован из Гурзуфа. Требует защищенного местоположения.

У. Ж. Донно [8] он называется Roseum Grandiflorum.

19. N. ol. „Roseum Plenum” — Розовый Махровый — цв. махровые (венчик двойной, тройной или третий недоразвитый), розовые сначала (deep purplish pink 7.5RP 6/12), а потом светлее (light purplish pink 2.5RP 8/5) с белыми полосками, очень ароматные, 5,5—6 см в диаметре; доли отгиба рас простерты, трубка венчика желто-розовая; зубцы зева желтовато-белые с карминовыми полосками, выдвинуты на 0,6—0,7 см, рассечены неглубоко. Бутоны красные. Реинтродуцирован из Ялты. Среди махровых довольно устойчивый сорт.

20. N. ol. „Souvenir de Félix Duval” — Сувенир для Феликса Дюваль — цв. махровые (венчик трех-трех с половиной ярусный), темно-розовые (deep purplish pink 5RP 6/10), душистые, 6 см в диаметре, многие цветки с полосками; доли отгиба слегка приподнятые, трубка венчика вверху светло-желтая, внизу желтовато-розовая; зубцы зева светло-розовые с карминовыми полосками, выдвинуты на 0,6 см, слабо рассеченные. Бутоны темно-розовые, чашечка бордовая. Куст сильнорослый. Введен из Сочи. Требует защищенного местоположения.

21. N. ol. „Splendidissimum” — Великолепнейший — цв. махровые (с двойным, тройным или третьим недоразвитым венчиком), светло-розовые (сначала moderate purplish pink 2.5RP 7/8, потом light purplish pink 2.5RP 8/5) с белыми полосами, аромат слабый, 5—6,5 см в диаметре; доли отгиба рас простерты, трубка венчика желто-розовая; зубцы зева желтовато-белые с не очень яркими карминовыми полосками, выдвинуты на 0,6—0,7 см, глубоко рассеченные. Бутоны розовые. Реинтродуцирован из Ялты и Фороса. Требует защищенного местоположения. Куст раскидистый.

Этот сорт отличается от „Roseum Plenum” более светлыми лепестками. Ж. Донно его называет Splendidissi.

22. N. ol. „Splendens Foliis Variegata” — цветки махровые, ярко-розовые (moderate purplish pink 2.5RP 7/8), многие с белыми полосками, душистые, крупные (6—7 см в диаметре); доли отгиба слегка приподнятые, трубка венчика желтовато-розовая; зев почти белый с тремя яркими карминовыми полосками, зубцы выдвинуты на 0,6 см, рассеченные. Бутоны темно-розовые. Листья с желтым окаймлением. Сорт старый. Получен из Главного ботанического сада АН СССР. Требует защищенного местоположения.

23. N. ol. „Docteur Golfin” — Доктор Голфин — цв. простые, светло-красные (близко к strong purplish red 7.5RP 5/12), ароматные, крупные (7—7,5 см в диаметре); доли отгиба типа «флюгер», трубка венчика розовато-желтая; зубцы зева той же окраски что и лепестки сильно выдвинуты (на 0,9 см) и глубоко рассеченные, внизу зев желто-розовый с карминовыми полосками. Бутоны той же окраски, что и лепестки. Устойчив. По-видимому, это сеянце сорта, так как в литературе не указана флюгерообразная форма его цветка. Никитский сад, курт. 172.

24. N. ol. var. rubrum Dehn. — красный — цв. простые, красные (strong purplish red между 7.5RP 5/12 и 7.5RP 4/11), почти без аромата, 5—6 см в диаметре; доли отгиба приподнятые, трубка венчика желтовато-темно-розовая; зубцы зева светлее лепестков с карминовыми полосками, сильно выдвинуты (на 1 см) и глубоко рассеченные. Бутоны темно-красные. Реинтродуцирован из Фороса. Относительно устойчив.

25. N. ol. var. spectabile Dehn. — замечательный — цв. с двойным венчиком, красные (moderate red 2.5RP 4/10), ароматные, 4,5 см в диаметре; доли отгиба рас простерты, трубка венчика желтовато-красная, зубцы зева одинаковой с лепестками окраски, сильно выдвинуты (на 0,8—0,9 см) и рассечены. Бутоны темно-красные. Введен из Сочи. Требует защищенного местоположения.

26. N. ol. atropurpureum Dehn. — темно-пурпуровый — цв. простые, карминно-красные (deep purplish red 10RP 3/10), почти без аромата, 5 см в диаметре; доли отгиба приподнятые, трубка венчика в верхней части желтовато-розовая, в нижней — розовая; зубцы зева той же окраски, что и лепестки, слабо выдвинутые (на 0,4 см) и слабо рассеченные, внизу зев розовый с тремя яркими карминовыми полосками. Бутоны темнее лепестков. Введен из Сочи.

В литературе он описан по-разному: как форма [1], культивар [10], разновидность [4], дико произрастает в природе и является синонимом сорта Italia [7]. Л. Бейли считает, что это, несомненно, разновидность олеандра обыкновенного.

Кроме этих разновидностей и культиваров в коллекции Никитского сада имеется еще семь выделенных нами очень декоративных форм с нежно-розовыми и красными цветками. Всего в коллекции в настоящее время насчитывается 33 таксона.

Как видно из описания, различные формы и сорта олеандра обладают разной морозоустойчивостью. Простые, немахровые формы более морозостойки, выдерживают понижение температуры до -10 — 12° ; при -13 — 14° подмерзают годичные побеги. Молодые, не закончившие рост побеги повреждаются уже при -6° , а при морозах более 12° обмерзают до корня и с корнем даже старые растения. Олеандры с махровыми и особенно с душистыми цветками, являющиеся гибридами с индийским слабоморозостойким видом, более нежны и сильно повреждаются при -12° .

Для успешного произрастания на Южном берегу Крыма олеандры (особенно формы с махровыми цветками) требуют защищенного солнечного местоположения [2]. С целью повышения их морозостойкости необходимо в конце лета прекращать полив, а на зиму молодые растения окучивать землей. В местах, открытых ветрам, растения необходимо на зиму укрывать.

Легко размножается черенками, семенами, а также отводками, порослью, прививкой. Сеянцы зацветают на третий-четвертый год, а экземпляры, выращенные из черенков,— на следующий год или же в год укоренения. Лучшие на Южном берегу Крыма сроки укоренения — это конец апреля — начало мая и конец июня — начало июля. Укореняют черенки в парниках под пологом искусственного тумана, а проще всего — в сосудах с водой. Следует иметь в виду, что при семенном размножении многочисленные формы олеандра дают сильное расщепление, поэтому для сохранения формы или сорта растение лучше размножать вегетативным способом.

Особого ухода олеандр не требует, хотя очень к нему отзывчив. Хорошо растет и обильно цветет при внесении в почву перегноя, а также при поливе и рыхлении; переносит любую обрезку.

Олеандр характеризуется высокой резистентностью к запыленности и загазованности воздуха, хорошо переносит городские условия.

Широко применяется в озеленении в виде одиночных и групповых посадок, при создании аллей, а также как кадочная культура для декорирования балконов, лестниц, закрытых помещений. Хорошо сочетается с дубом каменным, пальмами, смолосемянниками, бирючинами, бересклетом японским, с лозоносными растениями (например, с розой). Из олеандра вместе с другими растениями можно создавать «живые стены». Например, из дуба каменного ($h=3$ — 6 м) и олеандра ($h=1,5$ — 3 м), и более низких растений (бересклета, герани, гортензии и т. д.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Колесников А. И. Декоративная дендрология. М.: Лесная промышленность, 1960.
2. Кузнецова В. М. Олеандр в Крыму.— Бюл. Никитск. ботан. сада, 1981, вып. 1 (44).
3. Малеева О. Ф. Никитский сад при Стевене (1812—1824 гг.).— Зап. Никитск. ботан. сада, 1931, т. 17, вып. 1.

4. Пилиенко Ф. С. Деревья и кустарники СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1962, т. 6.
5. Bailey L. H. The standard cyclopedia of Horticulture. London, 1927, p. 2138—2139.
6. Conillie R. Les lauriers-roses... c'est beau. Pour nos jardins, 1982, N 76, ан. 106, pp. 24—26.
7. Culsance P. Le laurier-rose. Jardins de France, 1976, N 8—9, pp. 4—7.
8. Donno G. L'oleandro. Annali della Facoltà di Portici della R. Università di Napoli, 1938—39, Ser. Terza, vol. x, pp. 297—322.
9. Oleander. Bulletin of the National Botanic Gardens, Lucknow—India, 1958, no. 10, pp. 1—6.
10. Zanutto I. L'oleandro, pianta fiorita tutto l'anno.— Floricoltura, 1971, pp. 6506—6511.

OLEANDER COLLECTION IN THE NIKITA BOTANICAL GARDENS

V. M. KUZNETSOVA

Summary

Detailed description of the Oleander Collection in the Nikita Botanical Gardens numbering 25 taxa is presented.

Ten of these taxa were reintroduced and five have been involved in the collection for the first time. Brief characteristics of frost-resistance, ways of propagation, use etc. are given.

М. А. БЕСКАРАВАЙНЯ,
кандидат сельскохозяйственных наук;
В. Г. ШАХБАЗОВ,
доктор биологических наук

ЭФФЕКТ ГЕТЕРОЗИСА У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ КЛЕМАТИСА

О проявлениях эффекта гетерозиса упоминалось при описании гибридизации различных видов и сортов клематиса, однако специально этот вопрос ранее не рассматривался. Между тем проявление гетерозиса у клематисов заслуживает специального внимания, так как последние послужили хорошим модельным объектом для изучения общебиологических проявлений гетерозиса и результаты, полученные на них, могут быть использованы в процессе изучения этого явления на других растениях.

Принципы подбора родительских форм при межвидовой гибридизации клематисов в нашей стране были разработаны А. Н. Волосенко-Валенис [3]. В дальнейшем в ходе развития этих принципов было показано, что при подборе пар для скрещиваний при получении перспективных гибридов могут быть использованы не только местные виды, но и виды интродуцированные, хорошо поддающиеся акклиматизации [1]. Использование этих принципов позволило получить ряд вполне перспективных новых гибридов.

Проявление гетерозиса при межвидовой гибридизации не является нормой. И более того, у межвидовых гибридов чаще наблюдается угнетение роста, развития и репродуктивной способности по сравнению с родительскими формами, или лишь некоторые проявления гетерозиса. Тем больший интерес представляет изучение различных проявлений гетерозиса при гибридизации отдаленных видов клематиса. В число изучаемых, кроме общепринятых показателей соматического и репродуктивного гетерозиса, были включены и такие физиологические показатели, как водоудерживающая способность и теплоустойчивость листьев. На основе исследований, проведенных ранее на других объектах, было установлено, что теплоустойчивость клеток и тканей является одним из проявлений неспецифической устойчивости, характерной для гетерозисных организмов [5]. В связи с этим на гибридах и родительских видах клематиса мы провели сравнительные исследования устойчивости листьев к воздействию высокой температуры.

Работу выполняли в 1977—1980 гг. в отделе дендрологии и декоративного садоводства Никитского ботанического сада.

Объекты и методы. Объектами исследования служили виды клематиса и межвидовые гибриды первого поколения, полученные в Никитском ботаническом саду. В основном изучали следующие виды и формы клематиса: *C. lanuginosa f. candida*, *C. integrifolia*, *C. heracleifolia* var. *davidiana*, *C. vitalba*, а также *C. fusca*. Исследование этих видов проводили в сравнении с реципрокными ги-

бридами первого поколения, полученными от их скрещивания: (*C. lanuginosa f. candida* \times *C. integrifolia* и *C. heracleifolia* var. *davidiana* \times *C. vitalba*). Подробное описание этих видов клематиса, произрастающих в условиях Крыма, было сделано ранее [4].

С целью выяснения проявлений вегетативного гетерозиса у гибридов и родительских форм были проведены измерения числа побегов на кусте, листьев и цветков на побеге, а также длины побегов и листьев. Для некоторых форм учитывали также динамику роста. В качестве показателей физиологических проявлений гетерозиса у гибридов по сравнению с исходными видами исследовали водоудерживающую способность листьев и их влажность. Этот показатель учитывали в июне, июле и августе.

Другим физиологическим проявлением гетерозиса, который исследовали наиболее детально, была теплоустойчивость листьев. Для ее определения применили следующий метод. От каждой изучаемой формы клематиса брали высечки-диски из листьев диаметром 12 мм. Пробы по 10 дисков в марлевых пакетах прогревали в водном термостате в течение 10 мин. Прогревы проводили при температуре от 46 до 52°. После прогрева пробы дисков из листьев охлаждали в воде комнатной температуры и раскладывали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге. Терповое повреждение вызывало побурение дисков, связанное с образованием феофитина, частичной денатурацией протоплазмы клеток и инфильтрацией воды в межклетники паренхимы листа. В зависимости от степени терпового повреждения и количества погибших клеток бурые пятна на поверхности дисков занимали разную площадь. Для удобства сравнительной оценки терпового повреждения площадь побурения дисков оценивали до шести баллов, как показано на рис. 1. Учет проводили на вторые, третьи, четвертые или пятые сутки после прогрева. Пробы листьев брали в 10 часов с разных участков побегов. Таким образом оценивалась теплоустойчивость молодых, взрослых и старых листьев. Кроме того, исследовали листья взрослых растений и растений на ювенильной стадии (однолетних проростков). Отработка этого метода для культуры клематиса показала, что лучшие результаты при сравнительном термотестировании дает температура 50°, при экспозиции 10 мин. и учете результатов по указанной схеме на вторые сутки после прогрева.

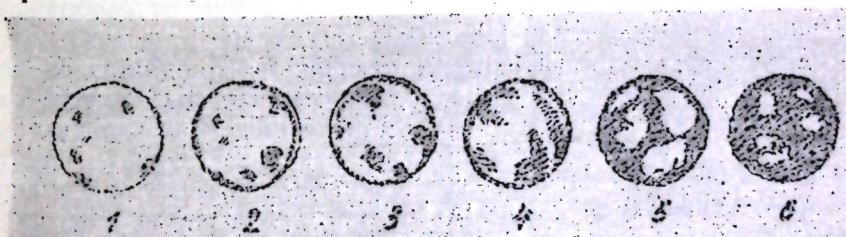


Рис. 1. Схема оценки степени терпового повреждения листьев (в баллах).

Результаты исследования. Необходимо учитывать, что при гибридизации весьма отдаленных по происхождению, морфологическим и физиологическим признакам видов трудно ожидать получения классического эффекта гетерозиса. И тем не менее при правильном подборе видов для скрещиваний были получены гибриды, у которых гетерозис проявляется и по морфологическим, и по физиологическим признакам. Примером может служить гибрид, полученный от скрещивания вида *C. lanuginosa f. candida* с видом *C. integrifolia*.

Таблица 1
Проявление вегетативного гетерозиса у межвидовых гибридов клематиса

Виды и гибриды	Число побегов на кусте, шт.	Длина, см		Число на одном побеге, шт.	
		побегов	листьев	листьев	цветков
<i>C. lanuginosa f. candida</i>	5	129 ± 15,5	11,8 ± 0,5	32	3
<i>C. integrifolia</i>	37	68,1 ± 3,2	15,4 ± 0,3	18	6
<i>C. lanuginosa f. candida</i> × <i>C. integrifolia</i> (<i>F</i> ₁)	65	175,2 ± 10,1	11,9 ± 0,7	40	8
<i>C. fusca</i>	4	165,4 ± 13,3	17,2 ± 1,2	24	7
<i>C. fusca</i> × <i>C. lanuginosa f. candida</i> (<i>F</i> ₁)	36	201,8 ± 6,9	19,4 ± 1,2	36	17
<i>C. heracleifolia</i> var. <i>davidiana</i>	14	83,8 ± 3,7	29,4 ± 1,4	13	167
<i>C. vitalba</i>	42	386,6 ± 31,1	23,6 ± 1,4	58	357
<i>C. heracleifolia</i> var. <i>davidiana</i> × <i>C. vitalba</i> (<i>F</i> ₁)	37	263,3 ± 17,0	33,9 ± 1,3	28	305

Яркое проявление гетерозиса по морфологическим признакам показано в таблице 1. Как видно из таблицы, гетерозис у этих гибридов выражается в увеличении длины побегов, количества листьев и цветков на каждом из них и особенно в росте общего количества побегов на одном кусте. По всем этим признакам гибрид превосходит обоих родителей и, как показано на рис. 2, значительно превышает средние значения для двух родительских форм, а по таким признакам, как общее количество листьев и цветков на кусте, показатели гибридов в пять-шесть раз выше.

Гибридные растения обильно цветут, но семян от свободного опыления завязывают мало (1—1,5%).

По физиологическим признакам отличия этого гибрида от родительских форм заключаются в следующем. По содержанию воды в листьях эти гибриды занимают по отношению к родительским видам промежуточное положение (табл. 2). Однако по отношению к среднему значению для родительских форм они имеют несколько меньшую водоненность листьев. Очень сниженным оказался у гибридов показатель водоотдачи листьев при подсыхании (табл. 2, рис. 2), что свидетельствует о большей водоудерживаю-

щей способности клеток. Они значительно превосходят родительские формы и по устойчивости тканей листьев к коротким прогревам (табл. 2, рис. 2). Еще более теплоустойчивыми оказались листья реципрокного гибрида *C. integrifolia* × *C. lanuginosa f. candida*. Эти данные, полученные путем экспресс-метода оценки теплоустойчивости, хорошо согласуются с наблюдениями за вегетацией растений в неблагоприятные периоды сезона.

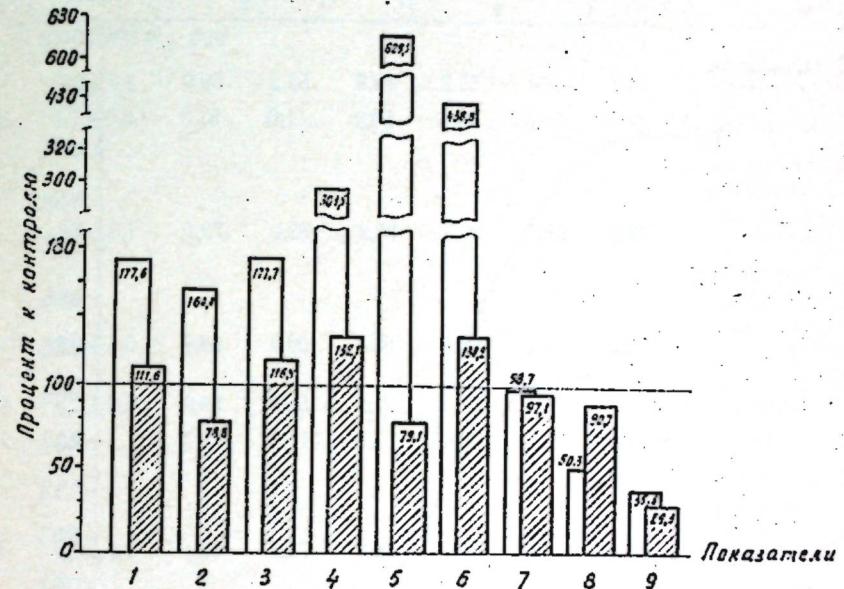


Рис. 2. Проявление гетерозиса у межвидовых гибридов клематиса по морфологическим и физиологическим признакам в процентах к среднему для родительских видов: □ — гибрид *C. lanuginosa f. candida* × *C. integrifolia*; // — гибрид *C. heracleifolia* var. *davidiana* × *C. vitalba*. Цифровое обозначение показателей: 1 — длина побегов, см; 2 — количество листьев на побеге; 3 — количество цветков; 4 — количество побегов на одном кусте; 5 — количество листьев на кусте; 6 — количество цветков на кусте; 7 — процент содержания воды в листьях; 8 — процент потери массы листьев при подсыхании (водоотдача); 9 — тепловое повреждение листьев (в баллах).

В отношении другого межвидового гибрида от скрещивания *C. heracleifolia* var. *davidiana* × *C. vitalba* следует сказать, что его родительские формы особенно контрастны по многим признакам и по происхождению. *C. heracleifolia* происходит из Восточного Китая. Это полукустарник высотой 0,5—1 м с крупными тройчатыми листьями. Другая родительская форма этого гибрида — *C. vitalba*. Он широко распространен в Средней и Южной Европе, в Северной Африке, а также в Крыму и на Кавказе. Это сильнорослый вьющийся кустарник, достигающий шести и более метров.

Физиологические проявления гетерозиса у гибридов клематиса

Таблица 2

Виды и гибриды	Влажность листьев по месяцам, %			Водоудерживающая способность по месяцам, %			Теплоустойчивость листьев в августе, баллы	
	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII	Взрослые раст.	Ювенильн. стад.
<i>C. lanuginosa</i> f. <i>candida</i>	71,7	66,1	65,2	62,9	52,2	59,9	3,7±0,8	—
<i>C. integrifolia</i>	76,1	72,6	68,7	50,9	41,0	37,3	3,6±1,1	5,1
<i>C. lanuginosa</i> f. <i>candida</i> × × <i>C. integrifolia</i> (<i>F</i> ₁)	72,6	68,5	66,3	80,2	75,2	70,1	1,3±0,6	—
<i>C. integrifolia</i> × × <i>C. lanuginosa</i> f. <i>candida</i> (<i>F</i> ₁)	72,2	71,5	65,8	69,4	60,9	62,3	0,6±0,2	—
<i>C. heracleifolia</i> v. <i>davidiana</i>	81,8	72,1	71,1	71,2	58,6	59,9	6,0±0,5	5,7
<i>C. vitalba</i>	76,1	72,7	70,6	77,8	77,5	73,7	1,5±0,2	2,7
<i>C. heracleifolia</i> v. <i>davidiana</i> × × <i>C. vitalba</i> (<i>F</i> ₁)	76,0	71,3	68,6	74,9	73,4	69,4	1,1±0,3	3,3

При таких глубоких различиях в размерах родительских растений трудно было ожидать, что гибриды, даже при наличии гетерозиса, превзойдут по длине побегов отцовскую форму — *C. vitalba*. И действительно, как видно из табл. 1, показатели гибридов занимают между родительскими формами промежуточное положение, но значительно ближе к виду *C. vitalba*. Однако, если отнести показатели гибрида к значениям, средним между родительскими формами (рис. 2), то и у него наблюдаются проявления эффекта гетерозиса по показателям длины и количества побегов, числа цветков на побеге и общего количества цветков на кусте. Но проявления гетерозиса по указанным показателям у этого гибрида значительно менее выражены, чем у гибрида *C. lanuginosa* f. *candida*×*C. integrifolia*. Характерны различия в динамике роста побегов гибрида *C. heracleifolia* v. *davidiana*×*C. vitalba* и его родительских форм (рис. 3). Гибрид по скорости роста значительно ближе к быстрорастущему виду *C. vitalba*.

По физиологическим показателям гибрид более четко отличается от родительских форм (табл. 2, рис. 2). Он имеет несколько повышенную водоудерживающую способность листьев и значи-

тельно более высокую их теплоустойчивость (при 50°). Еще более теплоустойчивым при этих условиях испытания оказался реципрокный гибрид *C. vitalba*×*C. heracleifolia*, который имел повреждение листьев в баллах от 0 до 0,4. Отмеченные различия реципрокных гибридов указывают на материнский тип наследования тех свойств клеток, которые определяют теплоустойчивость листьев.

Высота, см

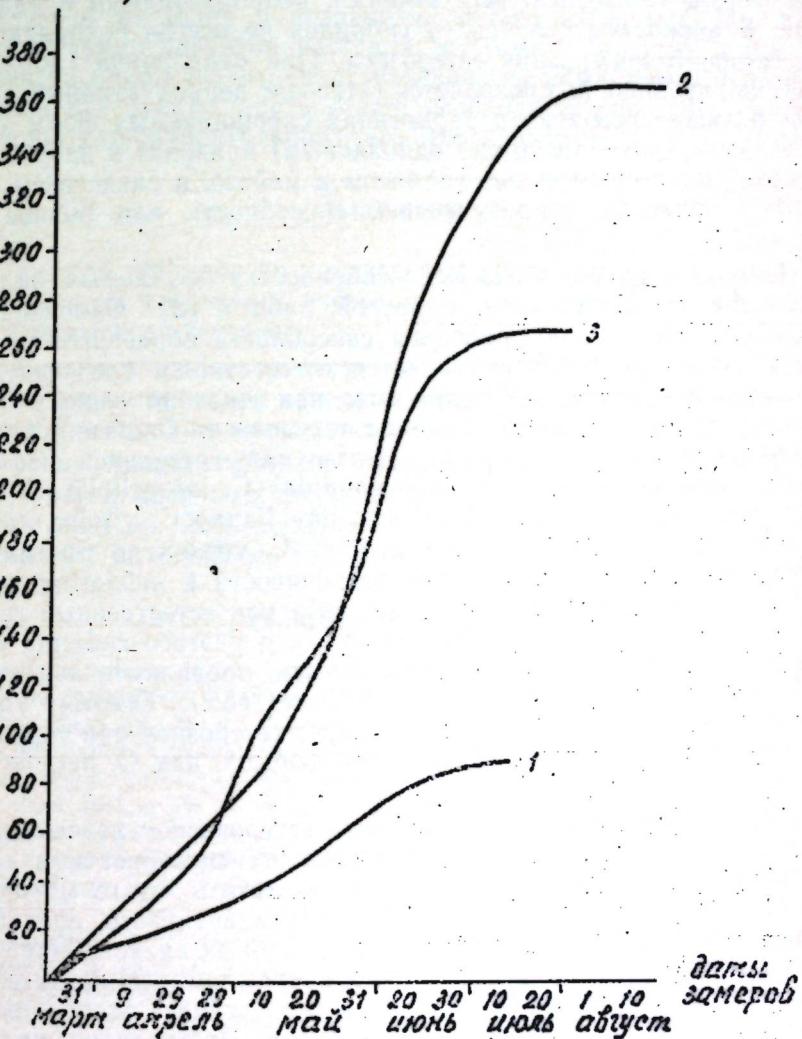


Рис. 3. Динамика роста побегов у гибрида *C. heracleifolia* v. *davidiana*×
×*C. vitalba* в сравнении с родительскими видами: 1 — *C. heracleifolia*
v. *davidiana*; 2 — *C. vitalba*; 3 — гибрид.

Различия по теплоустойчивости листьев между гибридами и родительскими видами проявляются только у взрослых растений. На ювенильной стадии такие различия не отмечены (табл. 2).

Подобные наблюдения по отдельным показателям были проведены и над другими межвидовыми гибридами клематиса. Отметим, что по показателю теплоустойчивости гибриды *C. fusca* × *C. lanuginosa* f. *candida* также существенно превосходят исходные родительские формы.

Обсуждение. По предложению А. Густавсона [7] различают три формы гетерозиса: вегетативный, репродуктивный и адаптивный. В конкретных случаях у гибридов не всегда совпадают эти три стороны проявлений гетерозиса. При отдаленной гибридизации, как правило, не проявляется гетерозис репродуктивный. Слишком большие различия в кариотипах скрещиваемых форм (даже если число хромосом бывает одинаковым) приводят к нарушениям конъюгации гомологичных хромосом в мейозе, и следствием этого бывает снижение репродуктивной способности или полное бесплодие.

Вопрос о цитогенетических особенностях изучаемых видов и гибридов рассматривался в другой работе [2]. Отмеченная в данном исследовании сниженная способность образовывать семена у изученных гибридов является естественным следствием отдаленной гибридизации. Но при этом, как показано выше, у гибридов проявляются другие стороны гетерозиса. Особенно мощное проявление соматического (вегетативного) гетерозиса наблюдается у гибрида *C. lanuginosa* f. *candida* × *C. integrifolia*. А в отношении гибрида *C. heracleifolia* v. *davidiana* × *C. vitalba* следует указать, что один из его родителей — *C. vitalba* по многим особенностям (силе роста, высокой устойчивости к неблагоприятным условиям среды и болезням) ведет себя как естественный гетерозисный гибрид. Можно предположить, что у этого гибрида имеет место сбалансированная гетерозиготность, проявляющаяся, по определению Т. Добжанского [8], как еугетерозис. Поэтому трудно было ожидать проявления вегетативного гетерозиса при скрещивании этого вида с такой материнской формой, как *C. heracleifolia* v. *davidiana*.

Что касается проявлений эффекта гетерозиса у изученных гибридов по повышению водоудерживающей способности и теплоустойчивости листьев, то здесь следует отметить, что их можно было бы отнести к проявлениям гетерозиса адаптивного, однако это определение не совсем подходит для подобных свойств гетерозисных гибридов. Скорее всего это проявления повышенной неспецифической устойчивости, которая является наиболее распространенным свойством гетерозисных организмов. Повышенная неспецифическая устойчивость гибридов не всегда коррелирует с повышенной пластичностью и способностью к адаптациям хотя бы потому, что у гибридов снижается чувствительность к повреждающим воз-

действиям окружающей среды, но она хорошо коррелирует с повышением теплоустойчивости. Природа повышенной теплоустойчивости гибридов и применимость метода термотестирования обсуждались ранее. Однако при термотестировании гетерозисных гибридов весьма важным является правильный подбор критической температуры, дифференцирующей устойчивость клеток родительских форм и гибридов.

Но теплоустойчивость листьев зависит не только от генетических свойств растений. Как было показано многими исследователями на других объектах, а также нами при сравнении взрослых и молодых растений клематиса, этот показатель заметно меняется с возрастом растений и возрастом листьев на побеге. На ювенильной стадии развития растений, а также у молодых и старых листьев на одном побеге теплоустойчивость ниже, чем у взрослых растений и у зрелых листьев. Это необходимо учитывать при отборе проб для сравнительного термотестирования.

Выводы

1. У ряда гибридов по показателям роста, длины и количества побегов, числа и размеров листьев ясно проявляется соматический, или вегетативный гетерозис.
2. Репродуктивный гетерозис у межвидовых гибридов клематиса не проявляется, а, напротив, часто наблюдается полное или частичное бесплодие, что характерно для отдаленных гибридов.
3. У изученных гибридов проявлениями гетерозиса является также повышенная водоудерживающая способность и теплоустойчивость листьев. Эти показатели отражают повышенную неспецифическую устойчивость гибридов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бескаравайная М. А. Селекция клематиса на Южном берегу Крыма.— Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, Л., 1975, т. 54, вып. 2.
2. Бескаравайная М. А., Дьякова М. И. Цитогенетическое изучение гибридов клематиса.— Бюл. Главн. ботан. сада, М.: Наука, 1981, вып. 120.
3. Волосенко-Валенис А. Н. Селекция клематиса в Крыму.— Труды Никитск. ботан. сада, 1971, т. 44.
4. Волосенко-Валенис А. Н. Коллекция клематиса в Никитском ботаническом саду.— Труды Никитск. ботан. сада, 1971, т. 44.
5. Шахbazov B. G. Гетерозис и теплоустойчивость.— Бюл. МОИП, 1966, т. 71, вып. 3.
6. Шахбазов В. Г. Прогнозирование эффекта гетерозиса методом термотестирования.— В кн.: Гетерозис с.-х. растений, его физиологико-биохимические и биофизические основы, М.: Колос, 1975.
7. Gustafsson A. The effect of heterozygosity on variability and vigour. Hereditas, 1946, vol. 32, N 2, p. 263—286.
8. Dobzhansky Th. Nature and Origin of heterosis "Heterosis" Ames Iowa, 1952, p. 218—223.

THE HETEROSESIS EFFECT IN INTERSPECIFIC CLEMATIS HYBRIDS

M. A. BESKARAVAINAYA,
V. G. SHAKHBAZOV

Summary

Results of studying various manifestations of heterosis while remote hybridising clematis species are presented.

It was stated that in a number of hybrids somatic or vegetative heterosis shows clearly. Increased water-retaining capacity and heat-resistance of leaves reflect non-specific resistance of hybrids. The reproductive heterosis in the interspecific clematis hybrids is not shown.

В. В. УЛЬЯНОВ,
кандидат сельскохозяйственных наук

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ СЕКВОЙЯДЕНДРОНА ГИГАНТСКОГО

Секвойядендрон гигантский, или Мамонтово дерево [*Sequoia-dendron giganteum* (Lindl.) Buchholz], — очень ценная декоративная порода. Однако на территории СССР до последнего времени она не имела широкого распространения, в основном из-за трудностей в выращивании посадочного материала.

Размножение осуществляется семенами и стеблевыми черенками. На Южном берегу Крыма образует обычно пустые семена, поэтому черенки практически остаются единственным способом размножения. Но этот способ не всегда бывает удачным. Малочисленная литература о секвойядендроне [1, 4] не содержит сведений о причинах его трудной укореняемости.

Наши исследования посвящены изучению биологических особенностей регенерации и разработке приемов размножения секвойядендрона стеблевыми черенками.

Опыты, основной целью которых было выявление причин трудной укореняемости черенков секвойи гигантской, начаты нами в 1975 г. в Опытном хозяйстве Никитского сада «Приморское» и продолжаются по настоящее время.

Особое внимание былоделено срокам черенкования, условиям среди при укоренении черенков, отбору черенков на маточных растениях.

Объектами исследований служили отдельные деревья секвойядендрона семенного и вегетативного происхождения, которые различны по возрасту и произрастают в разных местах: в парке дома отдыха «Айвазовское», Гурзуфском лесничестве, арборетуме Никитского сада, в маточных насаждениях и плантациях Опытного хозяйства «Приморское». Данные об укореняемости черенков по годам исследований представлены в табл. 1.

Технология размножения секвойядендрона черенками состоит в следующем.

Оптимальный срок черенкования в условиях Южного берега Крыма — третья декада декабря — первая декада января.

Для черенкования на отобранных маточных деревьях срезают небольшие, длиною 30—50 см ветки, которые в помещении затем разделяют на черенки — мелкие веточки длиной до 15 см.

Нижнюю часть черенка (примерно до половины его длины) освобождают от мелких веточек, аккуратно их выдергивая по направлению от основания к верхушке. В верхней части черенка оставляют 10—15 мелких побегов последнего порядка ветвления или две-четыре веточки предпоследнего порядка. Нижний конец

черенка обрезают лезвием безопасной бритвы перпендикулярно к оси черенка. Заготовленные таким образом черенки связывают в пучки по 50 шт. и устанавливают в ванночки с водой.

Таблица 1
Укоренение черенков секвойядендона гигантского,
взятых от различных маточных деревьев

Место произрастания растения маточных деревьев	Порядковый номер дерева	Возраст маточн. растен., лет	Дата че- ренко- вания	Высажено чертенков, шт.	Укорен- лось, %
Парк дома отдыха «Айва- зовское»	1	15—18	17.01.75	200	66,5
			25.12.75	300	12,0
			03.02.77	300	5,7
			29.12.77	300	62,1
			05.02.80	260	40,8
	2	15—18	17.01.75	200	0,0
			25.12.75	300	0,0
			03.02.77	300	0,0
Гурзуфское лесничество	1	15—18	25.12.75	300	52,5
			03.02.77	300	49,1
			29.12.77	300	57,7
	2	15—18	25.12.75	300	2,3
			03.02.77	300	2,0
			29.12.77	300	0,3
Арборетум Никитского бо- танического сада	1	20	05.02.80	260	6,2
			390	49,0	
			390	84,0	
			520	2,5	
			630	7,7	
			220	23,6	
			390	0,5	
			390	0,2	
			390	7,2	
			390	27,0	
	3	20	13.01.81	930	71,0
			503	17,3	
			390	47,8	
			200	54,6	
			300	56,4	
Опытное хозяйство «При- морское»	3—5 (группа)		25.12.75	300	47,8
			03.02.77	200	54,6
	6	маточные деревья семенного проис- хождения	29.12.77	300	56,4
			13.01.81	104	93,0
	2		111	93,8	

Подготовленные черенки высаживают на укоренение по схеме 4×5 см на глубину 2—3 см в ящик, заполненный субстратом, поверх которого насыпается слой крупнозернистого песка толщиной 3—4 см.

Субстрат готовят из дерновой земли (чернозема), торфа и песка в объемном соотношении 1:1:1 или из перлита, низинного и верхового торфа,— в той же пропорции. Предпочтителен второй субстрат, так как в нем у черенков развивается мочковатая корневая система. Первоначально ящики помещают в теплицу.

В первый период укоренения температура воздуха в теплице держится в пределах 12—18°, в отдельные солнечные дни температура может повышаться до 28—30°. В первой декаде апреля температура в теплице поднимается выше 30°, что крайне нежелательно. Поэтому ящики с черенками переносят на участок открытого грунта с искусственным туманом. Над ящиками с черенками устраивают укрытия из полиэтиленовой пленки. Здесь черенки остаются на весь период до их укоренения и пересадки на добрачивание.

Период укоренения черенков длится от 70 до 110 дней, его продолжительность зависит, очевидно, от температурного режима.

Режим увлажнения поддерживали прерывистой подачей искусственного тумана. В дневное время (в жаркую и сухую погоду)— через 3—5 мин. на 7—10 сек.; в пасмурную погоду интервалы подачи тумана увеличивали до 10—15 мин. В ночное время туманообразующую установку включали через каждые 1—1,5 часа. Автоматизацию подачи тумана обеспечивали прибором КЭП-12У.

В первоначальный период, когда черенки находятся в теплице, достаточно трех-пяти опрыскиваний ежедневно.

После укоренения черенков проводили подкормки полными минеральными удобрениями с микроудобрениями (рижская смесь) из расчета 50 г на 10 л воды на 1 м².

Наблюдения за укоренением и развитием черенков проводили по методике ТСХА [3].

Укорененные черенки секвойядендона пересаживали на добрачивание. Одно-двухлетние укорененные черенки раньше было принято высаживать непосредственно в школу добрачивания, однако это приводило к низкой приживаемости растений. Порою их гибель достигала 50—60%. В последние годы черенки предварительно пересаживаются в пакеты из полиэтиленовой пленки (рис. 1).

При извлечении черенков из ящика и пересадке их в пакеты необходимо соблюдать осторожность, так как корни очень хрупкие, легко обламываются. Слишком длинные корни укорачивали секатором до 25—30 см. Субстрат, в котором добрачивали укорененные черенки, готовили из чернозема с добавлением небольшого количества песка, торфа, перепревшего навоза и минеральных удобрений (на 1 м³ чернозема, 0,2 м³ песка, 0,1 м³ навоза, 0,1 м³ торфа и 5 кг гранулированного суперфосфата).

Высаженные в пакеты растения устанавливали на специальный участок (полигон доращивания), оборудованный системой полива, и обильно поливали. Последующие поливы производили по мере надобности, но не реже одного раза в неделю. Спустя

месяц после пересадки растения подкармливали полным минеральным удобрением с микроэлементами из расчета 40—50 г на 1 м² площади стояния пакетов. Подкормки повторяли через месяц. За лето делали три-четыре подкормки. Оптимальный срок пересадки — третья декада февраля — первая декада марта (до начала активного роста корней у черенков). Пересаженные в этот срок черенки хорошо приживаются (отход не превышает 5%), и к осени при хорошем уходе растения достигают высоты 35—40 см, образуя прочный корневой ком, который и при снятом пакете в момент пересадки на постоянное место не разваливается. Оптимальный срок пересадки в школу доращивания или на постоянное место — октябрь. Высаженные с комом растения приживаются на 100%.

Обязательным условием, обеспечивающим успех размножения секвойядендrona, является создание специальных маточных насаждений из растений с заведомо известной способностью к укоренению черенков, что достигается в процессе искусственного отбора.

Вегетативно размноженные с одного дерева черенки образуют новый клон, часто отличающийся от других клонов формой и строением кроны, окраской хвои и т. д., что в конечном счете определяет формовые разнообразия деревьев данного вида с признаками, наиболее ценными в декоративном садоводстве.

Такие клоновые плантации секвойядендrona гигантского в настоящее время созданы в Опытном хозяйстве «Приморское». В дальнейшем предполагается их расширить и пополнить новыми клонами с целью обеспечения потребности в посадочном материале секвойядендrona для озеленения.

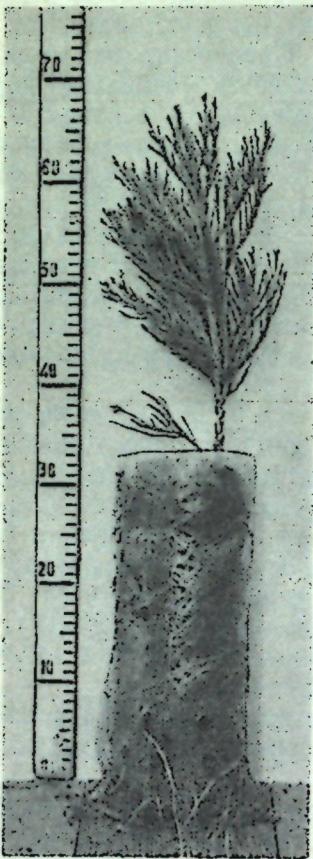


Рис. 1. Укорененные черенки секвойядендrona в четырехлитровых полистиреновых пакетах.

Особый интерес представляют клоны, полученные от молодых деревьев, выращенных из семян. Пребывая в ювенильном состоянии, отдельные особи обладают высокой (100%) укореняемостью черенков и рядом других ценных в декоративном садоводстве и лесоводстве признаков, которые также будут закреплены в наследии.

В результате исследований установлено, что при одинаковых условиях среди укоренения и сроках черенкования черенки секвойядендrona от разных деревьев имели неодинаковую укореняемость (табл. 1). Так, черенки двух рядом расположенных одновозрастных (15-летних) деревьев (Гурзуфское лесничество) резко различались по укореняемости: черенки с одного дерева по годам исследований укоренялись на 52,5; 49,1 и 57,7%, а с другого — соответственно на 2,3; 2,0 и 0,3%.

Совершенно не укоренялись во все годы исследований черенки одного из деревьев, произрастающих в парке дома отдыха «Айвазовское». В широких пределах (от 0,2 до 84,0%) наблюдалась укореняемость черенков, взятых от каждого из десяти одновозрастных, произрастающих в одинаковых условиях деревьев (арборетум Никитского ботанического сада).

Анализ многолетних наблюдений позволяет сделать вывод, что причины укореняемости или неустановленности черенков секвойядендrona гигантского кроются в индивидуальных особенностях каждого дерева и зависят в основном от наследственных свойств. Это хорошо согласуется с известным положением, что свойство образовывать придаточные корни является генетическим и может проявляться по-разному внутри вида и даже сорта [2]. В данном случае стали определяющими не сроки черенкования или другие внешние факторы, а различная способность к образованию придаточных корней только у определенных деревьев. Поэтому при разработке приемов вегетативного размножения секвойядендrona черенкованием необходим предварительный отбор особей, обладающих высокой естественной способностью образовывать придаточные корни.

Немаловажным фактором при вегетативном размножении секвойи черенкованием является и первоначальный размер черенков, оказывающий влияние на их укоренение и последующее развитие, вплоть до выхода стандартных саженцев. Так, черенки, длина которых составляла 12—14 см с диаметром у основания 4 мм и более, к моменту пересадки на доращивание в пять раз по массе надземной части и в девять раз по массе корней превосходили черенки, первоначальная длина которых составляла 6—8 см с диаметром до 2 мм (табл. 2, рис. 2).

Таким образом, с увеличением размеров черенков увеличивается и масса придаточных корней. Это подтверждается и так называемым «Правилом соотношения масс» Дж. Леба [6], согласно которому с увеличением исходной массы регенерируемой части или органа растения соответственно возрастает и масса вновь

возникающих структур и образований. Биологическая значимость этого правила нами отмечена ранее — при размножении черенками вечнозеленых садовых культур [5].

Таблица 2

Влияние исходных размеров черенков на накопление сырой массы, количество и общую длину придаточных корней у черенков секвойядендона к концу вегетационного периода

Исходные размеры черенков		Показатели развития укорененных черенков				
Длина, см	Диаметр, мм	Кол-во побегов, шт.	Кол-во корней перв. поряд. на 1 черенок, шт.	Общая длина корней перв. порядка на 1 черенок, см	Сырая масса корней на членок, г	Сырая масса надземной части, г
12—14	4 и более	12—15	4,6	81,0	4,2	10,3
9—11	3	8—11	1,6	27,8	1,2	3,5
6—8	2	6—7	1,3	20,0	0,5	2,0

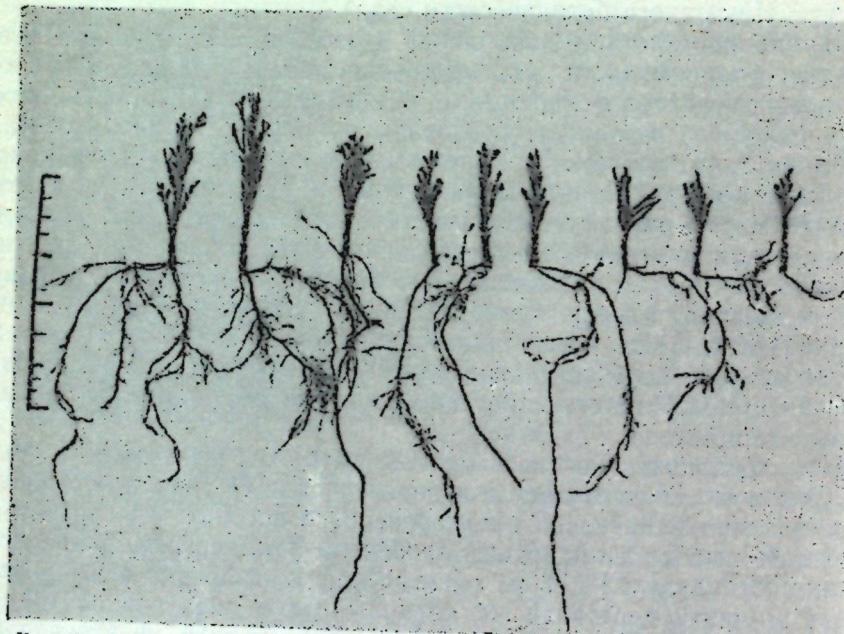


Рис. 2. Развитие корневой системы укоренившихся черенков в зависимости от их исходных размеров.

Выводы

1. У секвойядендона гигантского выявлена индивидуальная способность к размножению черенками, которая зависит от внутренних причин, обусловленных генотипом.

2. Для успешного размножения черенками необходим предварительный отбор маточных деревьев.

3. При выращивании саженцев секвойядендона гигантского на основе современной технологии корнесобственного вегетативного размножения в условиях регулируемого туманообразования необходимо учитывать биологические закономерности ризогенеза, определяющие в конечном счете укореняемость черенков и их дальнейшее развитие.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Еремеев Г. Н. Вегетативное размножение черенками и прививками некоторых трудноразмножаемых древесных и кустарниковых растений.— Труды Никитск. ботан. сада, 1959, т. 29.
- Тарасенко М. Т. Размножение растений зелеными черенками. М.: Колос, 1967.
- Тарасенко М. Т., Ермаков Б. С., Прохорова З. А., Фаустов В. В. Новая технология размножения растений зелеными черенками. М.: ТСХА, 1968.
- Ульянов В. В., Ярославцев Г. Д. Укоренение хвойных в тумане.— Цветоводство, 1967, № 2.
- Фаустов В. В., Ульянов В. В. Влияние листьев и почек на развитие придаточных корней у черенков вечнозеленых садовых культур.— В кн.: Прогрессивные технологии в плодоводстве и виноградарстве. М.: ТСХА, 1982.
- Loeb, J. Quantitative Laws in regeneration.— Journ. Int. Genet. Physiol., 1919, N 2.

BIOLOGICAL BASES OF VEGETATIVE PROPAGATION OF SEQUOIADENDRON GIGANTEUM

V. V. ULYANOV

Summary

Results of investigations for revealing causes of poor rooting ability in cuttings of *Sequoiadendron giganteum* are presented. It was stated that the cuttings rooting ability depends on hereditary properties inherent to every individual. Problems of *sequoiadendron* propagation by cuttings under artificial mist are elucidated. For successful propagation by cuttings, individual selection of parent trees is necessary. Dependence of adventitious roots formation upon initial size of the cuttings is shown.

РИТМЫ РАЗВИТИЯ ВОСТОЧНОАЗИАТСКИХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

Ритмы вегетации и генеративного развития растений — важные эколого-биологические признаки, в которых проявляются основные приспособительные особенности видов к условиям своего существования. Общий ритм развития растений складывается из физических и биохимических процессов в клетках, закономерно повторяющихся в течение года и из года в год, процессов роста и отмирания, формирования репродуктивных органов и размножения. Индивидуальные особенности ритмов роста и развития видов проявляются в своеобразии их биоморф. Отдельные элементы общего ритма развития находятся под непосредственным влиянием климатических факторов внешней среды и могут заметно изменяться по годам. Другие носят наследственно-генотипический характер, то есть связаны с влиянием факторов, возникающих внутри самого растения. Динамика этих элементов обусловлена годичной цикличностью климата.

Одной из первоочередных задач интродуктора является установление соответствия внутренне обусловленной ритмики жизненных процессов ритмике погодно-климатических факторов путем систематических фенологических наблюдений.

Изучению ритмов развития интродукентов уделяется серьезное внимание во многих ботанических садах [3, 6, 9]. Никитским ботаническим садом накоплен известный опыт изучения ритмов развития древесных растений по флористическим областям [4].

В настоящей статье анализируются данные по ритмам роста и цветения интродуцированных деревьев и кустарников восточноазиатской флористической области. К 1980 г. их число составило 592, или 44,7% видов, имеющихся в арборетуме.

Успешная интродукция многих восточноазиатских растений на Южном берегу Крыма лимитируется абсолютными минимумами температуры в зимние месяцы и в начале весны, а также абсолютными максимумами летом, в период наиболее выраженной воздушной и почвенной засухи. В связи с этим особенно важны наблюдения за растениями во время начала и окончания ростовых процессов и цветения. Фенологические наблюдения в 1977—1980 гг. проводили за 113 видами, которые представляли все многообразие жизненных форм, растущих в Никитском саду. Отобранные растения происходят из 11 различных провинций изучаемой флористической области по Тахтаджяну [5].

Начало ростовых процессов у растений с закрытыми почками отмечали визуально по фазе их распускания, а у растений с открытymi почками — по расхождению первых чешуевидных ли-

ствьев. Конец ростовых процессов определяли биометрическими наблюдениями за различными типами побегов в кроне.

По началу ростовых процессов наблюдаемые виды распределялись на 5 групп: зимне-весенняя (январь—март), ранневесенняя (март), весенняя (апрель), поздневесенняя (май) и раннелетняя (июнь). В зимне-весенней фенологической группе представлено 10 видов, среди них *Lonicera fragrantissima*, *Photinia serrulata* и *Ligustrum strongylophyllum*. 43 вида вошли в ранневесеннюю группу — *Berberis pruinosa*, *B. soulieana*, *Cotoneaster divaricatus*, *C. wardii*, *Forsythia viridissima* и другие. В этих двух группах преобладают в основном кустарники, более пластичные по сравнению с деревьями и обладающие неустойчивым ритмом роста [1, 5, 7].

Весенняя группа самая многочисленная, сюда вошло 55 видов, среди них *Cudrania tricuspidata*, *Berberis wilsonae*, *Rhus chinensis*, *Wisteria sinensis* и *Zelkova schneideriana*. *Grewia parviflora*, *Koelreuteria integrifolia*, *Firmiana simplex*, *Wisteria floribunda* составили поздневесеннюю группу. *Leycesteria formosa*, как правило, повреждается низкими зимними и ранневесенними температурами, отрастает в начале июня, поэтому нами отнесена к раннелетней группе.

Продолжительность периода роста у наблюдаемых видов различна. Период роста средней продолжительности (41—60 дней) у 14 видов. У 10 из них вегетативные побеги полностью сформированы в почках возобновления к началу роста (*Acer oliverianum*, *Cudrania tricuspidata*, *Phyllostachys viridi-glaucescens* и другие).

Период роста более продолжительный (61—120 дней) у 81 вида; только у пяти видов побеги сформированы полностью (*Acer ginnala*, *Malus floribunda* и другие).

Длительный (121—150) и очень длительный (151—190 дней) периоды роста имеют 12 видов, у которых к началу ростовых процессов вегетативные побеги не сформированы (*Ligustrum strongylophyllum*, *Melia toosendan*). Некоторые виды из этой группы (*Euonymus japonicus*, *Spiraea cantoniensis*), подвергаясь стрижке, каждый раз отрастают.

Своебразную группу составили *Lonicera henryi*, *Lycium chinense*, *Polygonum multiflorum*, обладающие двумя, тремя и более периодами роста, что создает картину непрерывных ростовых процессов. В достаточно дождливое лето повторно растут *Aucuba japonica*, *Berberis gagnepainii*, *Pittosporum heterophyllum* и некоторые другие породы.

В ритмах роста можно проследить наследственную природу растений, историю формирования вида, его экологическую пластичность. Наличие двух и более периодов роста у растений на Южном берегу Крыма в благоприятных климатических условиях можно объяснить принадлежностью изучаемых видов к третичной субтропической флоре [2].

По началу цветения интродуцированные растения распределились на восемь фенологических групп. Практически это обеспечивает наличие цветущих растений в арборетуме в течение всего года.

В группе зимнецветущих растений девять видов с крайне специализированными генеративными побегами, в числе которых *Armeniaca mume*, *Chimonanthus praecox*, *Jasminum nudiflorum*, *Lonicera fragrantissima*, *L. standishii* и *Sarcococca humilis*.

В марте зацветают четыре вида из ранневесенней группы, также с крайне специализированными генеративными побегами (*Berberis julianae*, *B. pruinosa*, *Forsythia giraldiana*, *F. viridisima*).

Группа весеннецветущих (начало цветения в апреле) представлена 13 видами с неполностью специализированными и неспециализированными генеративными побегами (*Deutzia scabra*, *D. staminea*, *Photinia serrulata*, *Malus floribunda*, *M. hupehensis*) и *Wisteria sinensis* с генеративным побегом крайней специализации.

Поздневесеннецветущая группа содержит 42 вида растений с началом цветения в мае. Сюда входят виды с различной специализацией генеративных побегов — это прежде всего виды рода *Cotoneaster*, *Kolkwitzia amabilis*, *Pittosporum heterophyllum*, *Wisteria floribunda*, *Zelkova schneideriana* и другие.

В раннелетнецветущей группе (начало цветения в июне) представлены растения со слабо- и неспециализированными побегами (*Cotoneaster salicifolius*, *Stranvaesia davidiana*), всего 22 вида.

В июле зацветают 11 видов летнецветущих растений с неспециализированными генеративными побегами, среди них *Berberis wilsonae* и *Evodia hupehensis*. *Grewia parviflora* с неспециализированным пазушным и *Osmanthus fragrans* с крайне специализированным генеративными побегами зацветают в августе (позднелетнецветущая группа).

В сентябре—ноябре зацветают семь осеницветущих видов *Viburnum fragrans* с крайне специализированными, остальные — с неспециализированными генеративными побегами (*Abelia chinensis*, *Clerodendron trichotomum*).

Определенная взаимосвязь морфологической структуры генеративного побега со сроками зацветания выявлена у растений с крайне специализированными генеративными побегами и вошедшими в зимне- и ранневесеннецветущие группы. Выявилась также некоторая корреляция между началом цветения и степенью сформированности генеративной сферы к началу ростовых процессов: позже зацветают те виды, в генеративных почках которых к началу роста сформирована лишь вегетативная часть.

Многообразие фенологических групп частично можно объяснить большой протяженностью изучаемой флористической области, богатством ее флоры, разнообразием рельефа и климата, обуславливающих существование экологических ниш, в которых

находятся растения с различными ритмами развития. Это указывает на широкие возможности использования восточноазиатских растений в качестве исходного материала для интродукции в различных экологических условиях.

Продолжительность цветения отдельных видов варьирует от 10 до 50 дней. Исключение составляют виды, цветущие в осенне-зимнее время — *Chimonanthus praecox*, *Osmanthus ilicifolius* (60), *Sarcococca humilis* (70) и *Lonicera fragrantissima*, *L. standishii* (80 дней), цветение их более продолжительно.

Изученные нами виды восточноазиатской флористической области по степени сформированности генеративной сферы к началу роста побегов распределились на три группы: первая — виды, у которых сформированы все элементы цветка; вторая — виды, у которых заложена часть элементов цветка или все они находятся в примордialном состоянии; третья — виды, у которых вегетативная часть генеративного побега сформирована частично или находится в примордialном состоянии.

Крайне специализированные генеративные побеги, как правило, бывают полностью сформированы к началу роста, и поэтому виды, обладающие этими качествами, сосредоточены в основном в первой группе.

Растения со слабо и неполностью специализированными генеративными побегами вошли во вторую группу.

Растения с неспециализированными генеративными побегами, у которых крупные сложные листья (*Albizzia kalkora*, *Evodia hupehensis* и другие), относятся к третьей группе.

Годы с экстремальными погодными условиями имеют огромное значение для выявления экологических порогов морозостойкости и засухоустойчивости интродуцированных растений. Абсолютные минимумы (-10,0; -9,3) отмечались соответственно в 1979 и 1980 гг. Морозами было повреждено 20 видов, что составило 22,6% названной группы.

С оценкой в один балл от морозов пострадали* *Aucuba japonica*, *Catalpa duclouxii*, *Eriobotria japonica*, *Fontanesia fortunei*, *Grewia parviflora*, *Ligustrum sinensis*, *Pittosporum heterophyllum*, *Viburnum rhytidophyllum*; в два балла — *Clerodendron trichotomum*, *Hupericum hookerianum*, *Polygonum multiflorum*, *Leycesteria formosa*; в три балла — *Lycium chinense*. Остальные изучаемые интродуценты перенесли указанные отрицательные температуры без повреждений.

Летом 1979 г. полное отсутствие осадков в мае и незначительное их количество в июне создали критический дефицит влажности

* Один балл — подмерзли почки или концы однолетних (прошлогодних) побегов, а также листья у вечнозеленых видов; два балла — однолетний (прошлогодний) прирост вымерз целиком на всю длину или на большую часть длины побегов; три балла — двухлетний прирост вымерз целиком или большая его часть; обмерзла верхушка дерева.

сти в почве и значительную сухость воздуха в июле. От засухи пострадали следующие виды: *Callicarpa japonica*, *Clerodendron trichotomum*, *Cotoneaster divaricatus*, *Catalpa duclouxii*, *Forsythia giraldiana*, *F. viridissima*, *Grewia parviflora*, *Ligustrum sinense*, *Spiraea sargentianus*, *S. nipponica* — один балл; *Celtis sinensis*, *Fontanesia fortunei*, *Ehretia dicksoni* (с оценкой в два балла)*.

Таким образом, интродуценты восточноазиатской флористической области перенесли засуху вполне удовлетворительно.

Полученные материалы по ритмам развития наиболее приспособленных к условиям Южного берега Крыма восточноазиатских растений могут быть полезными при реконструкции южнобережного ландшафта и моделировании парковых насаждений.

Выводы

1. По началу ростовых процессов выделено пять фенологических групп: зимне-весенняя (февраль—март) — 10 видов, ранневесенняя (март) — 43, весенняя (апрель) — 55, поздневесенняя (май) — 4 и раннелетняя (июнь) — 1 вид.

Более продолжительное время растут виды, у которых к началу ростовых процессов вегетативные побеги не сформированы.

2. По началу цветения выделено восемь фенологических групп: 9 видов — зимнецветущие (декабрь—февраль), 4 — ранневесеннецветущие (март), 14 — весеннецветущие (апрель), 42 — поздневесеннецветущие (май), 22 — раннелетнецветущие (июнь), 11 — летнецветущие (июль), 12 — позднелетнецветущие (август) и 7 — осеннецветущие (сентябрь—ноябрь).

В зимнюю и ранневесеннюю группы вошли виды растений с крайне специализированными генеративными побегами. В группы с более поздним цветением в основном включены виды с неспециализированными побегами.

3. Экстремальные погодные условия за годы наблюдений вызвали повреждения у незначительного числа восточноазиатских видов, что подтверждает экологическую пластичность видов и перспективность расширения границ их культурного ареала на юге СССР.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аворин Н. А. Переселение растений на Полярный север. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956.
2. Вильф Е. В. Историческая география растений.—М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1944.

* Один балл — засыхают листья (10%) или у большинства из них повреждены края. Частично засыхают цветки. Листья, потерявшие тургор, восстанавливают его после полива; два балла — многие листья засыхают, опадают до наступления нормального листопада. Усыхают концы однолетних побегов. Все цветки засыхают и опадают, растение теряет декоративный вид; три балла — все листья засыхают, имеются засохшие побеги.

3. Голубева И. В. Деревья и кустарники, цветущие в зимний период на Южном берегу Крыма.—Труды Никитск. ботан. сада, 1972, т. 56, вып. 2.
4. Голубева И. В., Галушко Р. В., Корнилицын А. М. Фенология древесных растений Средиземноморской флористической области на Южном берегу Крыма.—Бюл. Главн. ботан. сада АН СССР, 1973, вып. 88.
5. Корнилицын А. М. Итоги интродукции древесных и кустарниковых пород в субтропических районах Средней Азии.—Бюл. Главн. ботан. сада, 1952, вып. 12.

6. Лапин П. И. Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции.—Бюл. Главн. ботан. сада АН СССР, 1967, вып. 65.

7. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Изд-во Советская наука, 1952.

8. Тахтаджян Л. А. Флористические области земли. Л., 1978.

9. Штонда Н. И. К оценке перспективности некоторых интродуцированных в ботанический сад АН УзССР североамериканских растений со средним сроком начала вегетации.—В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, вып. 18. Ташкент: Изд-во ФАН, 1982.

DEVELOPMENT RHYTHMS OF EAST-ASIAN WOODY PLANTS IN SOUTH COAST OF THE CRIMEA

R. V. GALUSHKO

Summary

On the basis of phenological studies, five plant groups have been selected by the beginning of growth processes and eight groups by the beginning of blooming which permits to forecast the extended introduction of plants with similar rhythms.

An evaluation of drought- and frost-resistance of the introduced plants during the observation years (1977—1980) is given.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПЫЛЬЦЫ СЕКВОИИ ВЕЧНОЗЕЛЕННОЙ

Монотипный род секвойи (*Sequoia Endl.*) включает единственный сохранившийся вид — секвойю вечнозеленую (*Sequoia sempervirens Endl.*). В нашей стране секвойя выращивается с 1840 г. В настоящее время на Южном берегу Крыма и в Западном Закавказье представлена растениями двух-пяти поколений местной семенной репродукции.

С филогенетической точки зрения секвойя — один из наиболее эволюционно продвинутых видов хвойных [3, 10]. Это находит отражение и в строении ее пыльцевых зерен, которые лишены проталлиальных клеток и таким образом в морфологическом и функциональном отношении максимально приближаются к мужскому гаметофиту покрытосемянных растений [11].

Сведения о пыльце секвойи скучны и, как правило, касаются лишь размеров и морфологии пыльцевого зерна [12]. Наиболее детальное цитологическое описание пыльцевого зерна секвойи дано Лавсоном [14]. Согласно морфологической классификации пыльцевое зерно радиально-симметричное, выпуклолептомное [9]. Экзина тонкая с зернистой поверхностью. Интана толстая, состоит из двух слоев — наружного пектинового и внутреннего слоя, содержащего кроме пектина также целлюлозу [15]. Пыльца секвойи при намокании через несколько минут сбрасывает экзину. Эта особенность, впервые обнаруженная Шахтом [16] у туи и кипарисовика, присуща многим семействам голосемянных растений — кипарисовым, тисовым, головчатотисовым, таксодиевым. По этому признаку Мюллер-Штоль [15] выделяет пыльцу названных семейств в особый таксонидный морфологический тип. Согласно данным этого автора, механизм сбрасывания экзины пыльцой таксонидного типа заключен в интине, пектиновый слой которой при намокании пыльцевого зерна сильно разбухает. В сокрете, выделяемом семяпочкой, пыльца секвойи сбрасывает экзину уже в первые 3—5 минут [8].

Настоящая работа посвящена результатам многолетнего изучения развития и выяснению адаптивного значения качественной изменчивости пыльцы у секвойи вечнозеленой в условиях культуры.

Объектом исследования служила пыльца секвойи, собранная в период «цветения» в 1972—1979 гг. с пяти деревьев семенного происхождения в арборетуме Государственного Никитского ботанического сада, а также присланная в 1973 г. из двух районов Западного Закавказья (гг. Сочи и Очамчира) и из Италии (г. Флоренция, арборетум Валломброза).

В связи с тем, что проращивание на искусственных питательных средах не может отражать фертильность пыльцы и не дает сравнимые результаты [7], нами предложена довольно несложная методика исследования пыльцы на постоянных и временных крашеных препаратах, позволяющая одновременно проводить ее цитологическое и морфологическое изучение [2, 3].

Исследования показали, что во всех образцах пыльца секвойи в основном представлена двухклеточными пыльцевыми зернами, состоящими из крупной вегетативной и маленькой генеративной клеток. Линзовидная генеративная клетка располагается пристенно у проксимального полюса пыльцевого зерна. В проанализированных выборках такие пыльцевые зерна составляют от 84,2 до 99,2% (табл. 1). Кроме того, во всех образцах обнаружены в небольшом количестве пыльцевые зерна, состоящие из двух равных клеток. Такие abortивные пыльцевые зерна возникают вследствие нарушения деления микроспоры. Наибольшее количество таких зерен (0,7%) отмечено в пыльце растений из Сочи (табл. 1). Часть микроспор не успевает пройти деление в микроспорангии, поэтому во всех выборках встречается от 0,3 до 14,4% одноклеточных пыльцевых зерен. Больше всего их в пыльце секвойи из Сочи (табл. 1). Возможно, что некоторые из них при попадании в семяпочку способны прорости и дать начало нормальному мужскому гаметофиту. Это предположение основано на том, что в ряде образцов пыльцы, собранной в Никитском саду, отмечены микроспоры, находящиеся на разных этапах деления ядра — от профазы до метафазы.

В пыльце секвойи из всех исследованных нами районов ее культуры обнаружены в небольшом количестве (до 0,1%) ценоцитные трех- и четырехядерные пыльцевые зерна. Обычно два ядра у них имеют меньшие размеры, что особенно заметно в трехядерных зернах. Возникновение таких аномальных пыльцевых зерен, по-видимому, связано с нарушением мейоза и последующих кариокинезов.

Некоторые аномальные микроспоры и пыльцевые зерна отмирают в микроспорангии. В пыльце они обнаруживаются как оптически пустые оболочки или содержат пристенно расположенный сгусток деструктурированной цитоплазмы с одним или двумя пикнотическими ядрами. Такие пыльцевые зерна в исследованных образцах составляют от 0,1 до 1,7% общего числа пыльцевых зерен (табл. 1).

Разработанная нами методика приготовления препаратов пыльцы с ее предварительным намачиванием в физиологическом растворе позволила выявить ряд аномалий, связанных с организацией оболочки пыльцевого зерна (табл. 2). Самой широко распространенной аномалией этого класса, встречающейся во всех без исключения образцах пыльцы, является неспособность пыльцевого зерна сбрасывать экзину при намокании. Доля пыльцы с таким дефектом колеблется от 1,8 (образец из Италии) до 67,6% (дерево-

Таблица 1

Цитологическая характеристика и размеры пыльцы секвойи вечнозеленой из разных районов ее культуры

Номер дерева*	Год сбора	Возраст дерева, лет	Живая пыльца, %						
			нормальная двухклеточная	микроспора	с тремя и четырьмя ядрами	с двумя равными клетками	Мертвая пыльца, %	Средний диаметр пыльцевого зерна, мк	Коэффициент вариации диаметра пыльцевого зерна, %
1	1972	80—90	97,9	1,3	0	ед.	0,8	29,5±0,1	9,7
	1973		93,7	6,3	0	ед.	ед.	29,9±0,1	7,0
	1975		93,4	4,5	ед.	ед.	1,5	29,5±0,1	7,4
	1976		98,3	0,9	ед.	0,1	0,7	28,9±0,1	6,8
	1977		98,1	1,5	ед.	ед.	0,4	29,4±0,1	7,2
	1978		97,9	2,0	0	0	0,1	29,5±0,1	7,5
	1979		96,6	2,8	ед.	0	0,6	29,4±0,1	8,4
2	1972	80—90	92,8	6,7	0	0,1	0,4	28,4±0,1	7,1
	1973		96,4	3,30	ед.	ед.	0,3	28,1±0,1	7,5
	1975		92,5	6,5	ед.	0,1	0,9	28,1±0,1	7,2
	1976		97,7	1,9	0	0	0,4	27,7±0,1	8,3
	1977		95,9	2,7	0,1	0,1	1,3	28,0±0,1	6,5
	1978		93,9	5,6	0	0	0,5	27,9±0,1	7,7
	1979		94,8	4,9	ед.	ед.	0,3	28,2±0,1	7,4
3	1972	12	97,9	1,5	0	ед.	0,6	27,3±0,1	7,6
	1973	13	97,7	1,8	ед.	ед.	0,5	27,3±0,1	6,3
	1975	15	97,3	0,9	0,1	0,1	1,6	27,7±0,1	6,5
	1976	16	96,8	2,6	ед.	ед.	0,6	28,0±0,1	8,1
	1977	17	98,5	1,2	0	ед.	0,3	27,5±0,1	7,0
	1978	18	97,1	2,2	0,1	ед.	0,6	28,0±0,1	6,5
	1979	19	97,8	0,8	0,1	0,1	1,2	27,7±0,1	6,3
4	1972	12	97,5	1,7	0	ед.	0,8	29,3±0,1	7,2
	1973	13	93,8	5,6	0	0,1	0,5	29,5±0,1	7,1
	1975	15	96,5	3,2	0,1	ед.	0,3	28,6±0,1	7,4
	1976	16	96,8	2,9	ед.	0	0,3	29,4±0,1	6,7
	1977	17	92,2	6,7	0,1	ед.	1,0	29,0±0,1	8,5
	1978	18	95,9	4,1	ед.	ед.	0,5	29,3±0,1	6,9
	1979	19	93,4	6,1	ед.	ед.	0,5	28,8±0,1	7,2
5	1973	40—50	96,2	3,5	0	ед.	0,3	29,3±0,1	6,2
			94,3	0,7	ед.	ед.	0,5	29,1±0,1	6,5
			96,5	3,2	0	ед.	0,3	29,0±0,1	7,1
			95,1	4,4	ед.	0	0,5	29,1±0,1	7,2
			97,4	1,9	ед.	0	0,7	29,5±0,1	8,0
			97,0	2,6	ед.	0	0,4	28,8±0,1	6,6
6	1973	90	99,2	0,3	ед.	ед.	0,5	27,1±0,1	6,0
7	1973	—	84,8	14,4	ед.	0,7	0,1	27,8±0,1	6,9
8	1973	12	96,9	2,9	ед.	ед.	0,2	27,3±0,1	7,7

* Деревья № 1—5 растут в арборетуме Никитского ботанического сада; № 6 — Италия (Флоренция), арборетум Валломброза; 7 — Сочинский дендрарий; 8 — г. Очамчира, Абхазская научно-исследовательская лесная опытная станция.

во № 5 в арборетуме Никитского сада в 1973 г.). При этом во всех образцах, за исключением пыльцы растений из Сочи, такие пыльцевые зерна представляют собой внешне физиологически и морфологически нормальные двухклеточные пыльцевые зерна (табл. 2). Как показали наши наблюдения, такие пыльцевые зерна при попадании в семяпочку не прорастают и, следовательно, не участвуют в половом процессе.

Таблица 2

Цитологическая характеристика пыльцы секвойи вечнозеленой, обработанной в физиологическом растворе

Номер дерева*	Год сбора	Мертвая пыльца, %	Живая пыльца, %							не сбро- сившая экзину	
			нормальная двухклеточная	микроспора	отрыв генеративной клетки	«взрыв» вегетативной клетки	равное деление	с тремя и четырьмя ядрами	сбросившая интину		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	1972	0,8	92,0	0,7	0,6	0,2	ед.	0	—	0,6	5,1
	1973	ед.	77,9	0,3	2,6	ед.	ед.	0	—	6,0	13,2
	1975	2,1	84,7	0,6	0,1	0,2	ед.	ед.	ед.	3,9	8,4
	1976	0,7	88,6	0,1	ед.	ед.	0,1	ед.	ед.	0,8	9,7
	1977	0,4	85,8	0,3	0,3	0,5	ед.	0	0,2	1,2	11,4
	1978	0,1	81,1	0,1	0,3	0,5	0	0	ед.	2,0	6,2
	1979	0,6	89,1	0,8	0,9	0,4	0	ед.	ед.	6,7	33,9
2	1972	0,4	58,0	ед.	0,7	0,2	0,1	0	—	2,9	13,3
	1973	0,3	81,5	0,4	0,8	0,8	ед.	0	0	6,2	9,1
	1975	0,9	83,6	0,3	ед.	ед.	0,1	ед.	0	1,8	18,8
	1976	0,4	78,1	0,1	0,5	0,5	0	0	0,1	2,2	13,4
	1977	1,7	81,1	0,5	0,5	0,3	0,1	0,1	0,1	5,5	19,9
	1978	0,5	73,7	0,1	ед.	0,3	0	0	ед.	4,6	22,4
	1979	0,3	71,7	0,3	0,6	0,1	ед.	ед.	ед.	1,1	10,9
3	1972	0,6	86,2	0,4	0,5	0,3	ед.	0	—	1,7	14,0
	1973	0,5	82,7	0,1	0,7	0,3	ед.	—	—	0,9	17,2
	1975	1,6	79,5	0	0,5	ед.	0,1	0,1	ед.	0,1	8,5
	1976	0,6	87,3	0,8	0,5	0,4	ед.	0	0,1	1,0	12,8
	1977	0,3	84,9	0,2	0,7	ед.	0	0,1	0,1	1,5	13,4
	1978	0,6	83,3	0,7	0,3	0,1	ед.	0,1	0,1	0,7	11,0
	1979	1,2	86,5	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
4	1972	0,8	84,6	0,3	0,5	0,3	сд.	0	—	1,4	12,1
	1973	0,5	62,0	0,4	0,5	0,6	0,1	0	—	5,2	30,7
	1975	0,3	87,8	0,2	ед.	0,5	ед.	0,1	ед.	3,0	18,1
	1976	0,3	90,8	0,5	0,3	0,7	0	ед.	0,1	2,4	4,9
	1977	1,0	76,1	1,0	0,2	0,3	ед.	0,1	ед.	5,7	15,6
	1978	ед.	81,8	0,2	0,2	0,1	ед.	ед.	0,1	3,9	13,7
	1979	0,5	76,9	0,3	0,4	ед.	ед.	0,1	5,8	16,0	
5	1973	0,3	30,9	0,2	0,3	0,3	ед.	0	—	3,3	64,3
	1975	0,5	70,4	0,1	ед.	0,8	ед.	ед.	0,2	0,6	27,4
	1976	0,3	60,0	0	ед.	0,7	ед.	0	ед.	3,2	35,8
	1977	0,5	73,3	0,5	0,4	0,1	0	ед.	ед.	3,9	21,3
	1978	0,7	50,6	0,2	0,4	ед.	0	ед.	0,2	1,7	46,2
	1979	0,4	76,0	0,2	0,2	0,4	0	ед.	0,3	2,4	20,1
6	1973	0,5	93,2	ед.	4,3	0,2	ед.	ед.	—	0,3	1,5
7	1973	0,1	79,2	0,3	1,6	0,1	0,7	ед.	—	14,1	3,9
8	1973	0,2	86,2	0,2	1,2	0,3	ед.	ед.	—	2,7	9,2

* Нумерация и местонахождение деревьев в табл. 2 такие же, как в табл. 1.

В пыльце, сбросившей экзину, обнаружены также такие аномалии, как отрыв генеративной клетки от вегетативной, «взрыв» вегетативной клетки, протопласт которой часто вместе с ядром выбрасывается из ее полости, и, наконец, пыльцевые зерна, одновременно со сбрасыванием экзины теряющие разбухший слой интинны. Отметим, что максимальное число пыльцевых зерен, у которых отрывается генеративная клетка, обнаружено в пыльце из Италии (табл. 2). По-видимому, все пыльцевые зерна с перечисленными аномалиями строения оболочки должны быть отнесены к стерильным.

Приведенные выше данные позволяют более точно определить фертильность мужского гаметофита секвойи на стадии зрелого пыльцевого зерна. Очевидно, к действительно фертильным могут быть отнесены лишь двухклеточные пыльцевые зерна, не имеющие морфологических отклонений и способные сбрасывать экзину без нарушения целостности интинны. Следовательно, в условиях культуры фертильность пыльцы у секвойи находится в пределах 31—95%, причем у абсолютного большинства растений она составляет не менее 70% (табл. 2).

Полученные результаты не позволяют выявить заметных различий в фертильности пыльцы из разных районов культуры секвойи, однако аномалии, существенно снижающие фертильность пыльцы, показывают их определенную географическую приуроченность. Так, в пыльце растений из Никитского сада и г. Очамчира преобладающей аномалией является несбрасывание экзины двух-

клеточными пыльцевыми зернами, в пыльце из Сочи — несбрасывание экзины микроспорами и в пыльце из Италии — отрыв генеративной клетки от вегетативной (табл. 2).

Анализ большого числа образцов пыльцы секвойи, собранных с одних и тех же деревьев в течение 6—7 лет в арборетуме Никитского сада, показывает значительные различия качества пыльцы как у одного дерева по годам, так и между деревьями в один и тот же год. Различия бывают весьма существенными даже у деревьев, растущих рядом на одном участке (деревья 1 и 2, 3 и 4). У последних наблюдается также и асинхронность изменения качества пыльцы по годам.

Результаты измерения диаметра пыльцевого зерна свидетельствуют о незначительных различиях размеров пыльцы секвойи из разных районов интродукции. Средний диаметр пыльцевого зерна составляет от 27,1 до 29,9 мк, а коэффициент вариации не превышает 9,7% (табл. 1), то есть для этого показателя характерен низкий уровень изменчивости [6].

Фертильность пыльцы у секвойи зависит от гидротермических условий места произрастания, что находит отражение в изменении качества пыльцы у отдельного дерева под влиянием флюктуирующих климатических факторов по годам (табл. 1, 2). Однако различия фертильности пыльцы и неоднозначная изменчивость этого показателя по годам у деревьев, растущих в практически одинаковых почвенно-климатических условиях, указывают на тесную зависимость развития пыльцы от индивидуальных особенностей материнской особи. Таким образом, пыльца, собранная с одного дерева, ежегодно характеризует развитие мужского гаметофита только этого дерева и лишь приближенно отражает развитие мужского гаметофита вида в данном районе культуры в отдельно взятый год.

Благодаря рекомбинации и случайному распределению хромосом в мейозе каждая микроспора является носителем уникального генома [5, 1]. Отдельную микроспору можно рассматривать в известной мере как самостоятельный гаплоидный организм, развивающийся в микроспорангии по заложенной в нем генетической программе. По отношению к развивающемуся мужскому гаметофиту микроспорангий является внешней средой, обеспечивающей его необходимыми условиями.

Таким образом, мужской гаметофит до момента рассеивания не только развивается по своей программе, но и находится под контролем генотипа материнского дерева, фенотипически опосредованного через физиолого-биохимическую ситуацию, складывающуюся в микроспорангии. Исходя из этого, фенотип материнского дерева можно рассматривать как фактор естественного отбора, действующий на гаплоидном уровне развития мужского гаметофита.

Селективный эффект материнского организма проявляется в изменении качественного состава пыльцы у отдельного дерева по

годам и в различий по этому показателю деревьев, находящихся в одинаковых условиях. При этом следует учитывать, что не все отклонения от нормы в развитии пыльцы являются следствием действия материнского фактора отбора. Возникновение части аномалий безусловно связано с нарушениями мейотического процесса, вызванными прямым воздействием экстремальных условий среды (например, высокие или низкие температуры). Вероятно, действие материнского фактора отбора наиболее четко проявляется в тех процессах формирования пыльцевого зерна, в которых непосредственная синтетическая деятельность материнского организма особенно важна. В развитии пыльцы секвойи одним из таких моментов является формирование спорополенинового слоя оболочки — экзины. По мнению Г. М. Козубова [4] спорополенин синтезируется в клетках тапетума и с помощью телец Убиша транспортируется в экзину. Очевидно, у части пыльцевых зерен секвойи в силу нарушения их коррелятивных отношений с материнским организмом формируется очень плотная экзина, не способная разрушаться при набухании интины. В результате этого пыльцевые зерна, геном которых не соответствует фенотипу материнского организма, исключаются из полового процесса.

Таким образом, фенотип материнского дерева выступает в качестве фактора естественного отбора в гаплофазе мужского гаметофита и является вектором адаптивного изменения семенного потомства вида в новых условиях культуры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айала Ф. Механизмы эволюции.— В кн.: Эволюция. М.: Мир, 1981.
2. Захаренко Г. С. Внутривидовое разнообразие и некоторые вопросы биологии семенного размножения видов трибы *Sequoieae* Takht. Автореф. дис. на соиск. ученой степени канд. биолог. наук. Л., 1974.
3. Захаренко Г. С., Ругузов И. А. Особенности развития мужского гаметофита, связанные с опылением у таксодиевых, кипарисовых и тисовых.— В кн.: Цитолого-эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений. Киев: Наукова думка, 1982.
4. Козубов Г. М. Биология плодоношения хвойных на севере. Л.: Наука, 1974.
5. Майер Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
6. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973.
7. Мауринь А. М. Семеношение древесных экзотов в Латвийской ССР. Рига: Звайгне, 1967.
8. Никифоров Ю. Л., Захаренко Г. С. Опыление у секвойи вечнозеленой.— В кн.: Половая репродукция хвойных, т. 1, Новосибирск: Наука, 1973.
9. Сладков А. Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Наука, 1967.
10. Тахтаджян А. Л. Высшие растения, т. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956.
11. Цингер Н. В., Размолов В. П. Эволюция мужского гаметофита голосемянных.— В кн.: Биохимия и филогения растений. М.: Наука, 1972.
12. Buchholz J. T., Kaeizer M. A statistical study of two variables in the *Sequoias*-pollen grain, size and cotyledon number. Amer. Nat., 74, 1940, p. 279—283.
13. Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. I Band. Berlin—Nikolassee, 1954.
14. Lawson A. A. The Gametophytes, Archegonia, Fertilisation and Embryo of *Sequoia sempervirens*. Ann. of Botany, 18, 1904, p. 1—28.

15. Müller-Stoll R. W. Zytomorphologische Studien am Pollen von *Taxus baccata* L. und andere Koniferen. Planta, 35/5/6, 1948.
16. Schacht H. Über den Bau einiger Pollenkörner. Jahrbuch für Botanik, Band 2, 1860, s. 109—168.

SPECIAL FEATURES OF POLLEN DEVELOPMENT IN SEQUOIA SEMPERVIRENS

G. S. ZAKHARENKO

Summary

A cyto-morphological study of pollen of *Sequoia sempervirens* from four cultivation sites (Southern Coast of the Crimea, Sotchi, Abkhazian ASSR, and Italy) was conducted. The pollen fertility in most plants exceeded 70% (from 31 to 95%). Inability of pollen grains to shed exine at soaking is the most widespread anomaly considered as a display of an effect of natural selection in male gametophyte ontogenesis, where the phenotype of mother tree manifests itself as a selective factor.

Ю. К. ПОДГОРНЫЙ,
кандидат биологических наук

РЕПРОДУКТИВНАЯ СПОСОБНОСТЬ ХВОЙНЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ

Изучение репродуктивной биологии имеет как теоретическое, так и практическое значение. В процессе размножения осуществляется передача наследственной информации и наследственная изменчивость организмов. Через репродуктивные процессы действуют все микроэволюционные факторы и осуществляется эволюция организмов [6].

Приступая к изучению качества семян хвойных интродуцентов в Крыму, мы ставили перед собой следующие задачи: первое — оценить степень их приспособленности по репродуктивной биологии с целью рационального использования в паркостроении второе — выявить роль самоопыления в микроэволюционных процессах.

Для этого в 1976—1982 гг. методом рентгенографии [7] мы исследовали жизнеспособность семян по степени развития эндосперма и зародыша у растений видов родов *Picea*, *Abies*, *Cedrus*, *Pseudotsuga*.

Качество семян и приспособленность видов рода *Picea*

Полученные результаты (табл. 1) показывают, что завезенные из-за рубежа ели на Южном берегу Крыма производят семена очень низкого качества: средний класс развития колеблется от 0 до 1,9, а средняя жизнеспособность — от 0 до 38%.

Одиночное дерево *P. smithiana* в возрасте 58 лет (куртина 16) не дало жизнеспособных семян ни в 1976-м, ни в 1980 г. (рис. 1а), а три молодых дерева (21 год) этого же вида ели, растущие группой на расстоянии 2 м друг от друга, дали 7% жизнеспособных семян (рис. 1б). Это говорит о том, что плохое качество семян ели обусловлено главным образом недостаточной ее приспособленностью на Южном берегу Крыма, а перекрестное опыление повышает жизнеспособность семян лишь на 7%. Об этом свидетельствует и качество семян *P. pungens*. Одиночное дерево такой же ели в возрасте 58 лет (куртина 16) дало в 1979 г. 0,5% жизнеспособных семян. Другая ель такого же возраста, но растущая в группе из четырех половозрелых деревьев (куртина 21), в этот же год дала 4,4% жизнеспособных семян (рис. 2а), то есть и у нее

перекрестное опыление повышает жизнеспособность семян не столь значительно. Но в следующем, 1980 г., это дерево дало 38% жизнеспособных семян (рис. 2б), то есть погодные условия на качество семян влияют более существенно, чем наличие перекрестного опыления. Однако возможно, что погодные условия косвенно (через пыльцевую продуктивность) влияют и на степень аутбридинга.

Таблица 1
Качество семян елей, интродуцированных в арборетуме
Никитского ботанического сада

Вид	Номер куртины	Возраст дерева, лет	Год сбора семян	Класс развития семян						Средний	Жизнеспособность, %	
				0*	I	II	III	IV	V			
<i>P. abies</i> (L.) Karst.	81	44	1980	96,5*	—	—	—	—	—	3,5	0,17	3,5
<i>P. asperata</i> Mast.	97	43	1976	100,0	—	—	—	—	—	0	0	0
			1980	99,8	—	—	—	—	—	0,2	0,01	0,2
<i>P. obovata</i> Ledeb.	104	58	1980	99,0	—	—	—	—	—	1,0	0,05	1,0
<i>P. orientalis</i> (L.) Link.	21	52	1980	97,3	—	—	—	—	—	2,7	0,13	2,7
			1979	95,0	—	—	—	—	—	5,0	0,25	5,0
<i>P. polita</i> (S. et Z.) Carr.	8	35	1977	99,5	—	—	—	—	—	0,5	0,02	0,5
			1980	99,8	—	—	—	—	—	0,2	0,01	0,2
<i>P. pungens</i> Engelm. „Koster”	16	58	1979	99,5	—	—	—	—	—	0,5	0,02	0,5
<i>P. pungens</i> Engelm. „Argentea”	21	58	1979	95,6	—	—	—	—	—	4,4	0,22	4,4
			1980	62,0	—	—	—	—	—	38,0	1,9	38,0
<i>P. smithiana</i> Boiss.	16	58	1976	100,0	—	—	—	—	—	0	0	0
			1980	100,0	—	—	—	—	—	0	0	0
<i>P. smithiana</i> Boiss.	80	61	1976	99,6	—	—	—	—	—	0,4	0,02	0,4
<i>P. smithiana</i> Boiss.	90	21	1980	88,0	—	—	10	2	—	0,38	7,0	

* Процент семян данного класса (0, I...V классы развития). То же для табл. 2.

Изучение
так и практи-
куется пере-
менчи-
вую-

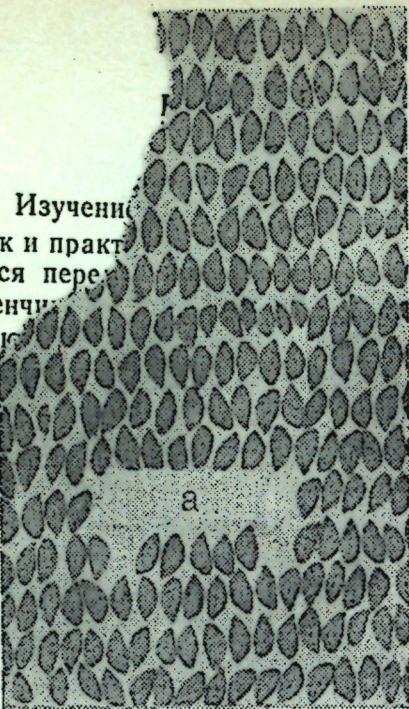


Рис. 1. Качество семян ели Смита (*Picea smithiana* Boiss.) в зависимости от способа размещения в парковых композициях арборетума Никитского сада: а — одиночное дерево в возрасте 58 лет (семена пустые); б — группа из трех деревьев в возрасте 21 год (жизнеспособность семян — 7%).

Если судить по качеству семян, то наиболее приспособленными на Южном берегу Крыма (в сравнении с другими елями) является *P. pungens* (жизнеспособность семян от 0 до 38%) и *P. smithiana* (от 0 до 7%). Однако в целом был прав И. А. Задонский [1], который утверждал, что род Ель для интродукции в Америку на Южном берегу Крыма малоперспективен. При этом

следует учесть, что эти выводы были сделаны по оди-
ним экземплярам различных видов елей, что является результатом интродукции по делектусам [4]. Наши эксперименты показали [5], что не только особи, но и популяции горных растений существенно различаются по толерантности к одинаковым условиям среды. Не исключено, что при популяционном методе интродукции некоторых особо декоративных видов ели можно выявить популяции, достаточно приспособленные к условиям в Крыму. А это значит, что полностью отказаться от интродукционного испытания данного рода в Крыму, по-видимому, нельзя.

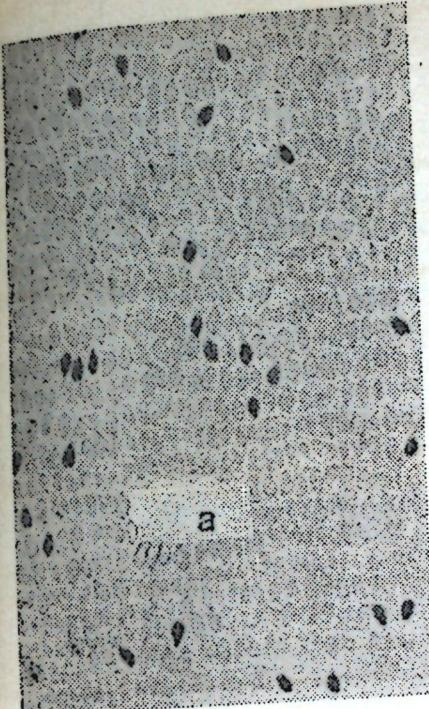
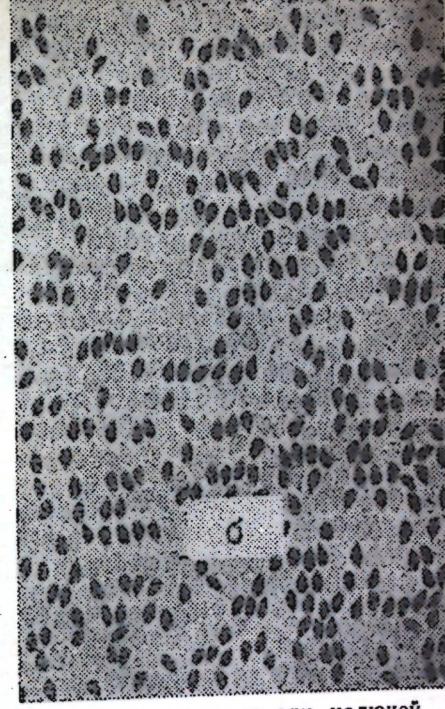


Рис. 2. Годичная изменчивость жизнеспособности семян у ели колючей (*Picea pungens* Engelm.): а — 1979 г. (4,4%), б — 1980 г. (38%).



О роли инбридинга в микроэволюции елей

Способ опыления и размножения играет важную роль во всех жизненных процессах организмов, в том числе и в их микроэволюции. Популяции растений, у которых преобладает перекрестное опыление, а самоопыление сохраняется в качестве последнего резерва размножения и когда по каким-либо причинам аутбридинг невозможен, отличаются высокой гетерозиготностью, а их геномный фонд содержит значительное количество различных рецессивных мутаций (в том числе летальных и полулетальных) [3].

Наши исследования показали, что в условиях интродукции, сходных по характеру воздействия, вероятно, с условиями периферийных популяций естественных ареалов, различные виды ели, представленные на Южном берегу Крыма одиночными особями, дают незначительное количество жизнеспособных семян (0,2—5%): *P. abies* — до 3%, *P. asperata* — до 0,2%, *P. obovata* — 1%, *P. orientalis* — 2,7—5% и *P. polita* — 0,2—0,5% (рис. 3а, б, в). Если рассматривать эти данные со статистической точки зрения и в свете представлений популяционной генетики о приспособленности и отборе, можно сделать заключение, что самоопыление не играет большой роли в микроэволюции (в изменении генотипического со-

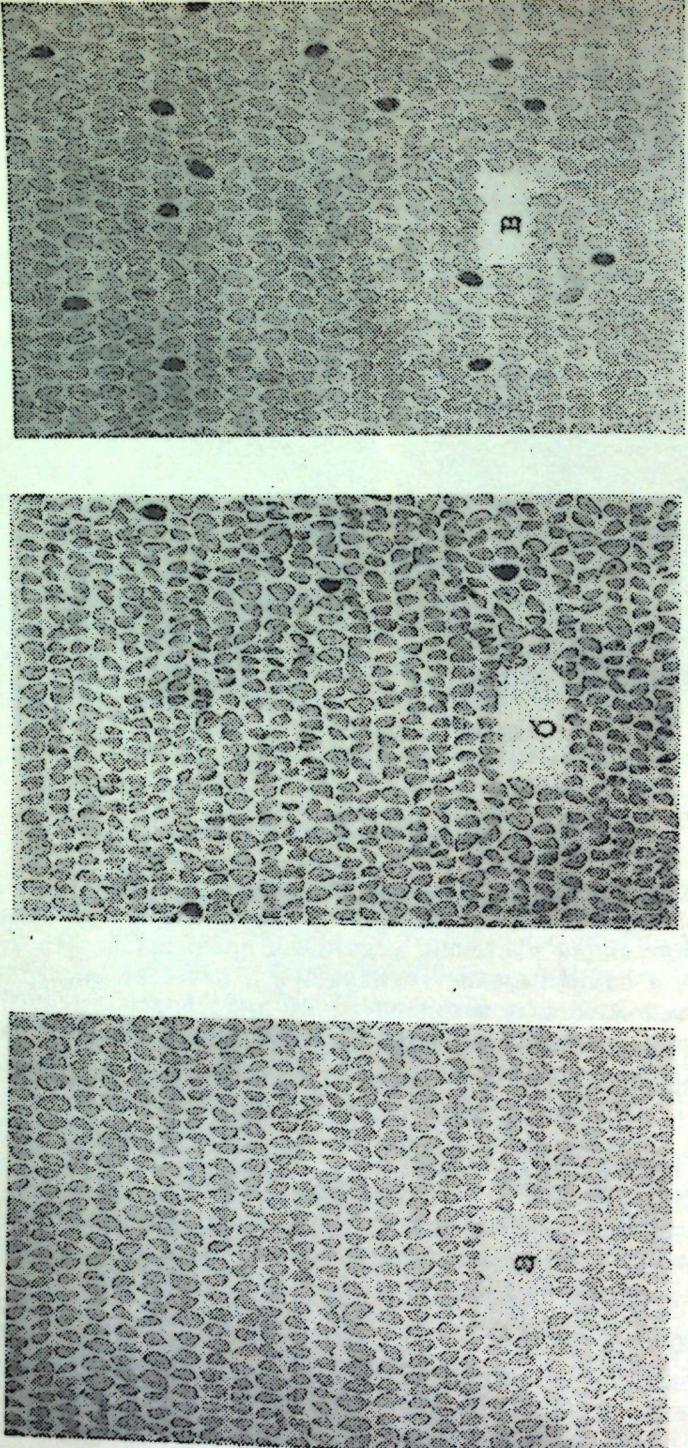


Рис. 3. Жизнеспособность семян елей, представленных в Крыму одним индивидом: а — *Picea asperata* (семена пустые); б — *P. polita* (0,5%); в — *P. orientalis* (2,7%).

ства популяции) елей, так как при дифференциальном размножении гомозиготных организмов, возникших в результате самоопыления, последние будут менее приспособленными и элиминируются в результате борьбы за существование с 95—99% гетерозигот. Однако в тех условиях, когда перекрестное опыление затруднено (принцип основателя), семена от самоопыления (гомозиготные индивиды) будут единственным источником дальнейшей эволюции популяций, а возможно, и видообразования.

Приспособленность видов родов *Abies*, *Cedrus*, *Pseudotsuga*

За 170 лет (1812—1982 гг.) в нижнем поясе Южного берега Крыма Никитским ботаническим садом испытано 25 видов пихты, то есть 57% общего числа видов рода *Abies* [1]. К настоящему времени в арборетуме Никитского сада сохранилось 12 таксонов пихты из 25 испытанных, или менее половины. Уже этот факт свидетельствует о недолговечности многих видов пихт на Южном берегу Крыма, о недостаточно высокой приспособленности рода *Abies* к этим условиям. Только четыре средиземноморских вида пихты (*A. cephalonica*, *A. numidica*, *A. pinsapo*, *A. cilicica*) и один калифорнийский (*A. venusta*), то есть 20% испытанных, признаны достаточно устойчивыми и пригодными для озеленения и лесоразведения на свежих почвах, а еще два (*A. concolor*, *A. nordmanniana*) — для культуры на неизвестковых почвах с искусственным орошением [2].

Проведенная нами в арборетуме Никитского сада инвентаризация пихт показывает, что эти пихты, за исключением *A. venusta* и *A. concolor*, в Крыму достаточно долговечны. В настоящее время в арборетуме есть пять старых деревьев *A. cephalonica* возрастом 101—137 лет, два дерева *A. numidica* (110—112 лет), два дерева *A. nordmanniana* (113—141 год), по одному дереву — *A. pinsapo* (140 лет), *A. cilicica* (109 лет) и *A. equi trojani* (110 лет). Это также свидетельствует о достаточно хорошей их приспособленности.

В настоящее время на территории Никитского сада имеется 206 индивидов пихты, в том числе 42 половозрелых. Наибольшее число деревьев приходится на *A. cephalonica* (102 экз.), *A. numidica* (41), *A. pinsapo* (37) и *A. nordmanniana* (11 экз.), что также в какой-то мере свидетельствует, что эти четыре вида в наибольшей степени приспособлены к условиям на Южном берегу Крыма. Остальные виды представлены одной (*A. alba*, *A. bracteata*, *A. equi trojani*, *A. insignis*), двумя (*A. vilmorinii*) и тремя особями (*A. cilicica*, *A. concolor*, *A. venusta*).

По нашим наблюдениям четыре плохо приспособленных вида пихты (*A. alba*, *A. bracteata*, *A. insignis*, *A. venusta*), несмотря на значительный возраст деревьев (50—74 года), еще не образуют женских шишечек, а лучше приспособленные к местным условиям пихты (*A. cephalonica*, *A. concolor*, *A. numidica*, *A. pinsapo*) образуют их даже в более молодом возрасте (27—60 лет).

Таблица 2

Качество семян интродуцированных в арборетуме Никитского ботанического сада хвойных пород семейства Сосновые
(*Abies*, *Cedrus*, *Pseudotsuga*)

Вид	Номер куртины	Возраст деревьев, лет	Год сбора семян	Класс развития семян						Жизнеспособность, %	
				0	I	II	III	IV	V		
<i>Abies cephalonica</i>	9	89	1978	86	—	—	1	4	9	0,64	13
То же	9	89	1982	82	—	—	1	1	16	0,86	18
<i>A. cilicica</i>	9	109	1978	84	—	—	2	5	9	0,71	16
<i>A. concolor</i>	21	60	1979	100	—	—	—	—	—	0,00	0
<i>A. nordmanniana</i>	91	97	1982	97	—	—	—	1	3	0,19	3
<i>A. numidica</i>	9	95	1978	44	—	—	—	12	44	2,68	56
То же	9	95	1980	88	—	—	—	—	12	0,60	12
<i>A. pinsapo</i>	21	60	1978	54	1	—	—	10	35	2,16	45
	21	60	1980	85	—	—	—	3	12	0,72	15
<i>A. pinsapo</i> var. <i>glauca</i>	88	85	1978	85	—	4,5	1	11	1,5	0,57	13
То же	100	85	1980	93	—	—	—	—	7	0,35	7
<i>Cedrus deodara</i>	42	68	1980	49	—	—	—	7	44	2,48	51
	69	80	1980	66	—	—	—	7	27	1,63	34
<i>C. atlantica</i> var. <i>argentea</i>	53	42	1978	59	—	—	—	16	25	1,89	41
<i>C. atlantica</i> var. <i>glauca pendula</i>	21	60	1978	94	—	—	—	—	6	0,30	6
	21	60	1980	100	—	—	—	—	—	0,00	0
<i>C. libani</i>	36	146	1972	95	—	—	—	—	5	0,25	5
<i>C. libani</i> f. <i>glauca</i>	52	110	1978	91	—	—	—	1	8	0,44	9
<i>Pseudotsuga glauca</i> var. <i>argentea</i>	12	42	1978	100	—	—	—	—	—	0,00	0
	12	42	1980	100	—	—	—	—	—	0,00	40

Как видно из таблицы 2, изучавшиеся виды родов *Abies*, *Cedrus*, *Pseudotsuga* образуют в условиях Южного берега Крыма не более 56% жизнеспособных семян (*A. numidica*), а некоторые (*A. concolor*, *Pseudotsuga glauca*) вовсе не дают жизнеспособных семян, то есть все изученные виды этих родов в условиях интродукции на Южном берегу Крыма хуже приспособлены, чем на родине (рис. 4а, б). Среди пихт, если судить по жизнеспособности семян, наиболее приспособлены *A. numidica* (56%) и *A. pinsapo* (45%). Сравнительно много жизнеспособных семян дает Се-

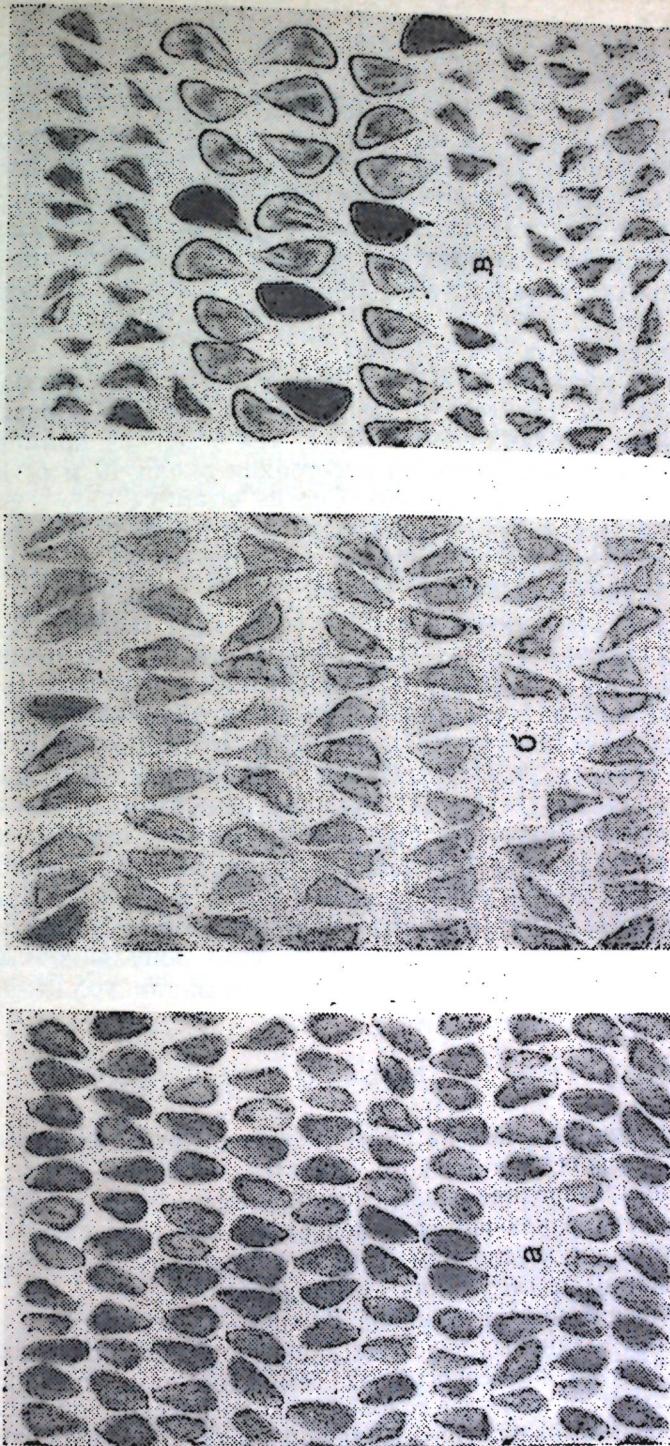


Рис. 4. Жизнеспособность семян хвойных интродуцентов в Крыму: а — *Abies concolor* (семена пустые); б — *Cedrus atlantica* *glauca pendula* (3%); в — *A. nordmanniana* (6%).

deodara (до 51%). В целом эти данные свидетельствуют о низкой эффективности интродукции родов *Abies*, *Cedrus*, *Pseudotsuga* на Южнобережье.

На примере *A. cephalonica*, *A. numidica*, *A. pinsapo*, *Cedrus deodara* видно, что одно и то же дерево в разные годы дает различный процент жизнеспособных семян. Так, у дерева *A. numidica*, растущего на куртине 9, в 1978 г. образовалось 56% жизнеспособных семян, а в 1980 г.— почти в пять раз меньше (12%). Это свидетельствует о том, что погодные условия года существенно влияют на репродуктивные процессы хвойных в условиях интродукции, однако на качество семян влияет и способ композиции декоративных и коллекционных насаждений.

У дерева *Cedrus deodara*, растущего в плотной группе из 12 деревьев возрастом 115 лет (куртина 42), в 1980 г. образовалось больше жизнеспособных семян (51%), чем у дерева примерно такого же возраста, растущего на расстоянии около 40 м от другого кедра гималайского (куртина 69). *Cedrus atlantica* var. *argentea* в аллейной посадке (кроны смыкаются) дает до 41% жизнеспособных семян. Не дало жизнеспособных семян ни в 1978 г., ни в 1980 г. одиночное дерево *Pseudotsuga glauca*.

Некоторые виды пихты (*A. cilicica*, *A. equi trojani*, *A. villosa*) представлены в арборетуме Никитского сада одиночной полновозрелой особью. Поэтому нельзя сказать с уверенностью, чем обусловлена низкая жизнеспособность продуцируемых ими семян: слабой приспособленностью или отсутствием аутбридинга. Это относится и к видам, представленным в арборетуме большим числом (3—14) индивидов, так как они размещены так, что аутбридинг затруднен. Возможно, что в этом одна из причин низкого качества семян. Все это подтверждает нашу мысль [4] о том, что для повышения эффективности интродукции, семенной продуктивности и качества семян хвойных интродуцентов, а также для их внедрения в практику озеленения необходим популяционный подход не только к интродукции, но и к композиции коллекционных и декоративных насаждений.

Выводы

1. Интродуцированные на Южном берегу Крыма виды ели производят здесь семена низкого качества (средний класс развития от 0 до 1,9, средняя жизнеспособность — от 0 до 38%). Основная причина заключается в недостаточной приспособленности особей этих видов к условиям Крыма, однако качество семян снижается также из-за отсутствия аутбридинга.

2. В условиях интродукции на Южном берегу Крыма одиночные индивиды различных видов ели образуют незначительное количество (0,2—5%) жизнеспособных семян от самоопыления. Это свидетельствует о том, что в условиях экологического оптимума вида инбридинг не может играть большой роли в микроэволюционных

процессах данного таксона. Однако в периферийных популяциях, а также в случае видообразования по принципу основателя, самоопыление является, вероятно, преобладающим, а иногда и единственным способом размножения, а также источником микроэволюции.

3. На Южном берегу Крыма сохранилось 12 видов пихты из 25 испытанных, то есть менее половины. Хорошо приспособленными являются три вида (*A. cephalonica*, *A. numidica*, *A. pinsapo*), или 12% испытанных, что свидетельствует о низкой эффективности интродукции традиционными методами.

4. Виды родов *Abies*, *Cedrus*, *Pseudotsuga* производят на Южном берегу Крыма семена низкой жизнеспособности (0—56%), что затрудняет их использование в паркостроении. Это связано не только с недостатками традиционных методов интродукции, но и с несовершенством принципов композиций коллекционно-маточных и парковых насаждений, которые затрудняют аутбридинг.

5. Для повышения эффективности интродукции, семенной продуктивности и качества семян хвойных перекрестноопыляющихся растений, а также для создания устойчивых и долговечных парков и лесопарков необходим популяционный подход к этим прикладным вопросам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Забелин И. А. Деревья и кустарники арборетума Никитского ботанического сада.— Труды Никитск. ботан. сада, 1939, т. 22, вып. 1.
2. Забелин И. А. Итоги и перспективы интродукции шишкиносных на Южном берегу Крыма.— Труды Никитск. ботан. сада, 1959, т. 29.
3. Петров Д. Ф. Генетика с основами селекции. М.: Высшая школа, 1976.
4. Подгорный Ю. К. Пути повышения эффективности интродукции сосны в Крыму.— Бюл. Главн. ботан. сада, 1978 г., вып. 107.
5. Подгорный Ю. К., Высоцкий А. А. Устойчивость экоклинов сосны крымской в сравнительных посевах под Воронежем.— Экология, 1980, № 6.
6. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969.
7. Щербакова М. А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. Красноярск: Изд-во ин-та леса и древесины, 1965.

REPRODUCTIVE CAPACITY OF INTRODUCED CONIFERS

Yu. K. PODGORNY

Summary

Results of study of seed viability in introduced conifers of genera *Abies*, *Picea*, *Cedrus* and *Pseudotsuga* in the Crimea using roentgenography method are reported. Evaluation of their adaptation degree according to the viability of produced seed is given for rationally using them in park management and afforestation. The inbreeding role in microevolution of these taxa is discussed.

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕМЯН ПЛАТАНА ВОСТОЧНОГО И АЛЬБИЦИИ ЛЕНКОРАНСКОЙ

Платан восточный (*Platanus orientalis* L.) в Никитском ботаническом саду интродуцирован с момента его основания. Альбиция ленкоранская (*Albizia julibrissin* Durazz.) — с 1817 г. [3]. Отсюда эти две породы распространились по всему Крыму, где более чем за полтора столетия под воздействием естественного отбора и человека сформировалось несколько интродукционных популяций, под которыми понимаются группы географически изолированных особей, накопивших адаптивные изменения и закрепивших их в семенных поколениях [6].

Успешная интродукция платана и альбиции в Крыму, за исключением, быть может, восточных его районов, свидетельствует, во-первых, о большом климатическом сходстве районов интродукции с районами естественного произрастания и, во-вторых, о значительных адаптационных возможностях этих доживших до наших дней третичных реликтов. Если первое утверждение кажется бесспорным (достаточно взглянуть на ареалы платана восточного в Малой Азии, районах Кавказа и Средней Азии [2] и альбиции — в горах Талыша), то второе, на наш взгляд, нуждается в доказательствах. Действительно ли отличаются особой пластичностью изучаемые нами породы, можем ли мы наблюдать следы микроэволюционных процессов в интродукционных популяциях платана и альбиции?

Чтобы ответить на эти вопросы, мы изучали прорастание семян платана восточного, собранных в трех популяциях: в районе естественного произрастания (бассейн реки Варзоб, боковое ущелье в окрестностях кишлака Гажни Тадж. ССР) и в двух районах интродукции — южный (Ялта) и северный (Симферополь) Крым. Семена альбиции ленкоранской собирали в бакинской (наиболее близкой к естественной) популяции, а также в южном и северном Крыму (Ялта и Симферополь).

Изучали семена, как правило, с тридцати одновозрастных деревьев каждой популяции (исключение составила лишь симферопольская группа альбиции, представленная десятью экземплярами). Семена прорашивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной водопроводной водой, при различных режимах температуры: комнатная переменная температура 18—20°, постоянная температура 25° в термостате и нестабильная температура 30—35° в сушильном шкафу. Пессимальные условия прорашивания (при которых дифференциация особей по качеству семян наибольшая) создавались путем добавления к среде прорашивания 0,1-N раствора NaCl. Этот прием нередко используют в лабораториях, руководствуясь тем, что добавление к среде прорашивания

соли или кислоты (щелочи) создает экстремальные условия, а эти последние «могут вызвать реализацию потенций, которые не проявляются в условиях, близких к нормальным. Экстремальные условия позволяют проявиться тем генетическим факторам, которые обычно не достигают порога фенотипического выражения» [4, с. 125]. С той же целью мы создали экстремальный температурный фон (для платана — это пониженная температура 18—20°, для альбиции — повышенная 30—35°), так как «дифференциация индивидуумов по термостойкости усиливается с возрастанием величины отклонения температуры от оптимума. Это особенно четко проявляется у прорастающих семян, когда обнаруживается так называемая скрытая изменчивость» [1, с. 24].

Остановимся вначале на опытах с семенами платана восточного. Они показали, что на качество семян платана в наибольшей степени влияет конstellация погодных условий в период формирования. В отдельные годы по этой причине в подавляющем большинстве формируются семена пустые или нежизнеспособные.

Такие экологические факторы, как богатство и режим влажности почвы, также играют важную роль. Кроме того, в условиях интродукции не всегда складываются благоприятные групповые условия, обеспечивающие перекрестное опыление, свойственное платану. Нередко одиночно стоящие экземпляры из года в год производят семена низкого качества. При хорошем урожае в кроне одного дерева формируются далеко не равноценные соплодия. К примеру, у молодого платана было взято сто головок — соплодий, в каждой из них проанализировано качество ста семян. Оказалось, что при средней абсолютной всхожести, равной 24,8% и близкой к внутривидовой (21,3%), абсолютная всхожесть семян у отдельных головок колебалась от 8 до 52%, то есть коэффициент вариации составил 50,7%. Как видно, эндогенная изменчивость абсолютной всхожести семян у платана восточного достаточно высока, что отражает значительную степень воздействия внешних факторов на формирование его генеративных органов.

При изучении индивидуальной изменчивости качества семян в различных популяциях мы учили и по-возможности исключили как эндогенную, так и возрастную изменчивость, о которой сообщается ниже. Привести к некоторому общему уровню качество урожая в разных популяциях также было необходимо, что мы и сделали, отобрав из урожаев 1976—1979 гг. самый «плохой» и самый «хороший», полученные в разные годы.

Анализируя данные табл. 1, можно отметить следующее: качество семян платана, то есть абсолютная всхожесть и энергия прорастания, у таджикской популяции выше, чем у крымской (ялтинской) и при «хорошем», и при «плохом» урожае, если семена прорашивались в оптимальных условиях (вариант III). При этом при «хорошем» урожае различия были в пределах 5—10%, а при «плохом» — намного больше (15—40%). Примерно та-

Таблица 1

Качество семян платана восточного из естественной и интродукционной популяций

Вариант	Режим проращивания	Популяции				Коэффиц. вариации, %		
		Ялтинская		Таджикская				
		Абс. всхожесть, %	Энергия прорастания, %	Абс. всхожесть, %	Энергия прорастания, %			
«Хороший» урожай								
I	15—20	вода	19,8±2,2	4,8±1,3	56,1	11,5±4,1	0	135,3
II	15—20	0,1-N NaCl	3,0±0,9	0	150,0	0	0	—
III	25 const	вода	50,5±3,9	44,5±3,8	39,0	61,9±4,0	50,5±5,4	24,2
IV	30—35	вода	51,8±4,4	48,0±4,0	43,8	64,3±3,1	57,2±2,5	17,9
V	30—35	0,1-N NaCl	17,3±2,1	3,8±1,8	58,9	5,1±3,4	0	171,8
«Плохой» урожай								
I	15—20	вода	12,2±2,3	0	79,9	6,5±1,7	0	132,3
II	15—20	0,1-N NaCl	2,1±1,2	0	148,2	0	0	—
III	25 const	вода	26,1±3,7	23,3±3,3	60,1	34,4±6,2	14,4±3,9	56,7
IV	30—35	вода	18,7±3,7	15,4±2,8	85,8	62,6±6,7	28,6±7,2	34,1
V	30—35	0,1-N NaCl	10,2±0,4	0	81,5	3,9±1,7	0	192,3

кая же картина наблюдается и в варианте IV, который так же, как и вариант III, является оптимальным. Однако с ухудшением условий опыта (понижение температуры прорастания и добавление соли к субстрату) становится очевидным, что таджикские семена теряют в качестве больше, чем крымские (ялтинской популяции). Особенно четко это видно по изменению показателя абсолютной всхожести. При этом коэффициент индивидуальной изменчивости у таджикских платанов резко возрастает и намного превышает коэффициент изменчивости семян крымских платанов в пессимальных условиях. Иными словами, в условиях естественного ареала качество семян платана лучше, чем в условиях интродукции, однако у семян интродуцентов устойчивость к пессимальным условиям выше. Очевидно, на протяжении более 150 лет происходила адаптация вида к новым условиям окружающей среды путем выработки каких-то частных приспособлений, повышающих устойчивость против неблагоприятных внешних воздействий (избытка солей, низких температур и т. д.). Это может служить свидетельством эволюционной пластичности платана.

На данной стадии нашего эксперимента мы решили проанализировать качество семян и другой крымской популяции — симферопольской, формирование которой происходило за более короткий временной период, но зато в более суровых климатических условиях, чем ялтинской популяции. Результаты анализа показывают (табл. 2), что симферопольские семена очень близки по качеству ялтинским. Это особенно заметно в пессимальных условиях прорастания (при добавлении 0,1-N NaCl). Поэтому вывод, сделанный нами при сравнении таджикской и ялтинской популяций, может быть распространен и на симферопольскую популяцию.

Таблица 2

Качество семян платана восточного в Крыму
(урожай 1979 г.)

Вариант	Температура, °C	Среда	Режим прорастания		Популяции	
			Ялтинская		Симферопольская	
			Абс. всх., %	Энергия прораст., %	Абс. всх., %	Энергия прораст., %
I	15—20	вода	27,6	17,2	21,2	17,6
II	15—20	0,1-N NaCl	19,2	8,0	20,4	13,6
III	25 const	вода	28,4	21,2	34,4	28,0
IV	30—35	вода	29,2	26,4	27,2	19,2
V	30—35	0,1-N NaCl	21,2	13,2	23,2	12,8

Наблюдение адаптивных свойств у семян интродукционных популяций платана восточного побудило нас к проведению аналогичных опытов с семенами другого третичного реликта — альбиции.

Лёнкоранской. Не имея возможности собрать семена в естественной популяции в предгорьях Талыша, мы ограничились сбором семян в бакинской популяции, начало формирования которой относится к тридцатым годам нашего столетия.

Вскоре мы убедились, что между платаном и альбицией нет полной аналогии в характере прорастания их семян в связи с интродукцией (табл. 3). Для сравнения были взяты урожай одного из нескольких лет наблюдений, так как для альбиции весьма характерны ежегодные хорошие урожаи семян. Пессимальные условия создавались температурой проращивания 32° const (оптимум для альбиции — переменная комнатная температура 18—20°). Как видно из таблицы, бакинские семена в любых условиях опыта чувствуют себя лучше или так же, как ялтинские. Здесь на первый взгляд нет четкого возрастания адаптивных свойств семян в процессе интродукции.

Однако что же происходит при смене оптимальных температурных условий прорастания семян на пессимальные высокие? У ялтинских семян абсолютная всхожесть падает лишь на 20%, в то время как у бакинских — на 26%. При этом коэффициент вариации увеличился в первом случае лишь в два раза, во втором — почти в шесть раз. Так что тенденция некоторого увеличения устойчивости семян ялтинской интродукционной популяции по сравнению с бакинской все же имеет место. И эта тенденция, без сомнения, была бы более четкой при сравнении с талышской естественной популяцией.

Из анализа данных той же таблицы 3 следует, что на пределе потенциального ареала породы, то есть в условиях интродукции, которые по своим природно-климатическим чертам мало соответствуют условиям естественного ареала, качество семян снижается настолько значительно, что в пессимальных условиях проращивания их всхожесть очень резко падает и отмеченное нами явление повышения устойчивости семян не прослеживается. Таковы семена альбиции из Симферополя, где они сформировались в условиях, критических для существования вида. По-видимому, для платана характерно то же явление. Усиление адаптивных свойств семян интродуцируемой породы не может происходить бесконечно. Понятие адаптации включает в себя специальные (различного масштаба) приспособления организма к определенным элементам среды обитания [7]. Адаптации возникают при наличии у организмов онтогенетических предпосылок и имеют какие-то пределы в силу ограниченности самих онтогенетических возможностей. В нашем случае по физиологическим характеристикам семян из разных популяций альбиции появилась возможность более четко очертить границы ее адаптационных возможностей.

Судя по тому, как сильно возрастает коэффициент изменчивости всхожести и энергии прорастания семян платана и альбиции из природных мест обитания (или близких к ним) при пессимальных условиях проращивания, можно допустить, что внутрипопуляци-

Таблица 3

Качество семян альбиции лёнкоранской (урожай 1978 г.)

Режим проращивания, температура, °C	Популяции		Симферопольская		Коэф. вариации abs. всх., %				
	Ялтинская		Бакинская						
	Абсолютная всхожесть, %	Коэф. вариации abs. всх., %	Абсолютная всхожесть, %	Энергия прорастания, %					
18—20	85,1±3,8	0	16,9	95,2±2,4	0	7,5	49,0±2,5	0	58,3
25,6 const	73,6±7,1	29,2±5,7	37,5	82,2±7,1	37,4±6,3	26,0	47,0±3,6	6,0±2,5	109,1
32 const	65,2±6,6	38,8±6,0	37,8	69,4±10,4	53,2±10,2	44,8	24,0±2,7	2,0±0,7	147,4

онная структура вида неоднородна по совокупности свойств, определяющих его устойчивость. Использование более стойких индивидов популяции целесообразно и эффективно для интродукции, однако лишь в ограниченных пределах, определяемых амплитудой видового адаптационного генеза.

Если рассматривать изучаемый нами признак популяции — качество семян — как весьма важный, дающий информацию о структуре популяции и о степени ее адаптации к среде, по нашим данным можно сделать еще один вывод относительно крымской (ялтинской) популяции платана. Мы считаем, что стабильность уровней изменчивости функциональных признаков (а к ним относится и признак качества семян) служит характеристикой степени адаптации вида к новым условиям среды. Анализ всхожести семян платана показывает (табл. 1), что интродукционная крымская (ялтинская) популяция является расстроенной, что происходит при пессимальных условиях существования [5]; при этом нарушена стабильность уровня изменчивости и он совершает резкий скачок (см. данные при 25° const). В оптимальных условиях проращивания коэффициент изменчивости абсолютной всхожести выходит за пределы нормального уровня, составляя в разные годы от 39 до 87%, в то время как для многих древесных растений принятый за норму [5] уровень изменчивости этого признака низкий (до 12%).

Таблица 4
Абсолютная всхожесть семян разновозрастных деревьев платана
(в проц.)

Вариант	Режим проращивания	Среда	Возрастные группы		
			Молодые, 15—50 лет	Средневозрастные, 50—100 лет	Старые, свыше 100 лет
I	18—20	вода	32,0	18,0	18,4
II	18—20	0,1-N NaCl	4,8	4,6	2,8
III	25 const	вода	50,6	42,0	51,0
IV	30—35	вода	45,6	49,2	48,2
V	30—35	0,1-N NaCl	24,8	16,6	15,6

Наруженной является и симферопольская популяция альбиции, в то время как ялтинская по своей структуре близка к естественной. Это значит, что альбиция в условиях Южного берега Крыма имеет почти экологический оптимум, а для платана здесь далеко не комфортные условия. Отмеченная нами ранее [8] высокая изменчивость морфологических признаков платана, очевидно, также свидетельствует о нарушении их уровней изменчивости, а следовательно — довольно низкой степени адаптации интродукционной популяции платана восточного к условиям Южного берега Крыма. Остается добавить, что деревья платана с низкой всхожестью се-

мян лишены возможности сделать вклад в интродукционную популяцию, так как при пессимальных условиях всхожесть этих семян падает до нуля. Это особенно характерно для старых деревьев, возраст которых насчитывает свыше ста лет. Семена молодых растений платана при оптимальных условиях прорастают несколько хуже старых, а в пессимальных — наоборот, лучше, то есть они более стабильны (табл. 4). Семена средневозрастных деревьев (от 50 до 100 лет) по своим качественным признакам близки к семенам более старых деревьев. Таким образом, в районах интродукции при сборе семян для массового размножения платана не следует исключать молодые деревья, напротив, их семена следует собирать в первую очередь.

Выводы

1. Семена интродукционной крымской популяции платана восточного по качеству уступают семенам естественной таджикской популяции, однако у первых выше устойчивость к неблагоприятным внешним факторам.

2. Усиление адаптивных свойств семян, обнаруженное у платана, проявляется также и у альбиции, однако менее четко. Причем на пределе ее возможного ареала указанная тенденция не обнаруживается из-за сильного ухудшения качества семян.

3. Уровень изменчивости функциональных признаков семян у древесных — абсолютной всхожести и энергии прорастания — может характеризовать степень адаптации вида к новым условиям среды при интродукции. Например, платан восточный хуже адаптировался в условиях Южного берега Крыма, чем альбиция ленкоранская.

4. У платана восточного наблюдается значительная эндогенная и временная изменчивость семян, что необходимо учитывать в семеноводческой практике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Говоруха Г. И. Закономерности внутривидовой изменчивости термостойкости *Betula verrucosa* Ehrh. и *Betula pubescens* Ehrh. на Урале.— Автореф. дис. на соиск. ученой степени кандидата биол. наук, Свердловск, 1971.
- Запрягаева В. И. Лесные ресурсы Памиро-Алая. Л.: Наука, 1976.
- Калайды Ф. К. Деревья и кустарники.— Труды Никитск. ботан. сада, 1948, т. 22, вып. 3—4.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений, М.: Наука, 1973.
- Некрасов В. И. Некоторые теоретические вопросы формирования интродукционных популяций лесных древесных пород.— Лесоведение, 1971, № 5.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977.
- Шкарлет О. Д. Об изменчивости платанов.— Бюл. Никитск. ботан. сада, 1979, вып. 1(38).

INTRASPECIFIC SEED VARIABILITY IN PLATANUS ORIENTALIS AND ALBIZIA JULIBRISSE

O. D. SHKARLET

Summary

The variability of absolute germinating power and germination energy of seeds of *Platanus orientalis* L. and *Albizia julibrissin* Durazz. has been studied in introduction and natural populations by means of germination in Petri dishes on differentiated media. In seeds forming under introduction conditions, enhancement of adaptive properties is observed which is expressed in increase of their germinating power and decreased variability under unfavorable germination conditions.

On the basis of analysing the variability levels of characters studied, an evaluations of plane and albizia adaptation degree to the conditions of Southern Cost of the Crimea is given.

Е. А. ДОНЮШКИНА; В. М. НОВИКОВА,
кандидаты биологических наук;
М. А. БЕСКАРАВАЙНАЯ,
кандидат сельскохозяйственных наук

МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЯН КЛЕМАТИСА

Род *Clematis* L. (сем. Ranunculaceae) объединяет около 300 видов [10], большинство из которых является многолетними древесными лианами, произрастающими в умеренных и тропических областях земного шара. В коллекции Никитского ботанического сада собрано 55 видов и форм, многие из которых характеризуются обильным и продолжительным цветением, разнообразными по окраске, форме и размерам цветками, листьями и семенами.

Многие мелкоцветковые виды клематиса размножаются семенами и при этом остаются константными, из поколения в поколение сохраняя видовые особенности. В условиях Южного берега Крыма большинство видов плодоносит. Разработаны способы семенной репродукции некоторых из них [2]. Клематисы различаются по всхожести семян, длительности периода и способам прорастания. Род *Clematis* L. является единственным в сем. Ranunculaceae, в котором встречаются виды с разным способом прорастания семян [1].

В задачу наших исследований входило изучение биологии семян, их внутренней морфологии, степени дифференциации зародыша у некоторых видов клематиса, выяснение причин длительного и неравномерного прорастания семян у отдельных из них в связи с семенным размножением. Изучение этих вопросов представляет определенный интерес и в теоретическом плане в связи с эволюцией видов внутри рода и их классификацией по биологическим признакам.

Материал и методика

Исследовали шесть интродуцированных из различных мест произрастания видов, а также местные *C. vitalba* и *C. integrifolia* и дичающий на Южном берегу Крыма *C. flammula*, которые характеризуются различным типом прорастания семян и относятся к различным группам и подгруппам в соответствии с классификацией А. Н. Волосенко-Валениса [3] (табл. 1).

Семена собирали в период массового созревания плодов с расстений, произрастающих на коллекционном участке Никитского ботанического сада. Изучали морфологические признаки семян. С помощью окуляр-микрометра под микроскопом МБС-1 измеряли длину семени (без носика), эндосперма и зародыша по продольной оси семени и ширину семени — по поперечной. Для определения длины эндосперма и зародыша делали продольные срезы

семян [5]. Измеряли по сто семян каждого вида. Результаты измерений обрабатывали методами Т-статистики [6].

Таблица 1

Классификация и описание семян клематиса

Вид	Группа	Тип прорастания	Характеристика семян
<i>C. flammula</i> L.	I A	Подземный	Редко опушенные, продолговатые с перистым носиком
<i>C. paniculata</i> Thunb.	I A	Подземный	Продолговатые с длинным перисто опущенным носиком
<i>C. viticella</i> L.	I B	Подземный	Округлые, плоские, опушенные, с утолщенным краем по краю и голым шиловидным носиком
<i>C. hexapetala</i> Pall. non L.	II A	Промежуточный	Продолговатые, двояковыпуклые, густо покрытые длинными беловатыми волосками
<i>C. integrifolia</i> L.	II B	Промежуточный	Обратнояйцевидные, сплюснутые с боков, с утолщенным ободком и перистым носиком
<i>C. ispganica</i> Bunge	III A	Надземный	Мелкие, сжатые, опушенные, с длинным шелковистым носиком
<i>C. vitalba</i> L.	III A	Надземный	Двояковыпуклые, почти округлые, с длинным, до 4 см, носиком
<i>C. armandii</i> Franch.	III B	Надземный	Сплюснутые, покрытые шерстинками, с длинным перистым носиком
<i>C. tangutica</i> (Maxim) Korch.	III C	Надземный	Мелкие, сжатые, опушенные, с длинным шелковистым носиком

Всходесть семян определяли путем их проращивания в земляной смеси в вазонах в условиях теплицы. Высевали семена каждого вида в трех повторностях, по сто семян в каждой.

Результаты исследований

Плод клематиса — семянка, состоит из околоплодника (перикарпия), проросшего к кожуре семени, но не срастающегося с ним [7, 8]. Семена изучаемых видов отличаются по размерам, форме, длине носика-летучки (рис. 1, табл. 2), длительности прорастания и всходести. Виды клематиса с мелкими семенами имеют длинную летучку, способствующую их распространению на большие расстояния.

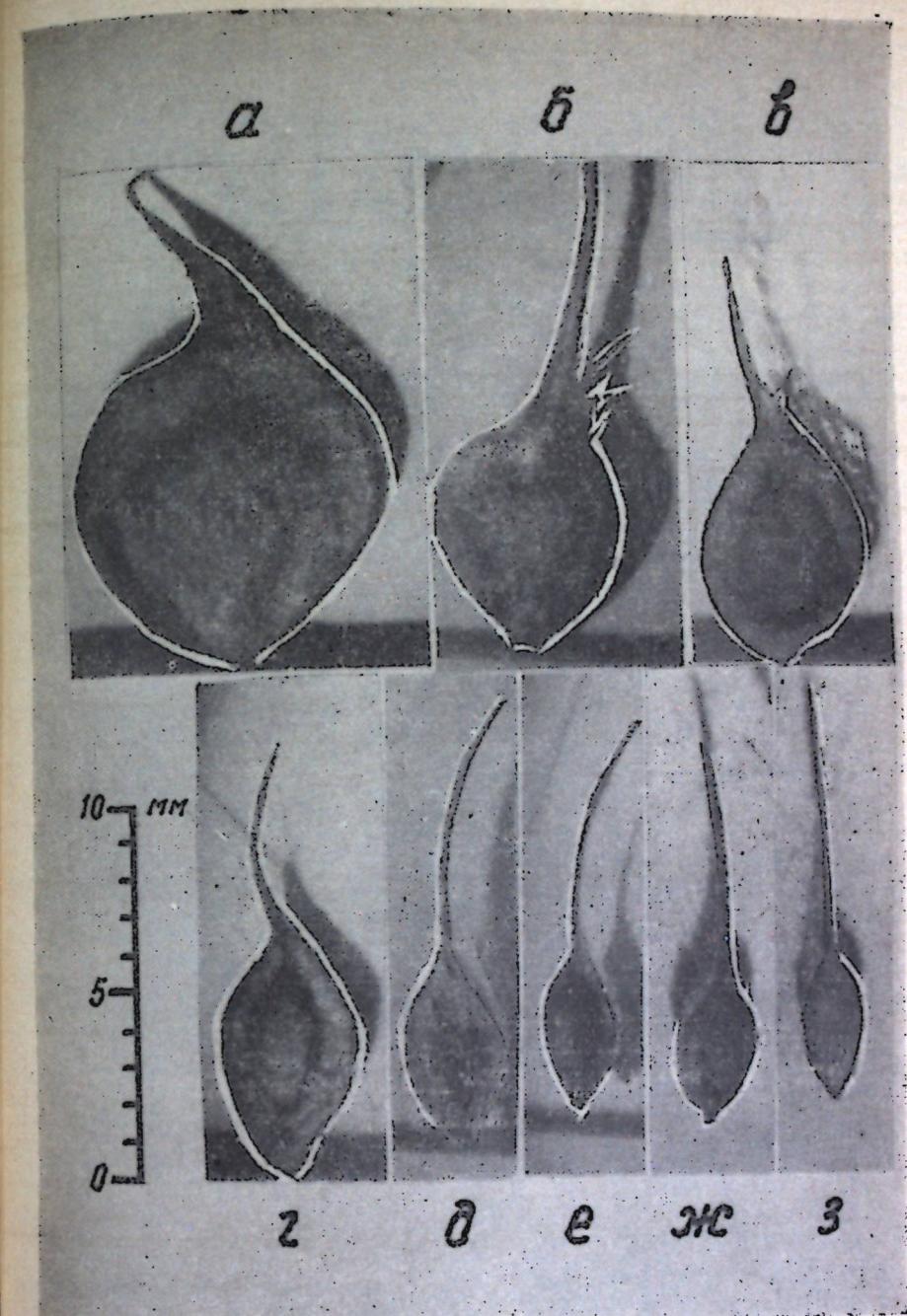


Рис. 1. Семена различных видов клематиса:
а — *C. viticella*; б — *C. integrifolia*; в — *C. paniculata*; г — *C. flammula*;
д — *C. hexapetala*; е — *C. vitalba*; ж — *C. ispganica*; з — *C. tangutica*;
и — *C. armandii*.

Морфометрическая характеристика семян некоторых видов рода

Вид	Длительность прорастания, дни	Бахкекетр, %	Количественные признаки семян (в мм)							
			длина семени		ширина семени		длина зародыша			
			\bar{X}	S_x	\bar{X}	S_x	\bar{X}	S_x		
<i>C. viticella</i>	66—140	60	8,4 ± 0,07	8,9	8,4 ± 0,08	9,1	0,94 ± 0,015	25	5,6 ± 0,05	12,8
<i>C. paniculata</i>	74—222	64	7,09 ± 0,04	5,4	4,05 ± 0,04	9,8	0,14 ± 0,01	30,2	3,6 ± 0,05	67
<i>C. flammula</i>	39—140	57	6,3 ± 0,05	7,5	4,4 ± 0,03	6,9	0,80 ± 0,01	19,1	4,5 ± 0,03	10,7
<i>C. integrifolia</i>	37—73	60	5,8 ± 0,05	9,3	4,1 ± 0,03	7,9	1,95 ± 0,06	36,5	4,0 ± 0,03	11,0
<i>C. armandii</i>	70—108	21	5,6 ± 0,05	8,8	3,3 ± 0,02	7,2	0,25 ± 0,05	28,4	4,0 ± 0,06	6,9
<i>C. hexapetala</i>	40—77	40	5,2 ± 0,05	10,0	3,0 ± 0,03	10,6	0,80 ± 0,04	42	3,4 ± 0,04	9,2
<i>C. vitalba</i>	30—46	50	3,9 ± 0,04	8,0	2,3 ± 0,03	10,0	0,80 ± 0,01	15	2,7 ± 0,03	6,6
<i>C. tangutica</i>	18—25	70	3,8 ± 0,03	7,1	1,55 ± 0,02	10,3	1,04 ± 0,05	21,9	2,8 ± 0,04	7,1
<i>C. ispganica</i>	18—25	87	3,6 ± 0,03	7,2	1,9 ± 0,01	5,8	1,30 ± 0,02	6,8	2,7 ± 0,015	6,8

* \bar{X} — среднее арифметическое; S_x — ошибка среднего арифметического; V — коэффициент вариации.

Вся полость семени клематиса заполнена твердым беловатым эндоспермом. Есть сообщения, что в эндосперме семян клематиса присутствуют жиры [1]. В микропилярной части семени, в небольшой полости эндосперма, в окружении лизирующих клеток находится зародыш, длина которого у большинства видов около 1 мм (рис. 2). Зародыш прямой, дифференцированный на прилегающие друг к другу семядоли и осевые органы. Стеблевая почечка у зародыша остается невыраженной и представлена небольшой группой меристематических клеток.

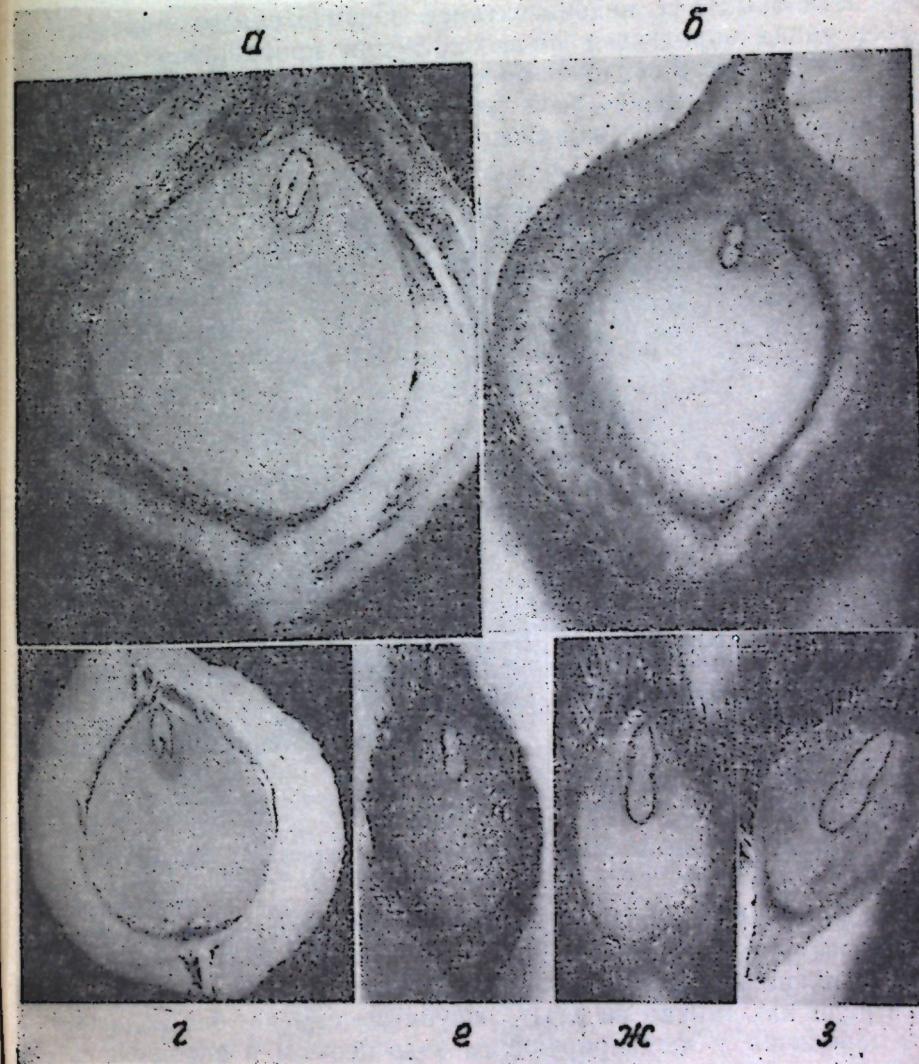


Рис. 2. Продольные срезы семян клематиса с дифференцированными зародышами: а — *C. viticella*; б — *C. integrifolia*; в — *C. flammula*; г — *C. vitalba*; ж — *C. ispganica*; з — *C. tangutica*.

Семена зрелых плодов *C. paniculata*, *C. armandii* и *C. hexapetala* также заполнены эндоспермом. Зародыши у этих видов, особенно у двух первых, значительно меньше, чем у других видов. Они находятся на различных незавершенных стадиях эмбриогенеза, начала дифференциации семядолей (рис. 3). Окончательное доразвитие и рост зародышей у них происходит в семенах после отделения от материнского растения в процессе проращивания при соответствующей температуре и влажности. И. В. Грушвицкий [4] в отличие от A. Martin [9] предложил называть такие зародыши неrudиментарными (встречающимися у многих представителей сем. лютиковых), а недоразвитыми. Окончательное доразвитие и рост таких зародышей происходят при проращивании семян. Продолжительность внутрисеменного доразвития зародышей является в известной мере одной из причин замедленного прорастания семян и снижения их всхожести.

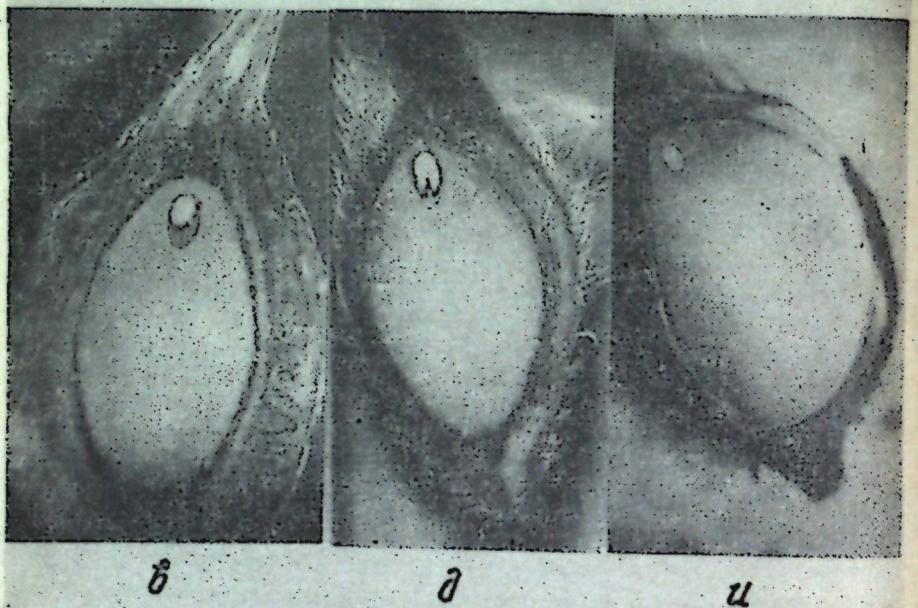


Рис. 3. Продольные срезы семян клематиса с недоразвитыми зародышами: б — *C. paniculata*; д — *C. hexapetala*; и — *C. armandii*.

В условиях Южного берега Крыма у интродуцентов и местных видов формируется некоторое количество (до 20—30%) неполноценных семян, не прорастающих при обычных способах проращивания. Среди них можно выделить «щуплые» семена, без эндосперма и зародыша, с дегенерирующим эндоспермом и зародышем, с недовыполненным эндоспермом и с недоразвитым зародышем, с зародышем и с выполненным эндоспермом, но с недоразвитым зародышем.

Наличие у видов рода клематис семян с зародышами, закончившими эмбриональное развитие на материнском растении, является одним из показателей их высокой специализации в сем. лютиковых [4, 5]. Зрелые семена у мелкосемянных видов с зародышами, закончившими развитие на материнском растении, прорастают дружно, в короткие сроки.

Результаты биометрических измерений семян изучаемых видов показали (табл. 2), что длина и ширина у них варьируют в основном в одинаковых пределах: $V=5,4$ у *C. paniculata* и $V=10,6$ — у *C. hexapetala* и являются константными признаками для каждого вида. В то же время наиболее вариабельным признаком у семян разных видов оказалась величина зародыша. Так, у *C. hexapetala* зародыши варьировали в больших пределах ($V=42$), меньше всего они изменялись у *C. isspaganica* ($V=6,9$) и у *C. vitalba* ($V=15$). Длина эндосперма по продольной оси семени практически не варьировала, исключение составил *C. paniculata* ($V=67$).

Для выявления связи между различными признаками семян определяли коэффициент корреляции. Изучение морфологии показало, что у одних видов существует тесная связь между длиной и шириной семени (*C. flammula*, *C. hexapetala*), а у других она практически отсутствует (*C. paniculata* $r=0,006$). У всех изучаемых видов, кроме *C. viticella*, обнаружена прямая зависимость между длиной семени и зародыша. С увеличением длины семени у них увеличивался и зародыш. Прямая зависимость наблюдалась также между длиной семени и эндосперма. Между зародышем и эндоспермом наиболее тесная оказалась связь у *C. paniculata*, *C. integrifolia*, *C. tangutica* — представителей различных групп.

Таблица 3

Коэффициент корреляции (r) между количественными признаками семян видов рода *Clematis* L.

Вид	r^*			
	$l_c - b_c$	$l_c - l_s$	$l_c - l_e$	$l_s - l_e$
<i>C. viticella</i>	0,09	-0,03	0,50	0,08
<i>C. paniculata</i>	0,006	0,34	0,34	0,63
<i>C. flammula</i>	0,47	0,32	0,44	0,26
<i>C. integrifolia</i>	0,37	0,50	0,69	0,54
<i>C. armandii</i>	0,27	0,49	0,41	0,35
<i>C. hexapetala</i>	0,54	0,02	0,67	0,27
<i>C. vitalba</i>	0,40	0,37	0,61	0,30
<i>C. tangutica</i>	0,16	0,32	0,43	0,53
<i>C. isspaganica</i>	0,09	0,17	0,72	0,54

* l_c — длина семени, b_c — ширина семени, l_s — длина зародыша, l_e — длина эндосперма.

Семена изучаемых видов рода *Clematis* L. отличаются не только по форме, размеру, но и по степени дифференциации зародыша — от начала закладки бугорков семядолей (*C. armandii*, *C. paniculata*) до закончивших развитие и рост (дифференциацию на семядоли, гипокотиль и зачаточный корешок). Зародыш видов с мелкими семенами (*C. isspaganica*, *C. tangutica*) составляет до 50% длины эндосперма по продольной оси семени.

Характерной особенностью некоторых видов (*C. armandii*, *C. paniculata*, *C. hexapetala*) является формирование семян с недоразвитыми зародышами, окончательное развитие которых происходит в процессе проращивания. Период, необходимый для внутрисеменного развития этих зародышей, определяет длительность прорастания семян этих видов.

Таким образом, величина семени, размеры зародыша и степень его дифференциации, а также соотношение длины зародыша к длине семени и эндосперма в конечном итоге определяют темпы прорастания и всхожесть семян различных видов клематиса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. О типах прорастания и первых этапах онтогенеза в роде *Clematis* L. Жизненные формы, структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981.
2. Бескаравайная М. А. Семенное размножение клематисов. — Цветоводство, 1980, № 2.
3. Волосенко-Валенис А. Н. Селекция клематиса в Крыму. — Труды Никитского ботан. сада, 1971, т. 44.
4. Грушвицкий И. В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. Докл. на 21 Комаровском чтении. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1961.
5. Иванова И. А. О внутреннем строении семян лютиковых. — Бюл. Главн. ботан. сада, 1966, вып. 61.
6. Плохинский Н. А. Математические методы в биологии. М.: Изд-во МГУ, 1978.
7. Привалова Л. А., Бескаравайная М. А. Методические указания по определению и использованию клематиса. Ялта, 1977.
8. Шипчинский Н. В. Лютиковые. Деревья и кустарники СССР, т. 3, М.—Л., 1954.
9. Martin A. C., 1946, The comparative, internal morphology of seeds. Am. Midl. Natur. v. 36, N 3.
10. Tamura M., 1968, Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae, VII, Sci, Repts, Osaka Univ., v. 17, N 1, s. 21—42.

MORPHOBIOLOGICAL FEATURES OF CLEMATIS SEED

E. A. DONYUSHKINA,

V. M. NOVIKOVA,

M. A. BESKARAVAINAYA

Summary

Results of comparative biometrical and biomorphological evaluation of seed structure and wholesomeness, their germination and viability in local and introduced clematis species are presented.

Л. В. ЯКОВЛЕВА,
кандидат сельскохозяйственных наук

ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ И ГЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИРОСТОВ КЕДРОВ

Изучение закономерностей изменчивости, приспособления интродуцированных растений, сохранение их генофонда, а также приемы введения их в культуру — все это в одиннадцатой пятилетке остается актуальными задачами ботанических садов [6].

Размножение ценных хвойных экзотов прививкой на растениях того же или другого вида, внедрение их в лесопарки и лесные культуры имеет непосредственное отношение к решению проблемы зеленого строительства в Крыму. Разработанная автором эффективная техника прививки в открытом грунте позволила получить высокую (80—100%) приживаемость меж- и внутривидовых прививок хвойных [7, 8]. Первые в СССР прививочные семенные и клоновые (с целью сохранения генофонда) плантации кедров заложены в 1968 г. В настоящее время их площадь достигла 5 га, причем привито более 1500 деревьев [9].

Кедры атласский (*Cedrus atlantica* Manetti.) и гималайский (*C. deodara* Loud.) привиты черенками с плюсовыми деревьев на растения тех же видов. Кедр ливанский (*C. Libani* A. Rich.) размножен прививкой на кедрах атласском и гималайском черенками с тридцати маточных деревьев, растущих в арборетуме Никитского ботанического сада и парках Южного берега Крыма.

В результате многолетних наблюдений за прививками установлена разница в быстроте роста и между различными клонами, и между растениями одного клона. Эта изменчивость обусловлена как экологическими факторами, так и наследственными особенностями генотипов. Плюсовая селекция с отбором по фенотипам не обеспечит генетически обусловленную быстроту роста. Для изучения внутривидового потенциала и генофонда интродуцентов важно определить доли генотипической (σ^2_g) и экологической (σ^2_{ph}) изменчивости в общей фенотипической изменчивости (σ^2_{ph}).

В настоящей статье показаны возможности и приведены результаты оценки экологической и генотипической изменчивости годичных приростов кедров. Оценка проведена на одном и том же исходном материале (на годичных приростах в высоту десяти двадцатилетних маточных деревьев кедра атласского и на их привитых клонах) двумя способами. Первый — путем прямого опыта (длительного и трудоемкого), представленного методом эталонов [1], когда фенотипическая изменчивость определяется во всей исследуемой популяции, а экологическая — внутри клонов (эталонов). Разность между ними составляет долю генотипической изменчивости. Второй — экспрессным методом, разработанным автором, сущность которого приводится ниже.

Метод экспрессной метамерно-генотипической оценки параметров изменчивости годичных приростов хвойных содержит некоторые предложенные ранее В. А. Драгавцевым [2, 3, 5] и Л. В. Яковлевой [10, 11] подходы и базируется на принципе вычленения генотипической дисперсии как межклоновой. В принятой системе расчетов годичные приrostы каждого отдельного дерева рассматриваются как приrostы одного клона, а их изменчивость — как внутриклоновая (σ^2_{vk}), она же — метамерная (σ^2_m).

Разности между метамерными дисперсиями больших и меньших величин приростов в пределах каждого отдельного дерева дают приращения метамерных дисперсий: $\Delta \sigma^2_m - \Delta \sigma^2_{vk}$.

Межклоновая дисперсия, рассчитанная по средним приростам (\bar{x}) каждого клона, приравнивается к генотипической. Следовательно, рассчитав дисперсии по средним больших приростам ($\sigma^2_{\bar{x}B}$) всех деревьев, включенных в анализ, и средним меньшим приростам ($\sigma^2_{\bar{x}M}$) и вычтя из первой вторую, получим приращение межклоновой, то есть генотипической дисперсии:

$$\Delta \sigma^2_{mk} = \Delta \sigma^2_g = \sigma^2_{\bar{x}B} - \sigma^2_{\bar{x}M}. \quad (1)$$

В такой системе расчетов коэффициент наследуемости в широком смысле слова, то есть доля генотипической изменчивости в общей изменчивости (H^2) определяется по следующей формуле:

$$H^2 = \frac{\sigma^2_{mk}}{\sigma^2_{mk} + \sigma^2_{vk}} \text{ или } \frac{\Delta \sigma^2_{mk}}{\Delta \sigma^2_{mk} + \Delta \sigma^2_{vk}}. \quad (2)$$

Такой метод пригоден для растений, не имеющих интеркалярных меристем.

Порядок ведения расчетов следующий:

Оевые годичные приrostы (минимум четыре) каждого дерева подразделяются на большие и меньшие (например, приrostы 1979—1980 гг.— большие, 1981—1982 гг.— меньшие).

1. Рассчитать средние величины больших (\bar{x}_B) и меньших (\bar{x}_M) приростов в пределах каждого дерева.

2. Рассчитать метамерные дисперсии по большим и меньшим приростам в пределах каждого дерева: σ^2_{mB} и σ^2_{mM} .

Деревья, у которых $\sigma^2_{mB} < \sigma^2_{mM}$, из расчетов исключаются.

3. Рассчитать для каждого дерева приращения метамерных (внутриклоновых) дисперсий:

$$\Delta \sigma^2_{vk} = \Delta \sigma^2_m = \sigma^2_{mB} - \sigma^2_{mM}. \quad (3)$$

4. Усреднить приращения метамерных дисперсий для всей группы (популяции):

$$\Delta \bar{\sigma}^2_{vk} = \Delta \bar{\sigma}^2_m = \frac{\Sigma \Delta \sigma^2_m}{n}, \quad (4)$$

где n — число деревьев, включенных в анализ.

5. Рассчитать для каждого дерева квадраты приращений средних приростов:

$$\Delta \bar{x}^2_m = \bar{x}^2_B - \bar{x}^2_M. \quad (5)$$

6. Усреднить квадраты приращений средних приростов для всей группы (популяции):

$$\Delta \bar{x}^2_{mn} = \frac{\Sigma \Delta \bar{x}^2_m}{n}. \quad (6)$$

7. Усреднить средние большие и средние меньшие приrostы для всех деревьев:

$$\bar{x}_{Bn} = \frac{\Sigma \bar{x}_B}{n}; \bar{x}_{Mn} = \frac{\Sigma \bar{x}_M}{n}.$$

8. Рассчитать дисперсии по средним большим и отдельно по средним меньшим приростам: $\sigma^2_{\bar{x}B}$ и $\sigma^2_{\bar{x}M}$.

9. Рассчитать приращение генотипической дисперсии как межклоновой:

$$\Delta \sigma^2_{mk} = \Delta \sigma^2_g = \sigma^2_{\bar{x}B} - \sigma^2_{\bar{x}M}. \quad (7)$$

10. Рассчитать коэффициент наследуемости в широком смысле слова:

$$H^2 = \frac{\Delta \sigma^2_{mk}}{\Delta \sigma^2_{mk} + \Delta \sigma^2_{vk}}. \quad (8)$$

11. Рассчитать квадраты коэффициентов генотипической (C^2_g), экологической (C^2_e) и фенотипической (C^2_{ph}) вариаций:

$$C^2_g = \frac{\Delta \sigma^2_g}{\Delta \bar{x}^2_{mn}}; C^2_e = \frac{\Delta \sigma^2_m}{\Delta \bar{x}^2_{mn}}; C^2_{ph} = \frac{\Delta \sigma^2_{vk}}{\Delta \bar{x}^2_{mn}}. \quad (9)$$

Принимаем $C^2_m = C^2_e$, так как у хвойных обычно приrostы по годам одного дерева варьируют либо так же, как приrostы в один год у разных деревьев, либо сильнее, вследствие чего $C^2_m \geq C^2_e$. Принимая $C^2_m = C^2_e$, оценку σ^2_e завысим, а σ^2_g и H^2 — заним.

Если в анализ включены два больших и два меньших прироста, рассчитывать σ^2_n нет смысла: $\Delta \sigma^2_n = \sigma^2_n$. Если объединяются в группы больших и меньших по три (и более) приростов, следует рассчитать величину дисперсий умножением x^2_n на соответствующие коэффициенты вариации.

Используя полученные параметры (H^2 и C^2_g) для расчетов генотипической дисперсии каждого конкретного года ($\sigma^2_g = \sigma^2_{ph}$; H^2 и $\sigma^2_g = \bar{x}^2 \cdot C^2_g$) и учитывая при этом структуру лабильной генетической формулы, определяющей количественный признак [4], можно проанализировать параметры генотипической и экологической изменчивости в динамике или в онтогенезе.

Результаты расчетов, полученные экспрессным методом и методом эталонов, приведены в таблице.

Динамика параметров экологической и генотипической изменчивости годичных приростов десяти маточных деревьев кедра атласского (расчитанных экспрессным методом Метамерно-генетического анализа) и десяти привитых клонов этих же деревьев (расчитанных по методу эталонов) (1978—1982 гг.)

Параметр	Экспрессный метод						Метод эталонов					
	1978—1982	1978	1979	1980	1981	1982	1978—1982	1978	1979	1980	1981	1982
Средний прирост, см (\bar{x})	41,25	56,20	59,70	42,70	33,20	29,40	26,73	24,59	29,52	28,74	25,43	25,37
σ^2_e	53,00	41,30	41,26	30,00	21,84	18,93	46,40	32,10	74,52	58,24	29,46	46,91
σ^2_e	143,70	111,99	111,86	81,34	59,22	51,33	82,50	72,34	107,61	83,47	67,26	58,09
σ^2_{ph}	196,70	153,29	153,12	111,34	81,06	70,26	128,90	104,44	182,13	141,71	96,71	105,00
C^2_g	0,03	0,01	0,01	0,02	0,02	0,02	0,07	0,05	0,09	0,07	0,05	0,07
C^2_e	0,09	0,04	0,03	0,05	0,05	0,06	0,11	0,12	0,12	0,10	0,10	0,09
C^2_{ph}	0,12	0,05	0,04	0,06	0,07	0,08	0,18	0,17	0,21	0,17	0,15	0,16
H^2		0,27					0,38	0,31	0,41	0,41	0,31	0,45

Коэффициенты наследуемости, определенные разными методами, близки по значению: $H^2=0,27$; $H^2=0,38$. Как и следовало ожидать, H^2 , рассчитанный экспрессным методом, несколько ниже. Это происходит в силу известных ограничительных рамок метода ($C^2_m \geq C^2_e$), а также из-за отсутствия «чистого эталона» (прививки растут в невыравненных условиях, сказывается влияние подвоя). В отдельные годы H^2 , определенный по методу эталонов, мало отличается от рассчитанного (0,31 и 0,27). Проверка результативности экспрессного метода проведена и путем метамерного анализа (по тому же алгоритму) годичных приростов прививок. В итоге получен результат $H^2=0,23$.

Внутри группы быстрорастущих (по фенотипам) кедров генотипическая изменчивость невелика: только 27% обусловлено генотипами. Поскольку в смешанной группе, включающей высокие, средние и низкие деревья, H^2 увеличился до 0,81, отобрать эти десять деревьев в качестве маточных можно, однако при этом следует учесть, что не все они генетически однородны.

Анализ изменчивости x^2 , σ^2_{ph} , σ^2_e , σ^2_g годичных приростов в динамике следует проводить на основе структуры лабильной генетической формулы полигенного признака, обусловленного вкладом базисных (одинаковых для всех особей таксона) и специфических (мутантных) генов, дающих вклад не только в уровень признака, но и в генотипическую дисперсию. Следовательно по годам будет быстрее возрастать x^2 нежели σ^2 . Уровень C^2_g при этом останется константным [4]. Однако C^2_g не всегда остается постоянным: он увеличивается при «включении» в новой среде специфических генов и при возникновении дисперсии взаимодействия «генотип—среда» и уменьшается при «включении» базисных генов, то есть изменится при переопределении лабильных генетических формул.

Исследуя в динамике параметры изменчивости приростов прививок кедра (метод эталонов), в 1979 г. отмечали резкое увеличение σ^2_{ph} (104—182), σ^2_g (32—74), C^2_g (0,05—0,08). Следовательно, «включились» специфические гены, проявился эффект взаимодействия генотипа со средой (при смене рангов приростов, что имело место в 1978—1979 гг.), возникший в экстремальных условиях. Действительно, 1979 г.—год засушливый (в период роста кедров осадков выпало на 40% меньше, чем обычно), кроме того, сам факт прививки ставит растения в экстремальные условия. В 1980—1982 гг. наблюдали уменьшение σ^2_g и C^2_g : специфические (мутантные) гены «выключаются».

У маточных деревьев (экспрессный метод) в 1978—1979 гг. не было различий в уровнях x^2 , σ^2 , C^2_g , но при сравнении параметров 1979 г. и последующих лет можно заметить резкое снижение x^2 и не менее резкое— σ^2_{ph} и σ^2_g , а это значит, что «включились» базисные гены; при этом должен увеличиться C^2_g , что фактически и происходит (0,01—0,02). Следовательно, генотипическая изменчивость годичных приростов маточных деревьев, находящихся в

условиях засухи и смены лимитирующих экофакторов, соответствует также эффектам переопределений генетических формул.

Анализ привитых клонов показал, что они обладают разными генетическими системами: клоны № 4, 5, 6, 7 дали максимальные приросты и резко увеличили внутриклоновые дисперсии в засушливый 1979 г., у других же клонов это стало возможным в более благоприятные по экофакторам годы. Наибольшие коэффициенты вариации оказались у клонов № 1, 2, 4, 6 (C^2_e от 0,16 до 0,47), наименьший — у № 9 ($C^2_e=0,01$), а средний суммарный прирост у последнего за пять лет составил к среднему приросту всех клонов 150%. По силе роста резко выделяются клон № 7 (200% к среднему приросту всех клонов), к тому же экологическое варьирование у него незначительное ($C^2_e=0,10$; C^2_g всех клонов=0,14). Значительными приростами отличается от остальных и клон № 8, но «взрыв» его x^2 и σ^2 приходился на 1978 г. Следовательно, из десяти отобранных деревьев лучшими оказались три: № 7, 8 и 9, причем клон № 7 обладает системами засухоустойчивости, № 9 — является наиболее гомеостатичным.

Генотипическая изменчивость годичных приростов прививок кедра ливанского невелика: $H^2=0,05-0,14$ (прививки 1975 г.), 0,14—0,18 (прививки 1976 г.), 0,10—0,18 (прививки 1977 г.) и 0,19 (прививки 1978 г.). Следовательно, изменчивость приростов в основном обусловлена средой. Генотипическое варьирование (по многолетним данным) годичных приростов у обоих видов кедра одинаковое: $C^2_g=0,07$. Амплитуда изменчивости C^2_g в онтогенезе у кедра ливанского (0,01—0,12) больше, чем у атласского (0,05—0,09), хотя различие и небольшое. Популяции, в которых C^2_g не постоянен, содержат больше мутантных генов и лучше могут адаптироваться в новых условиях. Следовательно, исследованный генофонд кедров атласского и ливанского можно охарактеризовать примерно одинаковой способностью к адаптации.

Выводы

1. Коэффициенты наследуемости, определяющие доли генетической и экологической изменчивости годичных приростов кедров, рассчитанные экспрессным методом (результаты которого могут быть получены в течение дня) и методом эталонов (требующим и длительного времени, и известных затрат), по своему значению очень близки.

2. Анализ изменчивости годичных приростов в динамике возможен на основе модели структуры полигенного признака, определяемого лабильной генетической формулой. В экстремальных условиях могут возрастать σ^2_g , σ^2_{re} , увеличиваться и уменьшаться C^2_g , что и отмечено в динамике изменчивости приростов кедра.

3. На фоне лимита осадков привитые клоны различаются параметрами изменчивости; из десяти в качестве лучших выделено три клона.

4. Исследованные культуры кедра атласского отличаются большим генотипическим разнообразием ($H^2=0,81$). Генотипическая изменчивость генофонда кедра ливанского невелика ($H^2=0,14$). Генотипическое варьирование обоих видов одинаково ($C^2_g=0,07$), следовательно, они имеют примерно равные потенциальные способности к адаптации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Драгавцев В. А. Методы анализа внутривидовой изменчивости в лесных популяциях и методы прогноза эффективности аналитической лесной селекции. М.: Центр бюро научно-техн. инф-ции, 1973.
2. Драгавцев В. А. Метод эколого-генетического анализа линейного прироста у моноподиальных древесных растений, не имеющих интеркалярных меристем. Тезисы докладов совещания по состоянию и перспективам развития лесной генетики, селекции, семеноводства, интродукции и методам селекции древесных пород. Рига, 1974.
3. Драгавцев В. А., Лаврова Л. А., Плеханова Л. Г. Эколого-генетический анализ линейного прироста сосны обыкновенной в районе Тунгусской катастрофы 1908 г.— Генетика, 1976, т. 12, № 1.
4. Драгавцев В. А., Утемишева Н. В. К проблеме онтогенетической изменчивости генетико-статистических параметров в растительных популяциях.— Генетика, 1975, т. 11, № 11.
5. Драгавцев В. А., Яковлева Л. В. Возможности эколого-генетического анализа линейного прироста хвойных. Тезисы докладов Всесоюзной научной конференции «Экологическая генетика растений и животных». Кишинев: Штиинца, 1981.
6. Лапин П. И. Задачи ботанических садов в 11 пятилетке.— Бюл. Главн. ботан. сада, 1982, вып. 124.
7. Яковлева Л. В. Исследование прививок хвойных пород.— Труды Никитск. ботан. сада, 1974, т. 63.
8. Яковлева Л. В. Размножение кедра прививкой.— Бюл. Главн. ботан. сада, 1976, вып. 102.
9. Яковлева Л. В. Ценные экзоты — в лесах Крыма.— Лесное хозяйство, 1979, № 2.
10. Яковлева Л. В. Эколого-генетический анализ линейного прироста хвойных при отборе на быстроту роста.— Лесоведение, № 3, 1981.
11. Яковлева Л. В., Драгавцев В. А. Новые подходы к анализу популяций древесных растений. Тезисы докладов к 4 съезду генетиков и селекционеров Украины. Ч. 2, Киев: Наукова думка, 1981.

ESTIMATION OF ECOLOGICAL AND GENOTYPICAL VARIABILITY OF INCREMENT IN CEDARS

L. V. YAKOVLEVA

Summary

When evaluating the genotypical and ecological variability of cedars' annual increment by methods of standards and rapid metamere-genetical analysis, similar results have been obtained. A possibility of analysing the variability parameters in dynamics based on model of structure of polygene character is shown; new approaches to evaluation of adaptive possibilities of cedar populations are given.

УДК 635.976.861:631.529+631.52

Интродукция и селекция садовых роз на юге УССР. Клименко З. К., Зыков К. И., Семина С. Н. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том 92, с. 40—48.

Излагаются данные многолетней работы по интродукции и селекции садовых роз на юге УССР, в результате которой создан производственный ассортимент для массового выращивания из 187 интродуцированных сортов зарубежной и 25 районированных сортов отечественной селекции.

Библиогр. 111 назв.

РЕФЕРАТЫ

УДК 575.258.141.2

Значение диссимметрической изменчивости при интродукции и селекции древесных растений. Хорхрил А. В. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том 92, с. 6—21.

Дано представление о диссимметрической изменчивости древесных растений, связанной с линзой-правильной побегов. Показано, что диссимметрическая изменчивость, включающая явления энантиоморфизма, спираломорфизма и гомоморфизма, обуславливает различную адаптацию и продуктивность древесных растений, что важно учитывать при их интродукции, селекции и размножении.

Табл. 4, ил. 4, библиогр. 24 назв.

УДК 631.529(477.75)

Новые для Крыма древесные интродукенты. Кулаков Г. В. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том 92, с. 22—33.

Производится краткая информация о результатах испытания впервые интродуцированных в Крым 39 видов, разновидностей и культурных форм, относящихся к 28 родам и 25 семействам; область естественного распространения, изменение формы, происхождение, продолжительность прорастания семян, фенологические данные, засухоустойчивость, размеры растений в определенном возрасте и место их посадки в паркетуме Никитского ботанического сада.

Табл. 2, библиогр. 3 назв.

УДК 582.475.4:631.529(477.75)

Биоэкологические особенности видов сосны, интродуцированных в северный Крым. Прягтьорьев А. Г. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том 92, с. 34—39.

Обсуждаются результаты интродукции и первичного изучения биологических особенностей девяти видов сосны в условиях Степного отделения Никитского ботанического сада в 1961—1983 гг., произрастающих в настоящее время в различных типах насаждений.

Выделены виды сосны для широкого и ограниченного применения в озеленении районов северного Крыма, а также перспективные для дальнейшего испытания в зеленом строительстве. Указаны наиболее перспективные очаги исходного материала для интродукции видов сосен.

Библиогр. 6 назв.

УДК 631.541.1:635.976

Подвой для садовых роз. Тимошенко Н. М., Семина С. Н. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том 92, с. 49—53.

В результате многолетнего изучения 34 видов и форм шиповников в качестве подвоев для садовых роз выделены перспективные по хозяйственно-ценным признакам и по устойчивости к болезням: для сорта Клементина четыре вида и формы; для сорта Огонек — два вида; для сорта Коралловый Сюрприз — шесть видов; для сорта Супер Стар — один вид и для сорта Аврора — два вида.

Табл. 1, библиогр. 7 назв.

УДК 635.9:582.937.4

Коллекция олеандров в Никитском ботаническом саду. В. М. Кузнецова. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том. 92, с. 54—61.

Приводится подробное описание коллекции олеандров в Никитском ботаническом саду, насчитывающей 33 таксона.

Реинтродуцировано двенадцать и впервые привлечено в коллекцию пять таксонов. Даны краткая характеристика морозоустойчивости, способов размножения, применения и т. п.

Библиогр. 10 назв.

УДК 575.125:582.675.1

Эффект гетерозиса у межвидовых гибридов клематиса. Бескаравайная М. А., Шахbazov B. G. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том 92, с. 62—70.

Приводятся результаты изучения различных проявлений гетерозиса при отдаленной гибридизации видов клематиса.

Установлено, что у ряда гибридов ясно проявляется соматический или вегетативный гетерозис. Повышенная водоудерживающая способность и теплоустойчивость листьев отражают неспецифическую устойчивость гибридов. Репродуктивный гетерозис у межвидовых гибридов клематиса не проявляется.

Ил. 3, табл. 2, библиогр. 8 назв.

УДК 635.977.7.581.165.712

Биологические основы вегетативного размножения секвойядендrona гигантского. Ульянов В. В. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том 92, с. 71—77.

Приведены результаты исследований по выявлению причин трудной укореняемости черенков секвойядендrona гигантского. Установлено, что укореняемость черенков зависит от наследственных свойств, присущих каждой особи.

Освещены вопросы размножения секвойядендрона черенкованием в условиях искусственного туманообразования. Для успешного черенкования необходим индивидуальный отбор маточных деревьев. Показана зависимость образования придаточных корней от исходных размеров черенков.

Ил. 2, табл. 2, библиогр. 6 назв.

УДК 635.054:581.543(477.75)

Ритмы развития восточноазиатских древесных растений на Южном берегу Крыма. Галушко Р. В. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том 92, с. 78—83.

На основе фенологических исследований выделено пять групп растений по началу ростовых процессов и восемь групп по началу цветения, что позволяет прогнозировать расширение интродукции растений с подобными ритмами.

Дана оценка засухоустойчивости и морозостойкости интродуцентов в годы наблюдений (1977—1980).

Библиогр. 9 назв.

УДК 582.476:581.331.2

Особенности развития пыльцы секвойи вечнозеленой. Захаренко Г. С. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том 92, с. 84—91.

Проведено цито-морфологическое изучение пыльцы секвойи вечнозеленой из четырех районов культуры (Южный берег Крыма, Сочи, Абхазская АССР, Италия). Фертильность пыльцы у большинства растений была выше 70% (от 31 до 95%). Наиболее широко распространенной аномалией является неспособность пыльцевых зерен сбрасывать экзину при намокании. Эта аномалия рассматривается как проявление действия естественного отбора в онтогенезе мужского гаметофита, где в качестве селективного фактора выступает фенотип материнского дерева.

Табл. 2, библиогр. 16 назв.

УДК 581.522.4:582.47

Репродуктивная способность хвойных интродуцентов. Подгорный Ю. К. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том 92, с. 92—101.

Излагаются результаты изучения жизнеспособности семян хвойных интродуцентов родов *Abies*, *Picea*, *Cedrus*, *Pseudotsuga* в Крыму методом рентгенографии. Даётся оценка степени их приспособленности по жизнеспособности продуцируемых семян для рационального использования в паркостроении и лесоразведении. Обсуждается роль инбридинга в микроэволюции этих таксонов.

Ил. 4, табл. 2, библиогр. 7 назв.

УДК 581.15:630*232.318

Внутривидовая изменчивость семян платана восточного и альбиции ленкоранской. Шкарлет О. Д. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том 92, с. 102—110.

Изучена изменчивость абсолютной всхожести и энергии прорастания семян *Platanus orientalis* L. и *Albizia julibrissin* Durazz. в интродукционных и естественных популяциях способом проращивания в чашках Петри на дифференцирующих средах. У формирующихся в условиях интродукции семян наблюдается

усиление адаптивных свойств, что выражается в повышении их всхожести и снижении вариабельности при неблагоприятных условиях проращивания.

На основе анализа уровней изменчивости изученных признаков дана оценка степени адаптации платана и альбиции к условиям Южного берега Крыма.

Табл. 4, библиогр. 8 назв.

УДК 635:581.48:582.675.1

Морфобиологические особенности семян клематиса. Донюшкина Е. А., Новикова В. М., Бескаравайная М. А. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1984, том 92, с. 111—118.

Приводятся результаты сравнительной биометрической и биоморфологической оценки строения и полноценности семян, их прорастания и жизнеспособности у местных и интродуцированных видов клематиса.

Ил. 3, табл. 3, библиогр. 10 назв.

УДК 575.113:582.47

Оценка экологической и генотипической изменчивости приростов кедров. Яковлева Л. В. Государственный Никитский ботанический сад, 1984, том. 92, с. 119—125.

Приведены результаты оценки параметров генотипической и экологической изменчивости годичных приростов кедров (*Cedrus*) методом эталонов, требующим длительного времени, и разработанным автором экспрессным методом метамерно-генетического анализа, результаты которого могут быть получены в течение дня. Коэффициенты наследуемости по этим методам близки.

Дан анализ изменчивости в динамике на основе модели лабильной генетической формулы, определяющей структуру сложного полигенного признака.

Табл. 1, библиогр. 11 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	
Хохрин А. В. Значение диссимметрической изменчивости при интродукции и селекции древесных растений	5
Куликов Г. В. Новые для Крыма древесные интродукенты	6
Григорьев А. Г. Биоэкологические особенности видов сосны, интродуцированных в северный Крым	22
Клименко З. К., Зыков К. И., Семина С. Н. Интродукция и селекция садовых роз на юге УССР	34
Тимошенко Н. М., Семина С. Н. Подвой для садовых роз	40
Кузнецова В. М. Коллекция олеандров в Никитском ботаническом саду	49
Бескаравайная М. А., Шахбазов В. Г. Эффект гетерозиса у межвидовых гибридов клематиса	54
Ульянов В. В. Биологические основы вегетативного размножения секвойи-дендronа гигантского	62
Галушко Р. В. Ритмы развития восточноазиатских древесных растений на Южном берегу Крыма	71
Захаренко Г. С. Особенности развития пыльцы секвойи вечнозеленой	78
Подгорный Ю. К. Репродуктивная способность хвойных интродукентов	84
Шкарлет О. Д. Внутривидовая изменчивость семян платана восточного и альбиции ленкоранской	92
Донюшкина Е. А., Новикова В. М., Бескаравайная М. А. Морфобиологические особенности семян клематиса	102
Яковлева Л. В. Оценка экологической и генотипической изменчивости приростов кедров	111
Рефераты	119
	126

CONTENTS

Introduction	
Khokhrin A. V. Significance of dissymmetrical variability when introducing and breeding woody plants	5
Kulikov G. V. Introduced tree species new for the Crimea	6
Grigoryev A. G. Bioecological properties of pine species introduced in the Northern Crimea	22
Klimenko Z. K., Zykov K. I., Syomina S. N. Introduction and breeding of garden roses in south of the Ukrainian SSR	34
Timoshenko N. M., Syomina S. N. Rootstocks for garden roses	40
Kuznetsova V. M. Oleander collection in the Nikita Botanical Gardens	49
Beskaravainaya M. A., Shakhabazov V. G. The heterosis effect in interspecific clematis hybrids	54
Ulyanov V. V. Biological bases of vegetative propagation of Sequoiadendron giganteum	62
Galushko R. V. Development rhythms of East-Asian woody plants in the South Coast of the Crimea	71
Zakharenko G. S. Special features of pollen development in Sequoia sempervirens	78
Podgorny Yu. K. Reproductive capacity of introduced conifers	84
Shkarlet O. D. Intraspecific seed variability in Platanus orientalis and Albizia julibrissin	92
Donyushkina E. A., Novikova V. M., Beskaravainaya M. A. Morphobiological features of clematis seed	102
Yakovleva L. V. Estimation of ecological and genotypical variability of cedars increment	111
Synopses	119
	126

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета
Никитского ботанического сада

ИНТРОДУКЦИЯ, СЕЛЕКЦИЯ И БИОЛОГИЯ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Сборник научных трудов том 92

Под общей редакцией
доктора биологических наук, профессора А. В. ХОХРИНА

Редактор Н. К. Секуров.
Технический редактор В. С. Шпанэр.
Корректор Д. И. Заславская.

Сдано в набор 5.01.1984 г. Подписано в печать 23.03.1984. БЯ 06070..
Формат бумаги 60×90¹/₁₆. Бумага типографская. Гарнитура литературная.
Печать высокая. Объем 8.25 физ. п. л., 7,0 уч.-изд. л. Тираж 500 экз.
Заказ 127. Цена 65 коп.

334267, Ялта, Крымская обл. Никитский ботанический сад.
Редакционно-издательская группа. Тел. 33-55-22.

Типография Кишиневского сельскохозяйственного института им. М. В. Фрунзе.
Кишинев, ул. Мицуриня, 8.