

ВСЕСОЮЗНАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
ИМЕНИ В. И. ЛЕНИНА

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

Труды, т. LV

БИОЛОГИЯ РОСТА, РАЗВИТИЯ И УСТОЙЧИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

ВСЕСОЮЗНАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
имени В. И. ЛЕНИНА

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

Труды, т. LV

БИОЛОГИЯ РОСТА,
РАЗВИТИЯ И УСТОЙЧИВОСТЬ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

В. Ф. Кольцов, А. М. Кормилицын (зам. председателя), М. А. Кочкин (председатель), И. З. Лившиц, Ю. А. Лукс, Е. Ф. Молчанов, А. А. Рихтер, Н. И. Рубцов, И. Н. Рябов, С. Н. Солодовникова

THE GROWTH, DEVELOPMENT,
AND RESISTANCE BIOLOGY
OF ORNAMENTAL WOOD PLANTS

EDITORIAL BOARD:

V. F. Koltsov, A. M. Kormilitsin (Deputy Chief),
 M. A. Kochkin (Chief), I. Z. Livshits, Y. A. Lukss,
 E. F. Molchanov, A. A. Rikhter, N. I. Rubtsov,
 I. N. Ryabov, S. N. Solodownikova

М. А. БЕСКАРАВАЙНАЯ,

Г. Д. ЯРОСЛАВЦЕВ,

— кандидаты сельскохозяйственных наук

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ, ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ НА ЮЖНЫЙ БЕРЕГ КРЫМА

Обычно интродукционное испытание древесных растений растягивается на многие десятилетия. Такие сроки не соответствуют темпу современной жизни, в связи с чем идет поиск новых методов исследований, позволяющих в короткое время дать достаточно точное объективное предварительное заключение о перспективности в данных условиях того или иного вида растений. Разработка упомянутых методов применительно к декоративным древесным растениям начата в Никитском ботаническом саду еще в 1957 году (Кормилицын, Марченко, 1960). Она продолжается и ныне под руководством кандидата сельскохозяйственных наук А. М. Кормилицына.

Впервые в практике Никитского сада (Южный берег Крыма) нами проведено комплексное изучение особенностей надземной части и корневой системы интродуцентов. Такие углубленные сведения важны не только для решения вопроса о сокращении сроков интродукционных исследований, но и для практики озеленения, поскольку в имеющейся литературе они, как правило, отсутствуют.

Исследования проведены на специальном опытном участке, почвы которого коричневые карбонатные, среднещебенчатые, легкоглинистые*. Почвообразующие породы — буровато-серые продукты выветривания известняков и глинистых сланцев. На участке был поднят плантаж. Верхний гумусовый плантажированный слой (0—70 см) серый, глыбистый, рыхлый, щебень известняка, а глубже 70 см — буровато-серый, легкоглинистый, комковато-глыбистый, плотный. Почвы на участке среднещебенчатые с заметным накоплением «скелета» на поверхности (табл. 1).

В слое 0—50 см почва слабощелочная, а глубже — среднещелочная. На одном гектаре содержится валового азота — 8,4, фосфора — 12,3, калия — 175 т/га.

Схема посадки исследуемых растений 1×1 м. Посадочный материал был однородным как по происхождению, так и по возрасту. Многие из изученных видов и разновидностей были новыми для сада или ранее выпавшими и вводимыми повторно. На всей площади участка поддерживались одинаковые экологические условия. Хотя в годы экспериментальных работ было сравнительно прохладно и дождливо (табл. 2),

* Исследование почв опытного участка проведено совместно со старшим научным сотрудником Сада, кандидатом биологических наук В. Ф. Ивановым.

Таблица 1

Данные анализа почв опытного участка

| Глубина взятия образца, см | Сумма скелета, % | Гигроскопическая вода, % | рН водной вытяжки | СО ₂ карбонатов, % | СаСО ₃ , % | Валовое содержание, % | | |
|----------------------------|------------------|--------------------------|-------------------|-------------------------------|-----------------------|-----------------------|-----|-----|
| | | | | | | N | P | K |
| 0—10 | 43 | 2,1 | 7,5 | 4,2 | 10,6 | 0,1 | 0,2 | 1,6 |
| 20—30 | 28 | 2,1 | 7,9 | 5,6 | 11,7 | 0,1 | 0,1 | 1,7 |
| 40—50 | 28 | 2,1 | 7,9 | 6,2 | 14,0 | 0,1 | 0,1 | 1,8 |
| 70—80 | 29 | 2,1 | 8,0 | 4,9 | 11,1 | 0,1 | 0,1 | 1,9 |
| 90—100 | 24 | 2,2 | 8,1 | 5,7 | 13,0 | — | — | 1,7 |
| 130—140 | 31 | 2,6 | 8,1 | 6,1 | 13,9 | — | — | 1,8 |

опытный участок в течение лета (с июня по сентябрь) поливали от трех до пяти раз.

За опытными растениями вели фенологические наблюдения, измеряли их высоту, диаметр кроны, а также проводили полевые наблюдения и специальные эколого-физиологические исследования по изучению засухоустойчивости и морозостойкости, отмечали повреждаемость вредителями и болезнями в соответствии с методикой интродукционного испытания, принятой в отделе дендрологии и декоративного садоводства Никитского сада.

Таблица 2

Колебания среднемесячных метеорологических показателей в 1967—1969 гг. (по данным метеостанции Никитский сад)

| Месяцы | Температура воздуха, °С | | | Осадки, мм | Влажность почвы на глубине 50 см, % | Температура почвы на глубине 40 см, °С |
|----------|-------------------------|--------------|--------------|------------|-------------------------------------|--|
| | средняя | максимальная | минимальная | | | |
| Январь | 1,5—3,3 | 11,2—13,3 | -10,1—(-6,2) | 28,8—166,2 | 28,3—28,6 | 5,2—5,9 |
| Февраль | 1,6—3,8 | 10,0—16,7 | -7,7—(-2,7) | 57,7—73,9 | 28,2—30,9 | 3,9—5,6 |
| Март | 3,8—5,8 | 12,7—16,7 | -4,5—(-0,1) | 38,6—71,2 | 27,6—28,6 | 5,6—6,6 |
| Апрель | 8,6—12,0 | 19,8—22,0 | 0,3—3,1 | 0,4—122,8 | 27,7—28,9 | 8,8—11,9 |
| Май | 14,9—19,3 | 23,9—28,0 | 8,1—11,6 | 2,8—36,8 | 25,8—28,5 | 14,7—19,0 |
| Июнь | 18,7—20,1 | 28,2—31,1 | 9,5—13,5 | 14,2—101,2 | 23,7—29,2 | 19,1—22,1 |
| Июль | 20,7—23,4 | 27,6—34,3 | 12,6—14,8 | 12,8—85,5 | 22,6—23,3 | 22,5—23,7 |
| Август | 21,6—23,3 | 29,3—32,2 | 14,6—17,1 | 4,9—28,9 | 19,9—22,2 | 22,5—24,6 |
| Сентябрь | 18,6—18,8 | 29,0—29,2 | 9,1—13,2 | 19,4—352,6 | 19,3—28,5 | 20,4—22,7 |
| Октябрь | 12,1—15,2 | 20,3—23,4 | 2,6—9,0 | 18,5—26,9 | 19,3—29,2 | 15,6—17,4 |
| Ноябрь | 9,6—10,5 | 19,9—22,0 | -0,6—(+4,7) | 25,9—70,3 | 19,3—29,5 | 11,7—13,3 |
| Декабрь | 5,1—5,9 | 14,9—16,6 | -6,8—(-3,7) | 80,9—117,2 | 25,4—27,0 | 7,6—7,8 |

Примечание: В январе 1969 г. влажность почвы не определяли, так как почва промерзла до глубины 20 см.

Следует указать, что данные о высоте растений и проекции их крон приводятся только средние. Сведения о засухоустойчивости опущены, поскольку почти все изученные растения являются ксеромезофитами различной степени ксерофитизации и на Южном берегу Крыма нуждаются в поливе (Бескаравайная, 1971). При отсутствии полива большинство из них в различной степени страдает от засухи и теряет декоративность. Морозоустойчивость определяли путем промораживания однолетних побегов в холодильной камере (Бескаравайная, Банная, 1969). Данные о фенологии сведены в таблицу 3.

Таблица 3

Фенологические данные о растениях, произрастающих на опытном участке

| Название растения | Годы исследований | Облиствление | | Конец роста побегов | Осенняя окраска листьев | | | Листопад | | | Цветение | | Созревание плодов | Продолжительность периода, дни вегетации | |
|--------------------------------|-------------------|--------------|-------|---------------------|-------------------------|---------------|-------|----------|----------|-------|----------|----------|-------------------|--|-----|
| | | начало | конец | | начало | запестреление | конец | начало | массовый | конец | начало | массовое | | | |
| Acer cissifolium | 1968 | 17/4 | 26/4 | 5/8 | 1/10 | 4/11 | 4/11 | 25/11 | — | — | — | — | — | 110 | 171 |
| | 1969 | 8/5 | 14/5 | — | — | 4/11 | 4/11 | 25/11 | — | — | — | — | — | 110 | 171 |
| Acer tetramerum | 1968 | 25/3 | 12/4 | 16/7 | — | 4/11 | 4/11 | 11/11 | 2/12 | — | — | — | — | 116 | 179 |
| | 1969 | 4/4 | 15/5 | 15/7 | — | 23/10 | 23/10 | — | 30/10 | — | — | — | — | 102 | 179 |
| Callicarpa bodinieri | 1968 | 2/4 | 8/5 | — | — | 4/11 | 4/11 | 28/11 | — | — | — | — | — | 153 | 216 |
| | 1969 | 4/4 | 4/5 | 2/9 | — | 3/11 | 3/11 | — | 17/11 | — | — | — | — | 153 | 204 |
| Callicarpa dichotoma | 1968 | 2/4 | 16/4 | 4/8 | — | 4/11 | 4/11 | — | — | — | — | — | — | 83 | 165 |
| | 1969 | 8/5 | 14/5 | 30/7 | — | 20/10 | 20/10 | — | 17/11 | — | — | — | — | 83 | 165 |
| Catalpa duclouxii | 1968 | 12/4 | 26/4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 74 | — |
| | 1969 | 8/5 | 20/5 | 2/7 | — | 29/11 | 29/11 | — | — | — | — | — | — | 74 | — |
| Catalpa fargesii | 1968 | 18/4 | 30/4 | 16/7 | — | 4/11 | 4/11 | — | — | — | — | — | — | 88 | 197 |
| | 1969 | 14/5 | 20/5 | 10/8 | — | — | — | 10/11 | 25/11 | — | — | — | — | 88 | 175 |
| Cornus paucinervis | 1968 | 25/3 | 23/4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 87 | 240 |
| | 1969 | 4/4 | 8/5 | 1/7 | — | 29/11 | 29/11 | — | 20/11 | — | — | — | — | 87 | 220 |
| Exochorda giraldii v. Wilsonii | 1968 | 2/4 | 12/4 | 6/7 | — | 3/11 | 3/11 | — | — | — | — | — | — | 95 | 210 |
| | 1969 | 2/4 | 16/4 | 8/7 | — | 30/10 | 30/10 | — | 29/11 | — | — | — | — | 97 | 229 |
| Juglans hindsii | 1968 | 17/4 | 5/5 | 2/8 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 107 | — |
| | 1969 | 8/5 | 20/5 | 30/7 | — | 22/10 | 22/10 | — | 4/11 | — | — | — | — | 107 | — |
| Lonicera altmanii | 1968 | 8/4 | 12/4 | — | — | 20/11 | 20/11 | — | — | — | — | — | — | 83 | — |
| | 1969 | 16/4 | 14/5 | 15/7 | — | 30/10 | 30/10 | — | 19/11 | — | — | — | — | 90 | — |

| Название растений | Годы исследования | Облавление | | Концы побегов | Осенняя окраска листьев | | | Листопад | | Цветение | | Созревание плодов | Продолжительность периода, дни | |
|---|-------------------|------------|-------|-------------------------------|-------------------------|-------|--------|----------|--------|----------|-------|-------------------|--------------------------------|-----|
| | | начало | конец | | начало | конец | начало | конец | начало | конец | роста | | вегетации | |
| <i>Lonicera floribunda</i> | 1968 | 16/4 | 16/4 | — | — | — | — | 20/11 | 29/11 | 8/5 | 11/5 | 16/5 | — | 87 |
| | 1969 | 16/4 | 14/5 | 25/10 | 4/11 | 30/10 | 13/11 | 30/10 | 13/11 | 14/5 | 20/5 | — | 10/8 | 192 |
| <i>Lonicera ramosissima</i> | 1968 | 2/4 | 12/4 | 1/11 | 4/11 | — | — | 13/11 | 22/11 | 23/4 | 30/4 | 8/5 | 2/9 | 212 |
| | 1969 | 4/4 | 21/4 | 30/10 | — | — | — | — | 17/11 | 14/5 | — | — | 21/7 | 210 |
| <i>Lonicera ruprechtiana</i> | 1968 | 12/3 | 8/4 | 28/10 | — | — | — | 4/11 | — | 23/4 | 26/4 | 5/5 | — | 230 |
| | 1969 | 21/3 | 4/4 | 25/10 | — | — | — | — | 14/11 | — | 8/5 | 20/5 | — | 223 |
| <i>Lonicera japonica</i> var. <i>Halliana</i> | 1968 | 25/3 | 26/4 | — | — | — | — | 4/11 | — | 26/5 | 3/6 | 13/6 | — | — |
| | 1969 | — | 20/5 | — | — | — | — | 3/11 | — | 10/5 | 12/5 | 1/7 | — | — |
| <i>Lonicera xylosteum</i> | 1968 | 2/4 | 12/4 | — | — | 29/10 | — | 4/11 | — | 23/4 | — | 20/5 | — | 208 |
| | 1969 | 21/3 | 14/5 | 15/10 | — | 24/10 | — | 3/11 | 10/11 | 8/5 | 14/5 | — | 30/7 | 109 |
| <i>Malus hupehensis</i> | 1968 | — | 12/4 | 24/10 | — | 24/11 | — | — | — | Цвела | — | — | — | 209 |
| | 1969 | 4/4 | 8/5 | Листья сухие, коричневые | — | — | — | 1/11 | — | — | — | — | — | — |
| <i>Phlomis fruticosa</i> | 1968 | 19/3 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | 1969 | 8/5 | 20/5 | Листья скручиваются и опадают | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Rhamnus dahurica</i> | 1968 | 19/4 | 5/5 | — | — | 25/10 | — | 2/11 | — | — | — | — | — | — |
| | 1969 | 8/5 | 14/5 | — | — | — | — | 6/7 | 10/11 | — | — | — | — | — |
| <i>Rhamnus dolichophylla</i> | 1968 | 8/4 | 19/4 | 10/10 | — | 30/10 | — | 30/10 | 3/11 | — | — | — | — | 62 |
| | 1969 | 4/4 | 14/5 | — | — | — | — | 10/7 | 11/11 | — | — | — | до 1/10 | 60 |
| <i>Rhamnus ussuriensis</i> | 1968 | 12/4 | 30/4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | 1969 | 8/5 | 14/5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Ribes odoratum</i> | 1968 | 19/3 | 12/4 | 14/10 | — | 22/10 | — | 14/11 | — | 12/4 | 14/6 | 26/6 | — | 229 |
| | 1969 | 2/4 | 16/4 | 8/9 | — | — | — | 8/9 | — | 16/4 | 4/6 | 12/6 | — | 206 |

ДЕРЕН МАЛОЖИЛКОВЫЙ — *Cornus paucinervis* Hance.

Родина: Центральный Китай.

Кустарник влажного субтропического климата высотой до 3 м. Побеги красновато-коричневые, четырехгранные. Листья продолговато-эллиптические, сверху темно-зеленые, снизу светлые. Цветки собраны в щитковидные соцветия на ножке. Плод — костянка.

Семена получены из Канады и посеяны 29 мая 1964 г. В апреле 1966 г. на опытном участке было высажено пять сеянцев, из которых к осени сохранилось только два.

В возрасте шести лет достиг высоты 0,6 м, проекция кроны 1,4×1,2 м. Цветет и плодоносит с четырех лет. Морозоустойчив. Однолетние побеги промораживание в холодильной камере при температуре -17° переносят без повреждений.

Корневая система поверхностная, раскидистая, хорошо разветвленная (рис. 1а). Вся она размещается в верхнем слое почвы глубиной 25—30 см. Корни относительно толстые, темно-бурые, с красноватым оттенком. По всей длине скелетных корней и особенно в зоне корневой шейки много ответвлений тонких сосущих корешков.

Весьма декоративный полувечнозеленый кустарник с красивыми темно-зелеными листьями, остающимися на растении почти всю зиму.

Рекомендуется для озеленения главным образом во влажных субтропических районах СССР. В Крыму, как правило, нуждается в поливе.

ЖЕСТЕР ДАУРСКИЙ Ф. ЯПОНСКАЯ — *Rhamnus dahurica* Pall. var. *nipponica* Mak.

Родина: Япония, Корея.

Дерево высотой до 10 м. Листья продолговато-овальные, плотные, сверху ярко-зеленые, снизу серо-зеленые. Цветки собраны в пучки. Плоды округлые.

Семена получены из Японии и посеяны 8 июня 1964 г. На опытный участок в апреле 1966 г. высажено семь сеянцев. Здесь в возрасте шести лет имел высоту 0,9 м, проекция кроны 0,6×0,8 м. Зацвел в пятилетнем возрасте. Морозоустойчив.

Корневая система мочковатая, компактная, состоящая из ряда скелетных корней, с плотно размещенными тонкими сосущими корешками (рис. 2в). Последних особенно много в зоне корневой шейки и на концах ответвлений. Корни тонкие, серовато-темно-бурые.

Рекомендуется для озеленения улиц, а также в садах, парках и скверах степного Крыма (при поливе).

ЖЕСТЕР ДЛИННОЛИСТНЫЙ — *Rhamnus dolichophylla* Gontsch.

Родина: Средняя Азия — Центральный Памиро-Алай.

Дерево высотой до 6,5 м. Ветви темные. Листья удлинено-эллиптические, сверху желтовато-зеленые, снизу серовато-зеленые. Цветки собраны по 10—30 в пучки. Плоды округлые, черные или коричневые.

Семена получены из Душанбинского ботанического сада, высеваны 29 мая 1962 г. На опытный участок в апреле 1966 г. высажено 5 сеянцев. Пересадку переносят плохо. Растет медленно. В восьмилетнем возрасте достиг высоты 0,8 м, проекция кроны 0,6×0,5 м. Не цвел. При полевой оценке повреждений от мороза не отмечалось.

Корневая система мочковатая, очень маленькая (рис. 3а). Корни тонкие, темно-бурые. Скелетные корни немногочисленны. Они почти сразу уходят вглубь до 70 см, часто ветвятся и несут много тонких сосущих корешков.

Не декоративен и для озеленения интереса не представляет.

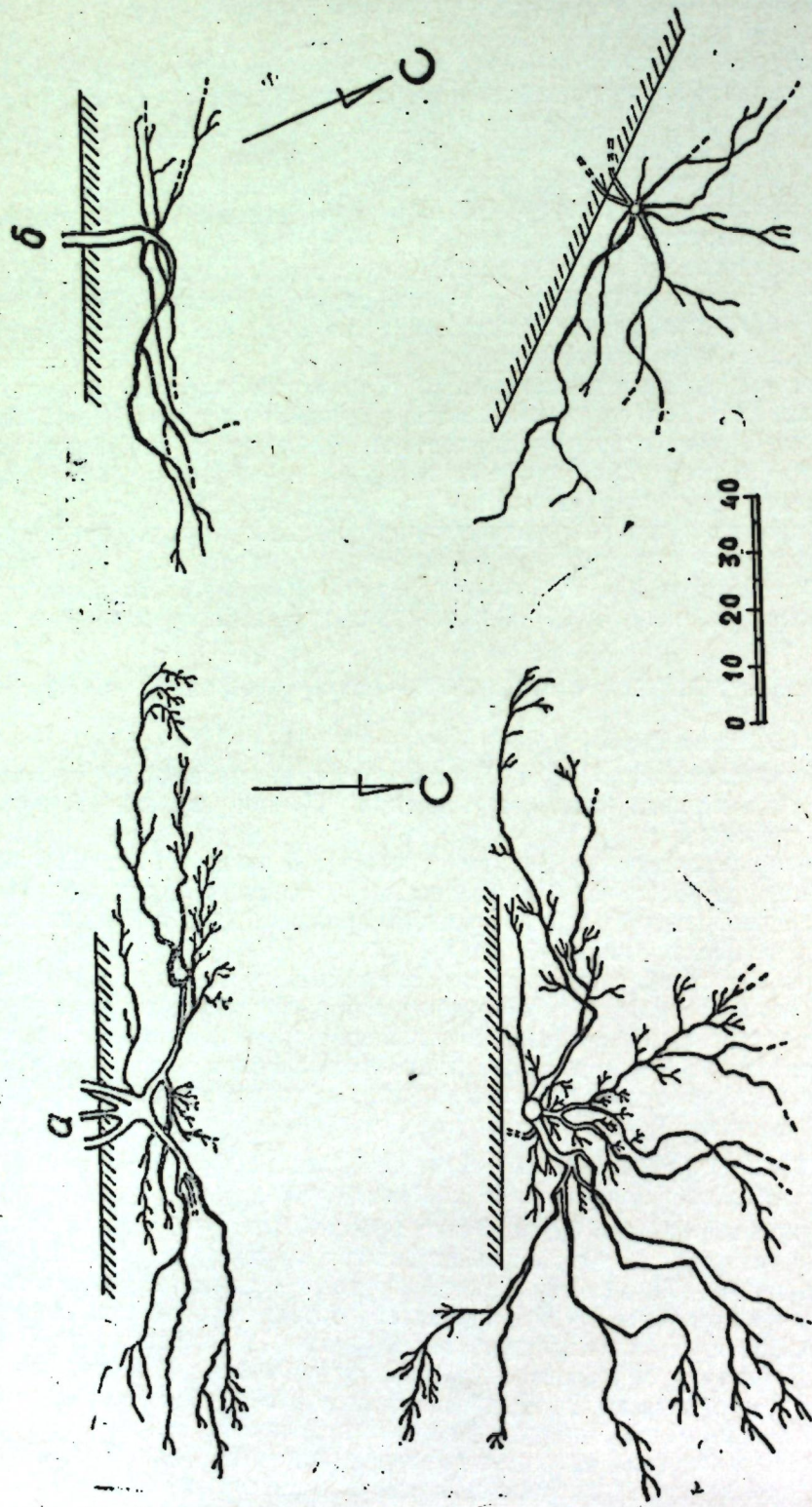


Рис. 1. Строение корневой системы дерна маложилового (а) и экзоррды Вильсона (б).

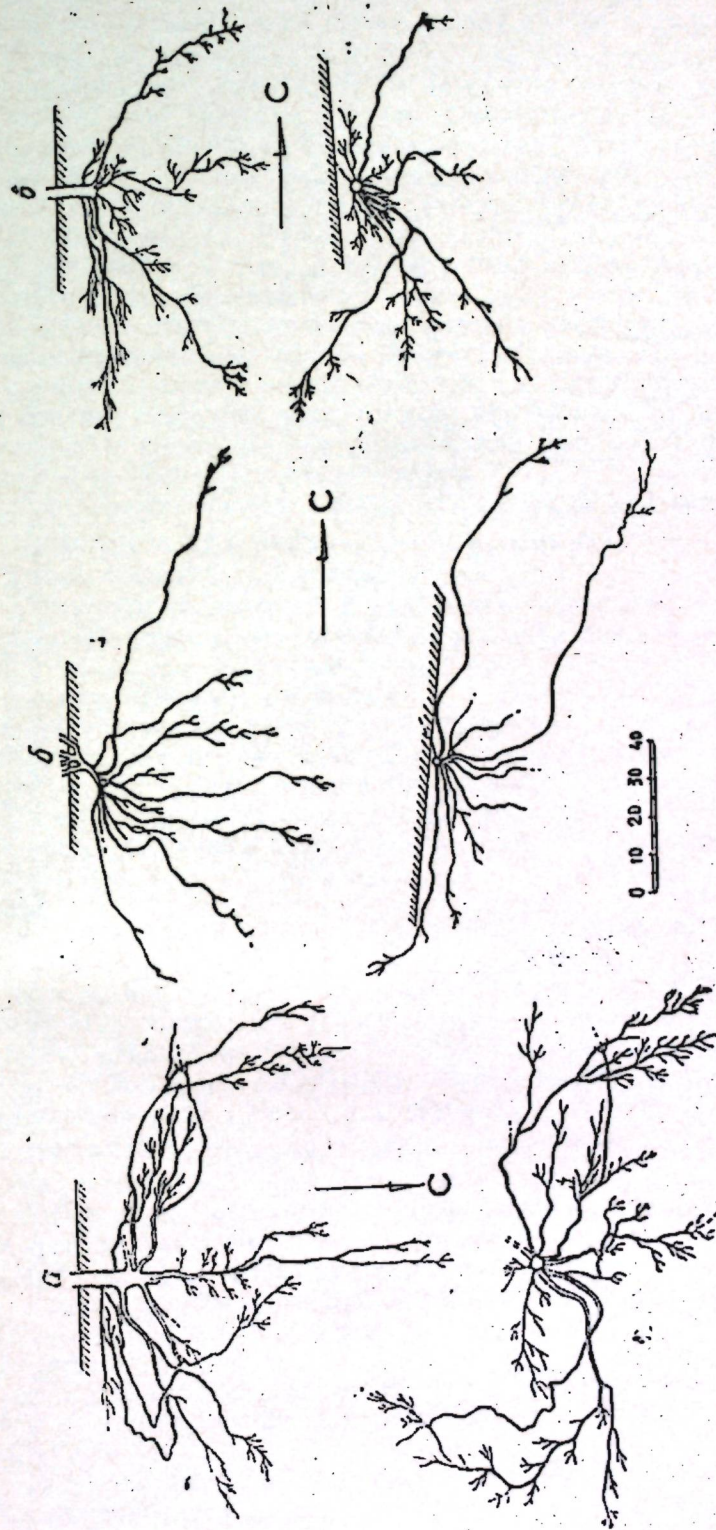


Рис. 2. Строение корневой системы яблони хубейской (а), зопника кустарникового (б) и жостера даурского, ф. японская (с).

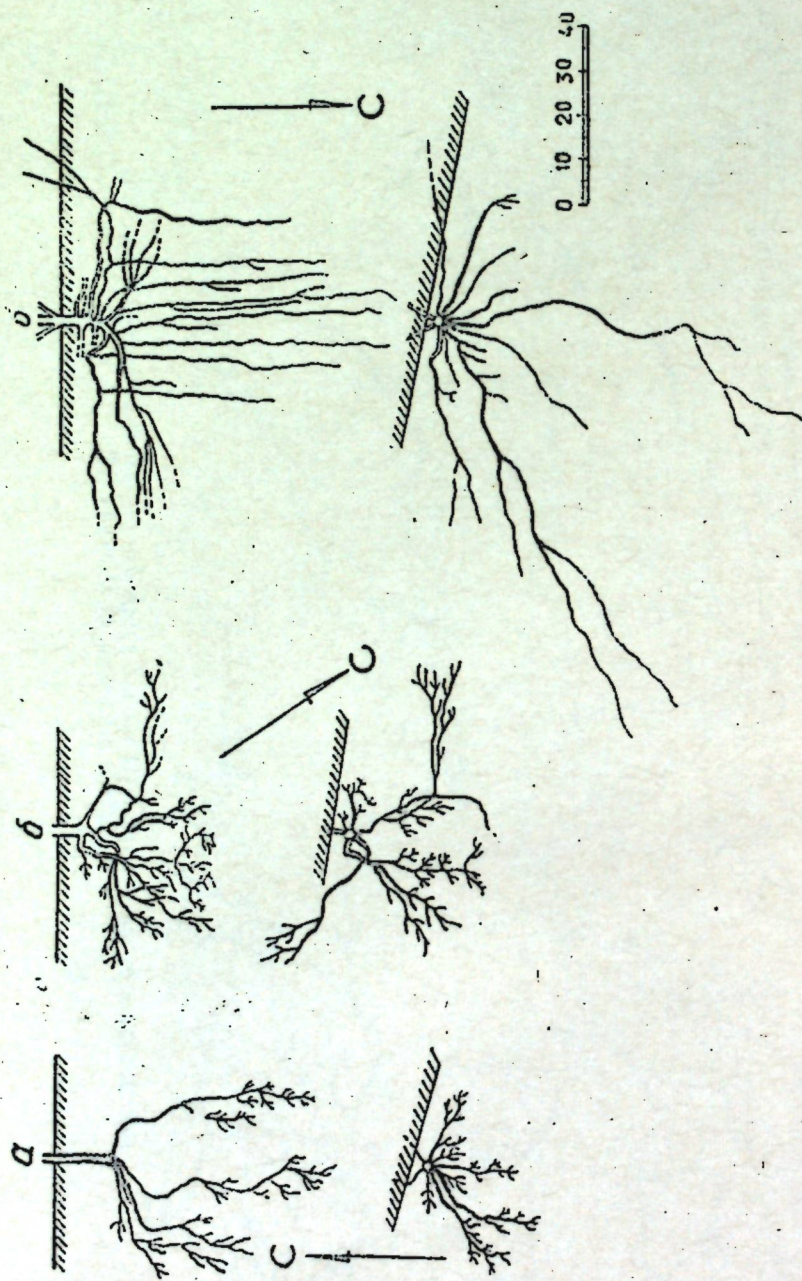


Рис. 3. Строение корневой системы жостера длиннолистного (а), жостера уссурийского (б) и смородины душистой (в).

ЖЕСТЕР УССУРИЙСКИЙ — *Rhamnus ussuriensis* I. Vass.

Родина: советский Дальний Восток, северо-восточный Китай, Северная Корея.

Кустарник высотой до 5 м. Побеги светло-коричневые. Листья плотные, сверху темно-зеленые, снизу сероватые. Мелкие цветки собраны в пучки. Плоды округлые, черные, блестящие, по 10—20 вместе.

Семена получены из ботанического сада Владивостока и посеяны 30 мая 1964 г. На опытный участок в апреле 1966 г. высажено десять сеянцев, из которых сохранилось восемь. Плохо переносит пересадку.

Растет медленно. В шесть лет достигал высоты 0,5 м, проекция кроны 0,8×0,5 м. Зацвел в возрасте пяти лет, но плодов не завязал. Морозоустойчив. Нуждается в поливе.

Корневая система мочковатая, весьма компактная (рис. 3б). Все корни размещаются в верхнем 40-сантиметровом слое почвы и не уходят от шейки корня дальше чем на 40 см. Скелетные корни черно-бурые, средней толщины. Они быстро истончаются, часто меняют направление и несут на себе значительное количество тонких сосущих корешков (особенно в местах изгибов).

Для Южного берега Крыма декоративной ценности не имеет.

ЖИМОЛОСТЬ АЛЬТМАННА — *Lonicera altmannii* Rgl.

Родина: Средняя Азия, Джунгаро-Кашгария.

Кустарник высотой до 2 м. Листья эллиптические, верхушка их заостренная, сверху синевато-зеленые, снизу светлее. Кремовые цветки парные. Ягоды оранжево-красные, яркие.

Семена получены из Бухареста и посеяны 16 апреля 1964 г. На опытный участок в апреле 1966 г. пересажено восемь сеянцев.

В шесть лет имела высоту 1 м, проекция кроны 1,0×0,8 м. Лучше растет при поливе. В возрасте четырех лет зацвела и завязала плоды. Осенью листья принимают лимонную окраску. Морозоустойчива. При промораживании однолетних побегов в холодильной камере при температуре -17° в отдельные годы незначительно повреждались почки.

Корневая система компактная (рис. 4а). Состоит из ряда скелетных корней, уходящих от шейки корня в стороны и в глубину на расстоянии до 80 см. Корни средней толщины, серые. Они причудливо многократно изгибаются (особенно в зоне корневой шейки) и разветвляются, образуя значительное количество сосущих окончаний.

Для озеленения на Южном берегу Крыма особого интереса не представляет, хотя в плодах декоративна.

ЖИМОЛОСТЬ МНОГОЦВЕТКОВАЯ — *Lonicera floribunda* Boiss. et Buhse.

Родина: Копет-Даг, Кавказ, Иран.

Листопадный кустарник с темной корой. Листья небольшие, овальные, сверху ярко-зеленые, снизу светлее. Розовые цветки парные, со слабым ароматом. Ягоды красные.

Семена получены из Душанбинского ботанического сада и посеяны 22 мая 1964 г. На опытный участок в апреле 1966 г. высажено девять сеянцев.

В шесть лет достигла высоты 1,3 м, проекция кроны 1,0×0,8 м. Зацвела с четырехлетнего возраста. Морозоустойчива, как и предыдущий вид.

Корневая система (рис. 4б) типично мочковатая, с очень плотно расположенными многочисленными корнями. На небольшом расстоянии от их основания возникают корневые отпрыски, от которых вниз отходят вновь образующиеся придаточные корни. Между стволками вокруг них задерживается опад, образуя холмик гумуса. В нем воз-

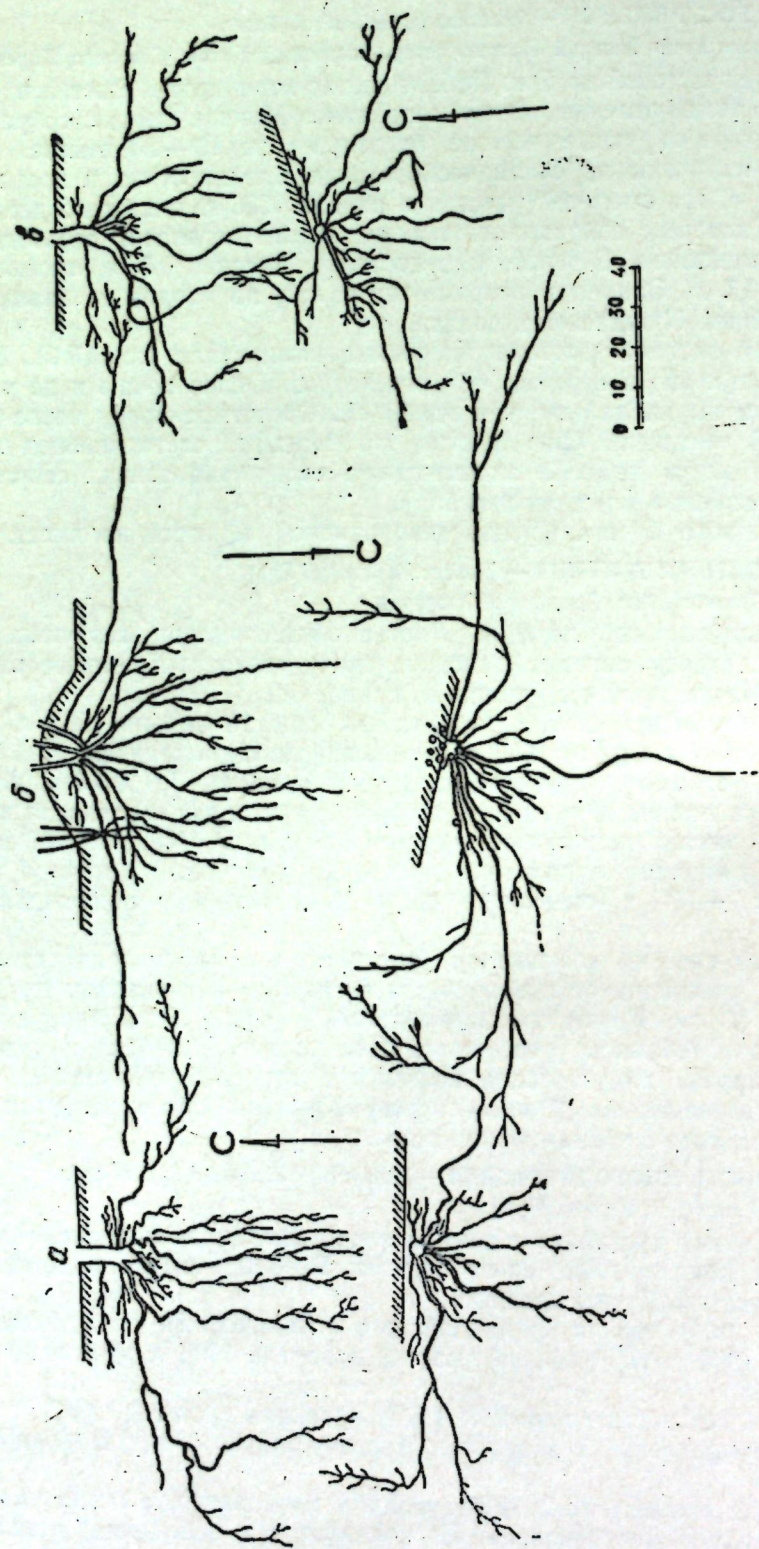


Рис. 4. Строение корневой системы жимолости Альмана (а), жимолости многоцветковой (б) и жимолости разветвленной (в).

никают новые корни с корневыми отпрысками. Таким образом, размеры куста постоянно увеличиваются. Корни серые, по толщине четко разделяются на две группы: средние (диаметром 6—10 мм) и тонкие (диаметром 2—4 мм).

Декоративна в цветках и плодах. Представляет интерес для озеленения, главным образом в степном Крыму, в одиночных и групповых посадках.

ЖИМОЛОСТЬ ОБЫКНОВЕННАЯ — *Lonicera xylostium* L.

Родина: север и северо-запад Европейской части СССР, Бессарабия, Польша, северная часть ГДР и ФРГ, Дания, Англия, Швеция, Норвегия, Финляндия.

Листопадный кустарник высотой до 3 м. Однолетние побеги серовато-бурые. Листья овальные, сверху темно- или серо-зеленые, снизу светлее и более опушенные. Цветки парные, бледно-желтые. Ягоды темно-красные.

Семена получены из ботанического сада университета Кабардино-Балкарии (Нальчик) и посеяны 14 мая 1964 г. На опытный участок сеянцы высажены в апреле 1966 г. в количестве 10 экземпляров. Здесь в возрасте шести лет имела высоту 1,2 м, проекция кроны 0,9×0,9 м. Четырехлетние растения зацвели. Морозоустойчива. Однолетние побеги после промораживания их в холодильной камере при температуре -17° не повреждались.

Корневая система поверхностная, компактная (рис. 5 в). От корневой шейки на расстояние до 80 см отходит ряд скелетных корней. Они темно-бурые, сероватые, средней толщины, многократно ветвящиеся и несущие на себе множество тонких сосущих корешков.

Особого интереса для Южного берега Крыма не представляет. Хорошо растет и устойчива в более северных районах СССР.

ЖИМОЛОСТЬ РАЗВЕТВЛЕННАЯ — *Lonicera ramosissima* Franch et Sav.

Семена получены из Ленинграда и посеяны 5 апреля 1964 г. На опытный участок в апреле 1966 г. высажено семь сеянцев.

Растет хорошо. В возрасте шести лет достигла высоты 1,4 м, проекция кроны 1,2×0,9 м. Цветет с четырех лет. Плоды вишневого цвета, с коричневым оттенком. Морозоустойчива, как и предыдущие виды жимолости.

Корневая система компактная, имеет ряд скелетных корней, уходящих в стороны от шейки корня на расстоянии до 60 см и в глубину до 70 см (рис. 4 в). В зоне корневой шейки много тонких корней с множеством сосущих окончаний. Корни средней толщины, серо-бурые.

Для Южного берега Крыма интереса не представляет.

ЖИМОЛОСТЬ РУПРЕХТА — *Lonicera ruprechtiana* Rgl.

Родина: советский Дальний Восток, Япония, Северо-восточный Китай, Корея.

Листопадный кустарник высотой до 4 м, с раскидистыми ветвями. Листья ланцетные, сверху темно-зеленые до желтовато-зеленых, снизу светлее. Цветки ароматные, парные, крупные, белые, со временем становятся бледно-желтыми. Ягоды оранжево-красные.

Семена получены из Душанбинского ботанического сада и посеяны 26 мая 1962 г. На опытный участок высажено три сеянца в апреле 1966 г. Здесь в возрасте восьми лет достигла высоты 2,3 м, проекция кроны 1,1×0,9 м. Пятилетние растения зацвели и завязали плоды. Морозоустойчива, как и описанные выше виды жимолости. В год посадки на листьях была отмечена мучнистая роса (*Microsphaera lonicerae* Wint.).

Корневая система компактная, мочковатая (рис. 5 а). Корни средней толщины, серовато-буроватые. Основной корень на глубине 20—25 см поворачивает и идет вдоль поверхности. Боковые в значительном

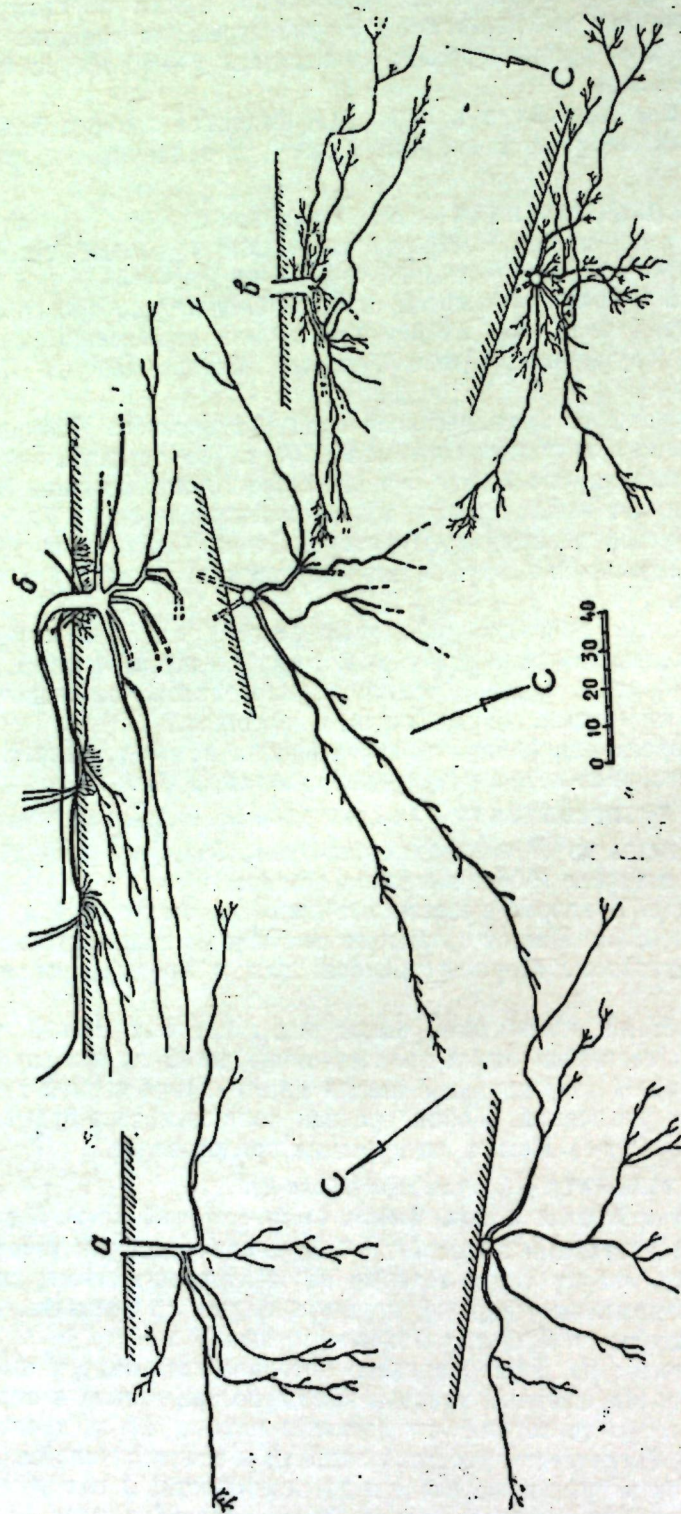


Рис. 5. Строение корневой системы жимолости Рупрехта (а), жимолости японской Галлиана (б) и жимолости обыкновенной (в).

количестве выходят из зоны корневой шейки. Они часто ветвятся, поворачивают вниз и, как правило, не удаляются ни в стороны, ни вглубь более чем на 70—80 см.

Довольно декоративна в цветках и плодах. Представляет интерес в озеленении, главным образом для степного Крыма.

ЖИМОЛОСТЬ ЯПОНСКАЯ ГАЛЛИАНА — *Lonicera japonica* Thunb. var. *halliana* Nichols.

Полувечнозеленый или вечнозеленый стелющийся кустарник. Листья удлинненно-эллиптические, темно-зеленые. Цветки парные, белые, со временем желтеющие, душистые. Растет быстро.

Семена получены из Туниса и посеяны в мае 1966 г. В апреле 1967 г. пять сеянцев пересажены на опытный участок. Растения хорошо перенесли пересадку, но в дальнейшем два из них погибло. На опытном участке росла быстро и в возрасте четырех лет занимала площадь 1,9×2,4 м. Зацвела на третий год жизни, но плодов не завязала. Среднеморозоустойчива. При промораживании однолетних побегов в холодильной камере зимой 1969 г. при температуре -17° значительно повреждались листья.

Корневая система располагается параллельно поверхности почвы на глубине до 30—40 см. Корни средней толщины, серовато-желтовато-коричневые, уходят от шейки корня на расстояние до 1,5 м. Центральный побег быстро истончается и, как и боковые побеги, стелется по земле. В местах соприкосновения с почвой на побегах образуются дополнительные корни, идущие также вдоль ее поверхности (рис. 5б). Части боковых корней, оказавшиеся в почве, образуют очень большое количество коротких, тонких сосущих корешков.

Декоративная обильноцветущая, довольно неприхотливая жимолость. Может быть рекомендована как своеобразное ампельное растение для озеленения вертикальных наклонных поверхностей, а также как почвопокровное для открытых площадей (при поливе).

ЗОПНИК КУСТАРНИКОВЫЙ — *Phlomis fruticosa* L.

Родина: Средиземноморье, Малая Азия.

Вечнозеленый полукустарник высотой до 1 м. Побеги войлочнопушенные. Листья продолговато-яйцевидные, опушенные, серовато-зеленые, снизу густо бело-опушенные, войлочные, толстые. Ярко-желтые цветки собраны по 10—20 в ложные мутовки. Плоды — трехгранные орешки. По Южному берегу Крыма распространился самосевом.

Семена получены из Португалии и посеяны 25 июля 1964 г. Три сеянца высажены на опытный участок в апреле 1966 г.

В возрасте шести лет достигал высоты 1,1 м, проекция кроны 1,9×1,4 м. Цвести и плодоносить начал с 3—4 лет. Среднеморозоустойчив. При промораживании в холодильной камере в отдельные зимы отмечена гибель однолетних побегов при температуре -17° .

Корневая система мочковатая (см. рис. 2б). Корни сравнительно тонкие, серые, с буроватым оттенком. Большое количество их отходит от корневой шейки и распространяется на расстояние до 1 м в стороны и до 80 см в глубину.

Декоративен, отличается длительным (май—июнь) и обильным цветением, а также способностью переносить засуху и соленые брызги на побережье [Лорд (Lord, 1956)].

КАТАЛЬПА ДЮКЛО — *Catalpa duclouxii* Dode

Родина: Центральный и Западный Китай.

Небольшое дерево. Листья яйцевидные, длиной до 25 см, темно-зеленые, долго сохраняются на дереве. Цветки сиреневые. Оригинальные

плодовые коробочки очень длинные — до 80 см. Семена всхожие. Хорошо растет в защищенных солнечных местах при поливе.

Семена получены из Пекинского ботанического сада в 1954 г. Сеянцы из них отличались быстрым ростом (Анисимова, 1964). Семена репродукции Никитского сада в 1962 г. были высеяны в интродукционном питомнике, а в апреле 1966 г. пять сеянцев пересажены на опытный участок. Пересадку перенесли удовлетворительно. Росли хорошо. К восьмилетнему возрасту достигли высоты 4,2 м, проекция кроны 1,4×1,2 м.

Среднеморозоустойчива. При промораживании однолетних побегов в холодильной камере зимой 1969 г. при температуре -17° отмечено повреждение древесины и гибель почек (полевая оценка обмерзаемости от 0 до 1 балла).

Корневая система крупная, мочковатая (рис. 6 а). Корни толстые, желтовато-серые, причудливо и резко извивающиеся, очень хрупкие, с небольшим числом ответвлений. Множество корней отходит от шейки корня и идет под небольшим углом вниз. Некоторые из них на глубине до 80 см разветвляются, образуя сосущие окончания. Большинство же корней идет вертикально вниз, достигая глубины более 2,3 м.

Высокодекоративная ценная порода, заслуживающая широкого распространения в субтропических районах СССР.

КАТАЛЬПА ФАРГЕЗА — *Catalpa fargesii* Bur.

Родина: Западный Китай.

Редер (Rehder, 1949) указывает, что это дерево достигает высоты 20 м.

Семена получены из Румынии и высеяны 26 апреля 1962 г. В апреле 1966 г. на опытный участок пересажено пять экземпляров. Росла медленнее, чем катальпа Дюкло. К восьмилетнему возрасту достигла высоты 2,5 м, проекция кроны 1,8×1,4 м. Среднеморозоустойчива. При промораживании однолетних побегов в холодильной камере при температурах -10° и -17° повреждались древесина и сердцевина, гибли почки (полевая оценка обмерзаемости та же, что и у предыдущего вида). В жару ее очень крупные мезоморфные листья поникают. Плодоносит с шести лет. Плодовые коробочки гораздо короче, чем у катальпы Дюкло.

Корневая система сравнительно обширная, охватывающая значительный объем почвы, главным образом в глубину (рис. 6 б). Корни хрупкие, желтовато-серые, толстые, имеют много резких поворотов, благодаря чему создается впечатление, что они как бы состоят из отдельных члеников. Ясно выраженный стержневой корень отсутствует. Отдельные боковые корни идут в стороны до 2 м, а большинство их на небольшом расстоянии от корневой шейки поворачивает и опускается вниз до 1,5 м. В зоне корневой шейки имеются и тонкие корни с многочисленными сосущими окончаниями.

При культуре на Южном берегу Крыма нуждается в поливе и защищенном местоположении.

КЛЕН ВИНОГРАДОЛИСТНЫЙ — *Acer cissifolium* (Sieb. et Zucc.) C. Koch.

Родина: Япония, о-ва Хоккайдо и Хонсю.

Дерево высотой до 10 м. Однолетние побеги оливково-зеленые. Листья тройчато-сложные, ярко-зеленые. Зеленоватые цветки собраны в кисти длиной до 10 см. Крылатки длиной до 2,5 см расходятся под острым углом («Деревья и кустарники СССР», т. IV, 1958).

Семена получены из Польши и посеяны осенью 1965 г. Весной

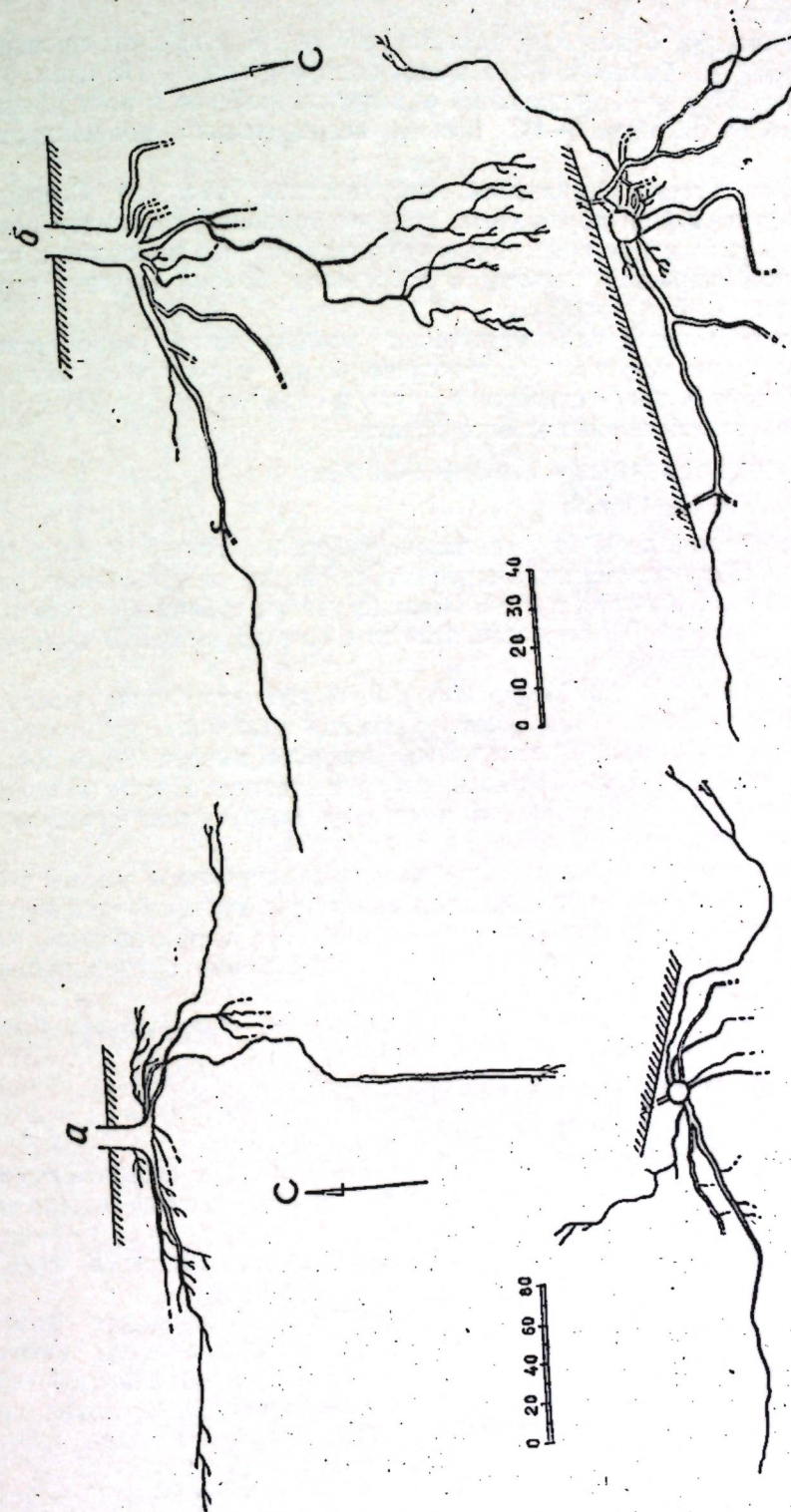


Рис. 6. Строение корневой системы катальпы Дюкло (а) и катальпы Фаргеза (б).

1967 г. четыре сеянца высажены на опытный участок, пересадку перенесли хорошо.

Растет быстро. В возрасте пяти лет достиг 1,6 м высоты, проекция кроны 0,8×0,7 м. Листья в сухое время года подсыхали. Не цвет. Морозоустойчив. При промораживании однолетних побегов в холодильной камере при температуре -17° иногда незначительно повреждались почки.

Корневая система компактная, поверхностная (рис. 7 а). Стержневого корня нет. Корни коричневые, средней толщины, образуют резко выраженные углы и многочисленные разветвления, что приводит к размещению всей корневой системы в небольшом объеме верхних горизонтов почвы.

Дерево отличается декоративностью: осенью листья приобретают оранжево-красную окраску. Заслуживает более широкого испытания по всему Крыму в виде солитеров и групп в садах и парках. Нуждается в поливе и защищенном местоположении.

КЛЕН ЧЕТЫРЕХМЕРНЫЙ — *Acer tetramerum* Pax.

Родина: Центральный Китай.

Дерево высотой до 10 м. Однолетние побеги желто-коричневые. Листья овальные, лопастно-пильчато-зубчатые, сверху ярко-зеленые, снизу более светлые, длиной до 8 см. Желтые цветки собраны в соцветия. Крылатки длиной до 3,5 см расходятся под острым углом. В культуре встречается редко.

Семена получены из Пекинского ботанического сада, посеяны 29 июня 1963 г. Весной 1966 г. четыре сеянца высадили на опытный участок. Растет хорошо. В семилетнем возрасте высота была 2,4 м, проекция кроны 1,2×1 м. Морозами не повреждался. Цветет и плодоносит с пяти лет. Осенью листья имеют малиновую или оранжевую окраску, края их ярко-бордовые.

Корневая система обширная, широко разветвленная, с массой тонких сосущих корешков, расположенных как в зоне корневой шейки, так и на более далеком расстоянии от нее (рис. 7 б). Корни средней толщины, черно-бурые, частично или на всем протяжении причудливо изгибаются. Стержневого корня нет.

Декоративен яркой осенней окраской листьев. Заслуживает более широкого испытания, чем предыдущий вид.

КРАСИВОПЛОДНИК БОДИНЬЕРА — *Callicarpa bodinieri* Levl.

Родина: Центральный и Западный Китай.

Листопадный кустарник высотой до 3 м. Листья эллиптические, длиной до 12 см, зубчатые, верхушка заостренная. Розовые цветки собраны в зонтиковидные соцветия.

Семена получены из ФРГ. Высеяны 28 марта 1961 г. В апреле 1966 г. шесть экземпляров высадили на опытном участке.

Растет медленно. В девять лет высота 1,5 м, проекция кроны 0,8×0,7 м. Морозоустойчив. При промораживании однолетних побегов в холодильной камере при температуре -17° иногда незначительно повреждались почки. Цветет и плодоносит с 6—7 лет. Плоды мелкие, шарообразные, блестящие, фиолетовые с лиловым отливом, очень красивые. Листья осенью принимают фиолетово-красную окраску.

Корневая система охватывает большой объем (рис. 8 а). Она компактная, хорошо разветвленная, достаточно густо пронизывающая почву на глубину до 1 м и в стороны до 1,2 м. Корни сравнительно толстые, светлые, серовато-желтоватые, с многочисленными тонкими от-

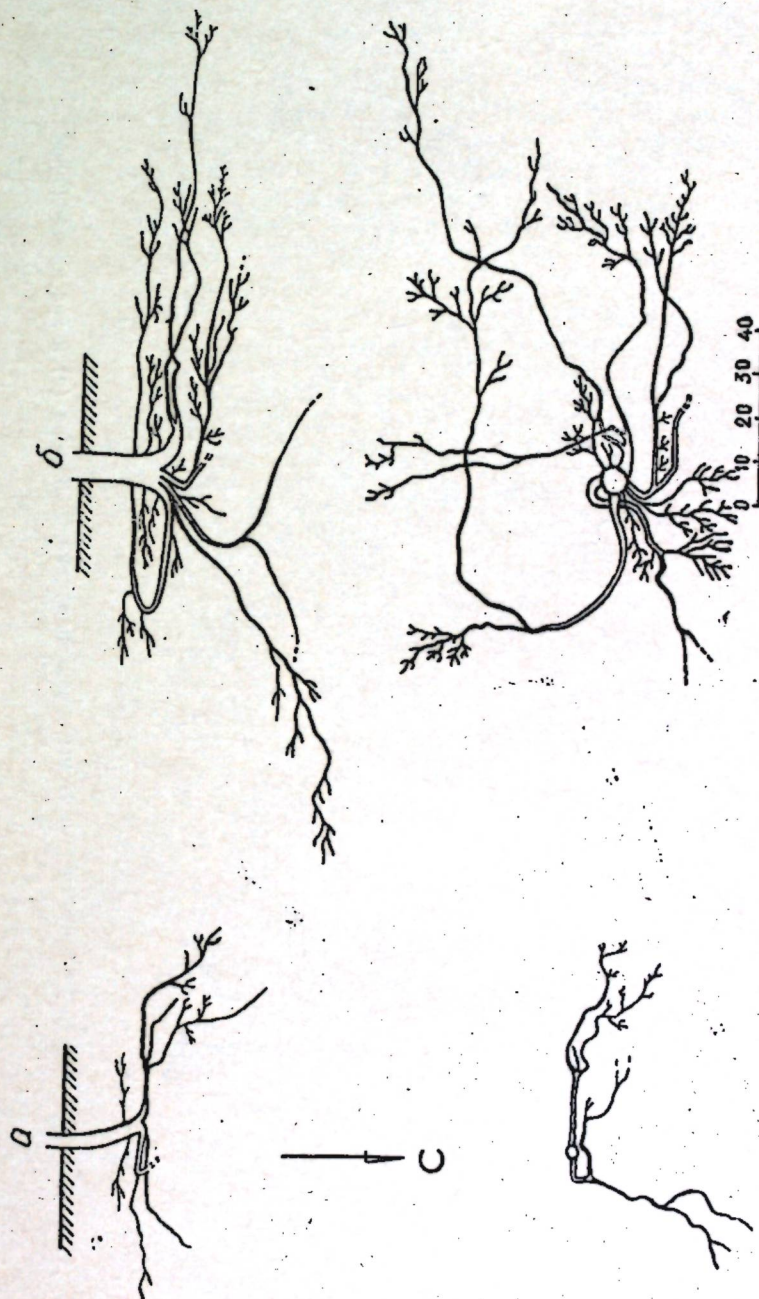


Рис. 7. Строение корневой системы клена виноградолистного (а) и клена четырехмерного (б).

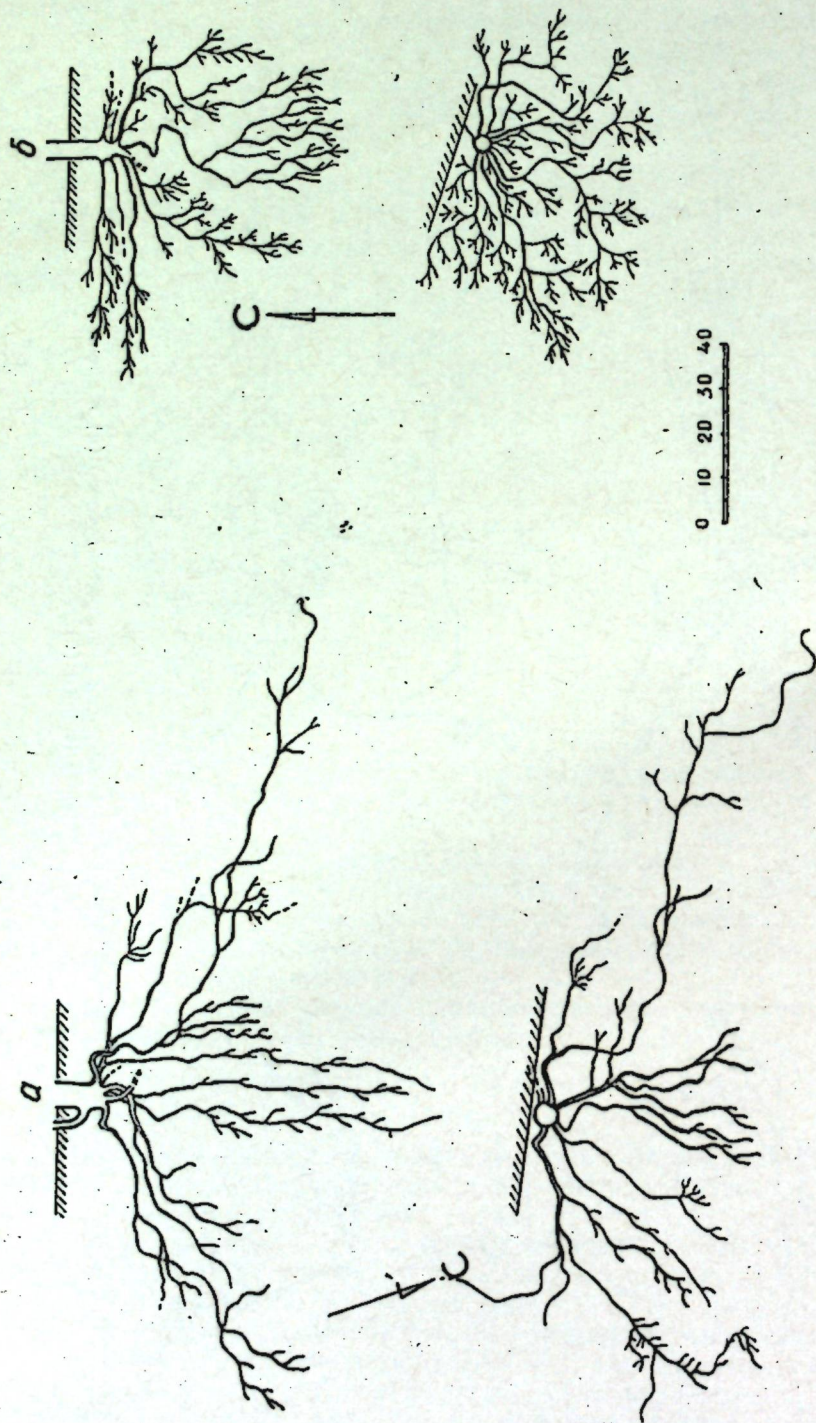


Рис. 8. Строение корневой системы красноплодника Бодиньера (а) и красноплодника двухвильчатого (б).

ветвлениями, расположенными как на концах, так и вдоль скелетных корней.

Представляет интерес для озеленения участков с известковыми почвами на Южном берегу Крыма при условии полива.

КРАСИВОПЛОДНИК ДВУХВИЛЬЧАТЫЙ — *Callicarpa dichotoma* (Lour.) C. Koch.
Родина: Восточный и Центральный Китай, Корея.

Листопадный кустарник высотой до 1,5 м. Побеги опушенные. Листья эллиптические, длиной до 8 см, верхушка заостренная, снизу светло-зеленые. Розовые цветки собраны в зонтиковидные соцветия. Плоды сиренево-фиолетовые.

В Никитском саду с 1936 г. (Анисимова, 1957).

Семена получены из США (Нью-Йорк) и высеяны 28 марта 1961 г. Пять семян высадили на опытный участок в апреле 1966 г. Растет сравнительно хорошо. В девять лет достиг высоты 1,8 м, проекция кроны 1,3×1,2 м. Как и предыдущий вид, вполне морозоустойчив. Цветет и плодоносит с 6—7 лет. Плоды мелкие, шарообразные, блестящие, ярко окрашены, что придает растению очень декоративный вид осенью. Семена всхожие. Листья осенью светло-желтого цвета.

Корневая система компактная, мочковатая (рис. 8б). Стержневого корня нет. Скелетные корни неоднократно причудливо изгибаются и дают при этом много боковых окончаний с массой мочковатых корней. Хотя корни больше чем на 50 см в стороны от шейки корня не уходят и не углубляются более чем на 80—90 см, они густо пронизывают почву тончайшими окончаниями и обеспечивают растение водой.

Весьма декоративный кустарник, заслуживающий распространения в садах и парках Южного берега Крыма.

ОРЕХ ХИНДСИ — *Juglans hindsii* Jeps.

Родина: Центральная Калифорния.

Дерево высотой до 15 м с ажурной кроной. Листья перистые, с узколанцетными листочками. Плоды шаровидные, некрупные (Ткаченко, 1960).

Пять четырехлетних растений, выращенных из семян репродукции Никитского сада, были пересажены на опытный участок в апреле 1967 г. Здесь, примерно в возрасте семи лет, они достигали высоты 1,5 м, проекция кроны 1,4×0,9 м. В семь лет впервые зацвели и завязали несколько плодов. Морозоустойчив. Однолетние побеги не повреждались при промораживании в холодильной камере при температуре -17° .

Корневая система с ясно выраженным стержневым корнем (рис. 9). По мере уплотнения стержневой корень истончается, а затем поворачивает и оканчивается группой сосущих окончаний. Два—три боковых корня располагаются вдоль поверхности почвы и удаляются на расстояние до 2 м от ствола. Остальные, более короткие, идут под разными углами вглубь. Количество боковых ответвлений на скелетных корнях сравнительно небольшое. Корни средней толщины, серовато-бурые.

Красивое дерево. Заслуживает более широкого использования в озеленении Южного берега Крыма на глубоких свежих почвах или при поливе.

СМОРОДИНА ДУШИСТАЯ — *Ribes odoratum* Wendl.

Родина: Северная Америка — от Миннесоты и южной Дакоты до Миссури и Техаса.

Кустарник высотой до 2 м. Однолетние побеги опушены. Листья обычно трехлопастные. Душистые золотисто-желтые цветки собраны

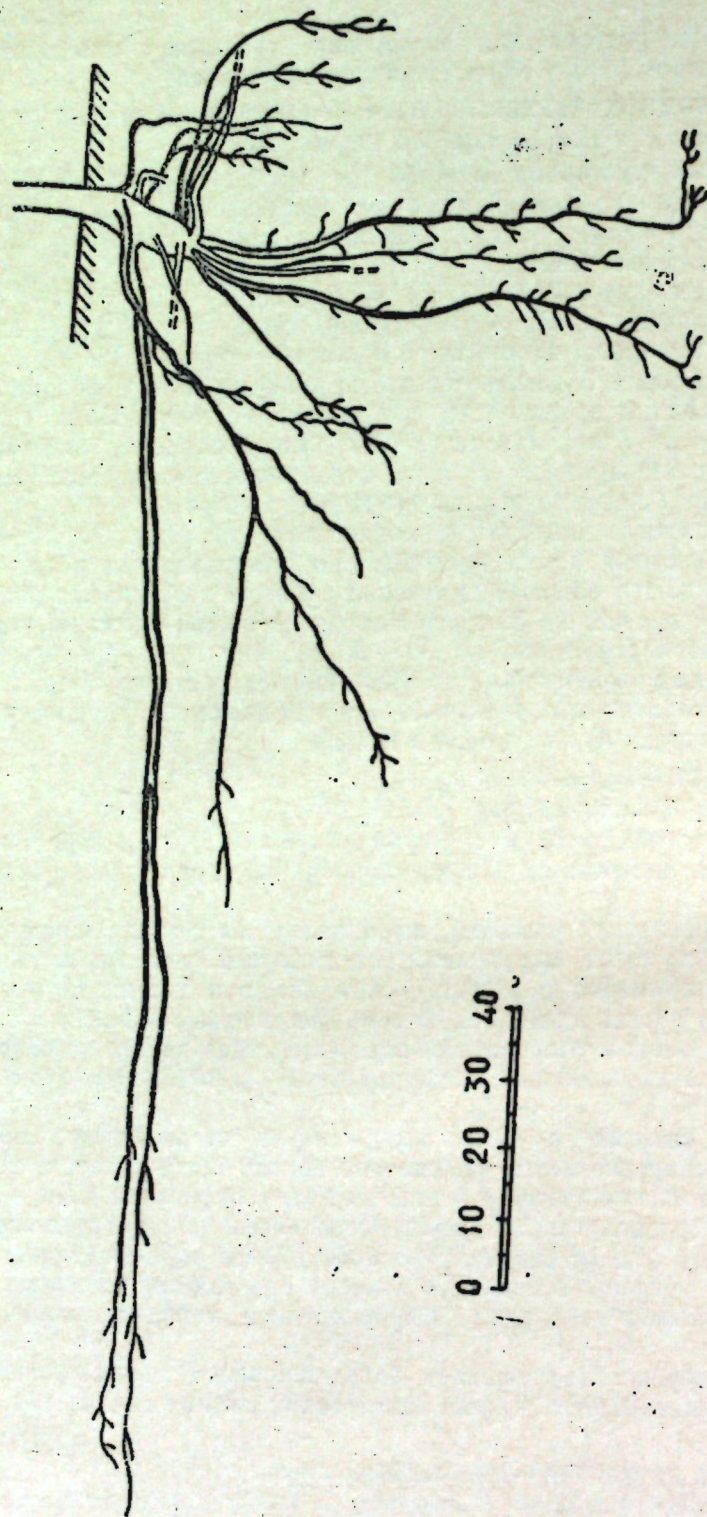


Рис. 9. Строение корневой системы ореха Хиндса.

в поникающие кисти. Ягоды черные. В СССР в культуре распространена мало.

Семена получены из Швеции и высеяны в питомнике в 1964 г. На опытный участок в апреле 1967 г. высадили пять саженцев. Растения хорошо перенесли пересадку.

Растет вполне удовлетворительно. В возрасте шести лет имела высоту 1,1 м, проекция кроны 1,0×0,8 м. Зацвела и завязала плоды на пятый год. Морозоустойчива. При промораживании в холодильной камере при температуре -17° однолетние побеги не повреждались.

Корневая система очень обширная (рис. 3в). Корни толстые, серовато-светло-коричневые. Они густо пронизывают почву на расстоянии более 1 м от центра куста и до 1 м в глубину. Скелетные корни, идущие вдоль поверхности почвы, с нижней стороны имеют много более тонких ответвлений, расположенных на глубине 10—15 см. Многие из них идут вертикально вниз. Отдельные корни образуют корневые отпрыски, в районе которых возникают новые корни следующего порядка ветвления.

Декоративна во время цветения и осенью, когда листья приобретают желтовато-красную и фиолетово-красную окраску. Заслуживает распространения в садах и парках по всему Крыму как в одиночных, так и в групповых посадках.

ЭКЗОХОРДА ВИЛЬСОНА — *Exochorda giraldii* Hesse var. *Wilsonii* Rehd.

Родина: Центральный Китай.

Семена получены из Канады и посеяны 22 марта 1962 г. На опытный участок высажено пять сеянцев в апреле 1967 г. Здесь в возрасте восьми лет они достигли 1,2 м высоты, проекция кроны 0,7×0,5 м. В семь лет зацвели и завязали плоды. Однолетние побеги в холодильной камере не промораживали. При полевой оценке обмерзаемости поврежденных не отмечено, хотя температура воздуха за годы изучения опускалась до -10° .

Корневая система средних размеров, поверхностная. Стержневой корень на глубине 15—20 см загибается и, как и обычные боковые корни, идет вдоль поверхности почвы или даже приближается к ней (рис. 1б). Корни средней толщины, серовато-бурые, немногочисленные. Сосущих корней сравнительно немного.

Отличается от вида ранним (конец апреля — начало мая) и пыльным цветением. Благодаря этому заслуживает более широкого распространения в садах и парках Южного берега Крыма при поливе.

ЯБЛОНЯ ХУБЕЙСКАЯ — *Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd.

Родина: Центральный и Западный Китай, Ассам.

Дерево высотой до 8 м. Листья яйцевидные, остро-зубчатые по краям, при распускании пурпурные. Белые или слегка розовые цветки собраны по 3—7, имеют приятный запах. Плоды мелкие, желтоватые.

Семена получены из ФРГ (г. Кельн) и посеяны весной 1961 г. На опытный участок в апреле 1966 г. высажено пять сеянцев, из них сохранилось три экземпляра.

В девять лет достигла высоты 1,7 м, проекция кроны 1,5×1,0 м. Девятилетние растения зацвели и завязали плоды. Среднеморозоустойчива. Зимой 1966/67 г. при промораживании однолетних побегов в холодильной камере при температуре -17° подмерзли верхушечные почки.

Корневая система стержневая (рис. 2а), охватывающая значительный объем почвы (до 1 м в глубину и в стороны от ствола). Корни средней толщины, темно-бурые, с вишневым оттенком. Количество кор-

ней сравнительно небольшое, но они длинные, имеют большое число боковых ответвлений из мелких сосущих хорошо разветвленных тонких корней. Последние располагаются как около корневой шейки и стержневого корня, так и на боковых корнях, особенно в местах их поворотов.

Декоративное деревце. В культуре встречается редко. Может быть использована для озеленения в Крыму.

В результате экологического изучения интродуцированных деревьев и кустарников можно рекомендовать для более широкого испытания и внедрения в практику зеленого строительства, главным образом на Южном берегу Крыма, наиболее устойчивые и декоративные виды, как например, клен четырехмерный, красивоплодники — Бодиньера и двухвильчатый, катальпу Дюкло, дерен маложилковый, орех Хиндси, яблоню хубейскую, зопник кустарниковый, смородину душистую.

ЛИТЕРАТУРА

- Анисимова А. И., 1957. Итоги интродукции древесных растений в Никитском ботаническом саду за 30 лет (1926—1955). Тр. Гос. Никитского ботан. сада, т. 27. Ялта.
- Анисимова А. И., 1964. Результаты испытания некоторых новых видов декоративных деревьев и кустарников в 1955—1962 гг. Тр. Гос. Никитского ботан. сада, т. 37. Изд-во «Колос». М.
- Бескаравайная М. А., Банная М. В., 1969. Результаты изучения морозостойкости древесных растений методом промораживания побегов. Бюл. Гос. Никитского ботан. сада, вып. 1 (8). Симферополь.
- Бескаравайная М. А., 1971. Экологические группы декоративных древесных растений Южного берега Крыма в зависимости от их засухоустойчивости. Тр. Гос. Никитского ботан. сада, т. 44. Симферополь.
- Деревья и кустарники СССР, 1951—1962, тт. II—VI. Изд-во АН СССР. М.—Л.
- Кормилицы А. М., Марченко Н. Г., 1960. Водоудерживающая способность листьев деревьев и кустарников как показатель приспособленности при интродукции на Южном берегу Крыма. Тр. Гос. Никитского ботан. сада, т. 32. Ялта.
- Ткаченко В. И., 1960. Деревья и кустарники североамериканской флоры в условиях ботанического сада г. Фрунзе. Фрунзе.
- Lord E. E. Shrubs and Trees for Australian Gardens. Мельбурн и Сидней, 1956.
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs. New York, 1949.

M. A. BESKARAVAYNAYA, G. D. YAROSLAVTSEV

ECOLOGICAL STUDYING TREES AND SHRUBS INTRODUCED INTO THE SOUTH CRIMEAN COAST

SUMMARY

A special study of special characters of above-ground part and root system in 21 species and forms of wood introducents involving experimental data of their frost- and drought-resistance under growing conditions have been carried out. This allowed to reduce the time of introductory studies and to recommend the most resistant and decorative trees and shrubs for the wider trial and introduction into the horticultural practice, mainly in the South Crimean Coast.

Г. В. КУЛИКОВ, Э. Н. ДОМАНСКАЯ,
кандидаты биологических наук

ИЗУЧЕНИЕ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ И МОРОЗОСТОЙКОСТИ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ БАРБАРИСОВ В КРЫМУ

Успешность интродукции древесных растений на Южном берегу Крыма определяется их стойкостью к морозу и засухе. Оценка степени экологической стойкости интродуцированных видов проводилась и проводится преимущественно визуально, т. е. методом, который требует длительного времени и страдает субъективностью. В связи с этим в практике интродукции появляется необходимость использования косвенных методов экологической анатомии и физиологии для более быстрой и объективной диагностики устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды.

Определенный интерес представляет также познание параллелизма адаптации растений к засухе и морозу. Уже давно было замечено, что морозо- и засухоустойчивость, если не всегда, то довольно часто изменяются параллельно, т. е. пути приспособления к засухе и морозу часто совпадают [Шимпер (Schimper), 1898; Максимов, 1913, 1929; Лебединцева, 1929—1930; Сергеев, 1936, 1939; Пизек и Лархер (Pizek, Larcher), 1954; Ульмер (Ulmer), 1937].

Так, А. Пизек и В. Лархер (1954) доказали, что летом хвоя сосны кедровой и ели обыкновенной и листья плюща очень чувствительны к холоду и недостатку воды; осенью общая стойкость их возрастает, зимой достигает своего высшего уровня и постепенно снижается к весне. По их мнению, одинаковое протекание годового процесса засухоустойчивости и морозостойкости объясняется тем, что в основе обоих этих качеств лежит общий протоплазматический механизм устойчивости.

В результате опытов с листьями маслины В. Лархер (1954) пришел к выводу, что к параллельным изменениям морозостойкости и засухоустойчивости вечнозеленых растений следует относиться осторожно. Так например, все, что облегчает поглощение воды и снижает ее отдачу, имеет решающее значение для засухоустойчивости и не играет никакой роли для морозостойкости.

По Р. Библю (1965), анатомические приспособления служат непосредственной защитой от высыхания, но не предохраняют растение от холода. Морозоустойчивость же растений зависит в основном от специфических особенностей протоплазмы.

В. К. Василевская (1954) указывает, что аналогия между морозостойкостью и засухоустойчивостью существует только в определенных условиях обитания. Так, ксерофиты холодной пустыни Памира дейст-

вительно совмещают морозо- и засухоустойчивость. Однако характерно, что интродуцированные в Туркмении ксерофиты тропического или субтропического климата отличаются значительной чувствительностью к холоду, хотя и обладают ксероморфной структурой (эвкалипты, цезальпиния). С другой стороны, травянистые растения Туркмении с мезоморфным строением листа, вегетирующие зимой, проявляют исключительную морозостойкость.

О. Штокер (Stoker, 1956) считает, что параллелизма между засухоустойчивостью и морозостойкостью не существует.

Следовательно, параллелизм между этими качествами растения является сложной и недостаточно изученной проблемой.

Задачей настоящей работы является попытка выявить у интродуцированных вечнозеленых барбарисов признаки, характеризующие их приспособленность к засухе и морозу. В данном случае познание ксероморфоза листьев растений и их водного режима в большей или меньшей мере может быть полезным при косвенной оценке морозо- и засухоустойчивости интродуцентов.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования явились четыре вида вечнозеленых барбарисов. Характеристика их засухо- и морозостойкости по визуальным наблюдениям и литературным данным приводится ниже (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика некоторых видов барбариса по их засухо- и морозостойкости

| Виды | Географическое происхождение | По визуальным наблюдениям | | Морозостойкость и засухоустойчивость по литературным данным |
|----------------------------------|-----------------------------------|---------------------------|---------------------------|--|
| | | морозостойкость, баллы | засухоустойчивость, баллы | |
| Б. Кокси (B. coxii Schneid.) | Сев. Бирма | 0 | 2 | Один из выносливых среди низкорослых вечнозеленых барбарисов. При поливе в летний период растет хорошо. |
| Б. Вичи (B. veitchii Schneid.) | Центр. Китай (Зап. Хубей) | 0 | 3 | На Южном берегу Крыма от морозов не страдает. При поливе растет хорошо. |
| Б. Юлиана (B. julianae Schneid.) | Центр. Китай (Зап. Хубей, Ичанг) | 1 | 2 | Один из выносливых вечнозеленых барбарисов на Южном берегу Крыма. В Душанбе в засушливый период требует регулярного полива, но не переносит застойного увлажнения. Вполне зимостоек. |
| Б. Соули (B. soulieana Schneid.) | Центр. Китай (Сев.-вост. Сычуань) | 3 | 2 | Данных о степени морозостойкости и засухоустойчивости в Крыму нет. |

При учете подмерзания барбарисов за основу взята шкала оценки зимостойкости С. Я. Соколова (1957). Однако, в связи с тем, что объектами нашего исследования являются взрослые растения, а объектами экспериментального изучения — однолетние побеги с листьями, для па-

раллельного сравнения результатов полевых наблюдений и экспериментов принята более дробная шкала оценки: 0 — растение вполне зимостойкое (перезимовало без повреждений); 1 — наблюдалось подмерзание почек; 2 — подмерзли почки и листья; 3 — отмерзание однолетних побегов.

Визуальные наблюдения над зимостойкостью исследуемых растений проводились зимой с 1965 по 1968 г. Погодные условия зим 1965/66 и 1966/67 гг. очень резко отличались друг от друга, что отразилось на продолжительности роста побегов вечнозеленых растений и на результатах их перезимовки. Зима 1965/66 г. была исключительно теплой: среднесуточная температура воздуха 5°, максимальная 17°, минимальная —5,8°. Сумма пониженных температур за этот период составила 3,5°. Зима 1966/67 г. характеризовалась резкими колебаниями температуры и неравномерным количеством выпавших осадков. Хотя среднемесячная температура зимой была 3—4°, сумма пониженных температур за зимний период составила 41,5°; максимальная температура воздуха 11,4°, а минимальная (в конце января) —12°, что составляет 35% вероятности повторения такой низкой температуры в Никитском ботаническом саду от числа многолетних наблюдений (1869—1961 гг.). Таким образом, в условиях очень холодной зимы мы имели возможность дать визуальную оценку зимостойкости вечнозеленых барбарисов.

Литературные сведения о стойкости изученных в Крыму барбарисов взяты из данных, опубликованных в Трудах Никитского сада (1936, 1948).

Для оценки морозостойкости вечнозеленых барбарисов в лабораторных условиях использован метод прямого промораживания срезанных побегов в специальных холодильных камерах при температуре —10°, —17° и —9°.

Полевую оценку засухоустойчивости проводили по четырехбалльной шкале, принятой в отделе дендрологии Никитского ботанического сада (Кормилицын, 1960), но с некоторыми изменениями в связи с биологической спецификой вечнозеленых барбарисов. Исследуемые виды по засухоустойчивости разделены нами на две группы. К первой группе относятся барбарисы Кокси, Юлиана и Соули — растения со средней засухоустойчивостью (ксеромезофиты высокой степени ксерофитизации). Во время засухи их листья теряют тургор, который восстанавливается при поливе и дожде, а также при ослаблении напряженности засухи. Небольшая часть листьев засыхает без появления осенней окраски, а на некоторых из них наблюдаются ожоги. Растения переносят воздушную засуху и относительно устойчивы к почвенной.

Барбарис Вичи отнесен нами ко второй группе незасухоустойчивых растений (ксеромезофит низкой степени ксерофитизации).

Изучение морфолого-анатомического строения листьев в связи с их ксероморфностью и ксерофитностью проводилось по методическим указаниям В. Р. Заленского (1904), Э. Ф. Келлера (1948), Е. А. Мокеевой (1948), Л. И. Липаевой (1952), А. А. Федорова с сотрудниками (1956), А. М. Шутяева (1960), Г. И. Маргайлик (1965).

Площадь пластинки листьев измерялась в 30-кратной повторности, толщина листовой пластинки и всех составляющих ее элементов — в 15-кратной. Индекс листа — $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$ определялся по А. В. Гурскому (1965). Общее описание анатомической структуры листа проводилось по схеме М. С. Гзыряна (1959).

Определение водного режима листьев проводили следующими методами: 1. Содержание общей воды — путем высушивания навески в термостате при 105°. Повторность определений трехкратная. 2. Проницаемость тканей — путем погружения целых листьев весом около 1 г в 50 мл бидистиллята сроком на одни сутки. Затем листья вынимали, слегка просушивали фильтровальной бумагой и взвешивали, чтобы установить количество поглощенной ими воды. После этого листья оставляли на 24 часа на воздухе в лаборатории, где температура была близкой к природной, затем взвешивали и устанавливали их водоотдачу после насыщения.

Результаты исследований

Данные, полученные в результате искусственного промораживания срезанных побегов барбариса на различных фонах их фенологической инерции представлены в таблице 2.

Таблица 2

Промораживание побегов барбариса в холодильных камерах при различных температурах

| Виды | 1965 — 1966 гг. | | 1966 — 1967 гг. | | |
|-----------|-----------------|---------|-----------------|-----------|---------|
| | -17° | -9° | -10° | -17° | -9° |
| | 11 февраля | 5 марта | 28 декабря | 8 февраля | 5 марта |
| Б. Кокси | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| Б. Вичи | XX | XX | ■ | XX | ■ |
| Б. Юлиана | XX | XX | ■ | XX | ■ |
| Б. Соули | ■ | XX | ■ | ■ | ■ |

Условные обозначения:



роста нет,

(-) отсутствие повреждений почек, листьев, побегов,



роста нет, вынужденный покой,

(+) наличие повреждений.



рост,

Приведенные нами данные о повреждаемости почек, листьев и однолетних побегов низкими температурами в холодильных камерах в разные сроки промораживания согласуются с результатами визуальной оценки морозостойкости изученных барбарисов в природных условиях (см. табл. 1).

Наиболее морозостойкими оказались барбарис Кокси и б. Вичи, наименее стойкими — б. Соули. Барбарис Юлиана по морозостойкости занимает промежуточное положение.

Морозостойкие барбарисы являются устойчиво-вечнозелеными растениями с многолетними листьями (продолжительность жизни листа

около 36 месяцев) и с коротким (76 дней) или средним периодом роста побегов (от 129 до 150 дней). Неморозостойкий барбарис Соули является вечнозеленым растением (продолжительность жизни листа 20 месяцев) с длительным периодом роста побегов (более 200 дней).

Глубина зимнего покоя в значительной мере определяет зимостойкость многих древесных пород. Однако пути приспособления растений к неблагоприятным факторам среды многообразны, поэтому было бы неверно считать, что глубина их покоя в этом отношении имеет решающее значение. Консерватизм годичного ритма вечнозеленых древесных растений, обусловленный их субтропическим происхождением, хорошо виден на примере изученных нами видов. Так, барбарисы Кокси и Юлиана, хотя и являются сравнительно морозостойкими растениями на Южном берегу Крыма, глубоким покоем не обладают.

Повышенная устойчивость их обуславливается, по-видимому, комплексом определенных признаков, характерных для этих видов. К таким признакам можно отнести морфолого-анатомическое строение листьев растений и особенности водного режима. Эти признаки могут иметь значение как для зимостойкости, так и для засухоустойчивости растений.

Многие исследователи делали попытку связать зимостойкость и засухоустойчивость растений с их анатомическими и морфологическими признаками [Гарвей (Harvey, 1918, 1922); Виганд (Wiegand, 1906); Молиш (Molisch, 1897); Шишкин, 1932; Бибилова, 1938; Василевская, 1938; Коновалов, 1953; Болховских, 1955, и др.)], а также с особенностями водного режима [Левитт (Levitt), 1956; Проценко, 1958; Кушниренко, 1967]. Однако результаты их работ довольно противоречивы.

Исследование морфологической и анатомической структуры листьев изучаемых нами вечнозеленых барбарисов показало, что для них характерен определенный параллелизм в строении листа, присущий, по-видимому, роду *Berberis* L. в целом. Различия же в анатомических признаках обусловлены неоднородными условиями произрастания барбарисов на родине.

Так, у барбариса Кокси — *Berberis coxii* Scheid. (Сев. Бирма) листья эллиптические до овально-эллиптических, кожистые, с сильно загнутым вниз хрящеватым краем. Верхняя поверхность листа гладкая, глянцевиная, темно-зеленая с восковым налетом; нижняя — сизоватобелая. Главная и боковые жилки, подходя к краю листа, заканчиваются мелкими иголками. Жилкование перисто-петлевидное. Густота сети жилок небольшая. Мезофилл листа отчетливо дорзинвентральный, палисадная ткань двухслойная, представлена прямоугольными клетками. Ассимиляционная ткань занимает немного больше половины толщины мезофилла листа. Переход от палисадной ткани к губчатой — резкий, около жилок постепенный, так как имеются клетки переходного типа. Губчатая ткань плотная, с крупными клетками (2:1), многослойная (до 7 слоев). Кутикула ровным слоем покрывает верхнюю сторону листа, с нижней она более толстая, волнистая, с выростами, часто прерывистая. Эпидерма однослойная, с сильно утолщенными стенками прямоугольных клеток. Гиподермы нет. Односторонний паренхимный вырост главной жилки состоит из округлых одревесневших клеток колленхимы, в ткани которой проходят три сосудисто-проводящих пучка, окруженных склеренхимными клетками. Жилки мелких порядков односторонне-секущие, окруженные футляром механических волокон. Край листа симметричный, часто заканчивается жилками мелких порядков, сильно укреплен механической тканью колленхимы.

У барбариса Вичи — *Berberis veitchii* Schneid. (Зап. Хубей) листья ланцетовидные, кожистые, край листа волнистый, хрящеватый. Верхняя сторона листа темно-зеленая, тусклая, с восковым налетом, слабо глянцеви́тая. Жилки вдавлены в мезофилл, резко выступает с нижней стороны листа только главная жилка. Жилкование перисто-петлевидное. Главная жилка и более мелкие заканчиваются колючками. Густота сети жилок небольшая. Мезофилл листа четко дорзивентральный. У старых листьев он более рыхлый. Палисадная ткань двухслойная, редко — трехслойная, относительной плотности; она представлена небольшими овальными клетками. У старых листьев палисада часто трехслойная, с более вытянутыми клетками. Переход от палисадной ткани к губчатой довольно резкий, хотя имеются клетки переходной формы.

Губчатая ткань многослойная (до 7 слоев), состоящая из тонкостенных клеток двух типов: мелких, округлых, расположенных равномерно по всей ткани, содержащих хлоропласты, и круглых — без хлоропластов, по-видимому, водозапасающих. Межклетные пространства составляют 10—15% от губчатой ткани, у старых листьев межклетники занимают примерно до 30%. Кутикула довольно сильно развита на обеих сторонах листа, она плотная, без перерывов; на верхней стороне листа более мощная, часто многослойная, волнистая. Эпидерма однослойная, верхний слой состоит из вытянутых округло-прямоугольных клеток с сильно утолщенными одревесневшими и кутинизированными стенками. Клетки нижней эпидермы более мелкие, неопределенной формы. Строение односторонне-колленхимного выроста главной жилки, жилок мелких порядков и края листа (он сильно загнут) аналогично строению их у барбариса Кокси.

Барбарис Юлиана — *Berberis julianae* Schneid. (Зап. Хубей, Ичанг) характеризуется кожистым заостренно-эллиптическим листом с загнутым вниз хрящеватым краем. Верхняя сторона листа темно-зеленая, глянцеви́тая, с восковым налетом; нижняя — светло-зеленая, глянцеви́тая. Жилки погружены в мезофилл, резко выступает с нижней стороны листа только главная жилка. Все жилки, подходящие к краю листа, заканчиваются иглой. Жилкование перисто-петлевидное, густота сети жилок небольшая. Мезофилл листа отчетливо дорзивентральный. Палисадная ткань двухслойная или трехслойная, состоящая из плотно сомкнутых клеток. У старого листа палисадная ткань более плотная. Переход от палисадной ткани к губчатой резкий. Губчатая ткань многослойная (до 5—6 слоев), межклетные пространства занимают 10—12%, у старого листа до 50%. Кутикула развита слабо, но она ровным слоем без перерывов покрывает обе стороны листа.

Эпидерма однослойная, состоящая из мелких клеток прямоугольной формы с сильно утолщенными стенками. Под верхней и нижней эпидермой лежит сильно развитая механическая ткань — гиподерма, состоящая из мертвых, пустых одревесневших клеток (склеренхимных) с сильно утолщенными стенками. Наличие большого количества механических («арматурных») волокон в мезофилле листа обуславливает его большую жесткость и прочность. Под верхней эпидермой гиподерма представлена длинными толстостенными клетками гидроцитного типа; под нижней эпидермой гиподерма двух-трехслойная. Односторонний паренхимный вырост главной жилки содержит хорошо развитый сосудисто-проводящий пучок, окруженный футляром механических волокон, состоящих из толстостенных одревесневших клеток склеренхимы и колленхимы. Жилки мелких порядков односторонне-секущие, окруженные развитыми механическими волокнами. Край листа заканчивается проводящим пучком, он сильно расширен и укреплен мощно разви-

тыми механическими волокнами, состоящими из одревесневших клеток склеренхимного типа.

У барбариса Соули — *Berberis soulieana* Schneid. (сев. Хубей, Сев.-вост. Сычуань) лист ланцетовидный, заостренный с обеих сторон, кожистый, с загнутым вниз хрящеватым краем. Верхняя сторона листа ярко-зеленая, глянцеви́тая, с восковым налетом; нижняя светло-зеленая. Жилки погружены в мезофилл, только главная жилка выступает с нижней стороны листа, образуя на верхней его стороне «желобок». Все жилки, подходящие к краю листа, заканчиваются иглами. Жилкование перисто-петлевидное, густота сети жилок небольшая.

Мезофилл листа отчетливо дорзивентральный. Клетки палисадной и губчатой ткани различны по ориентированности, но по величине отличаются мало. Палисадная ткань трех-четырёхслойная, состоящая из плотно сомкнутых клеток с редкими хлоропластами. Переход от палисадной ткани к губчатой резкий. Губчатая ткань многослойная (до 5—6 рядов), состоящая из плотно сомкнутых клеток округлой формы. Кутикула на верхней стороне листа двухслойная, волнистая; на нижней более ровная. Эпидерма однослойная, клетки очень мелкие, вытянутые, прямоугольной формы, с сильно утолщенными одревесневшими стенками. Под верхней и нижней эпидермой лежит, как и у барбариса Юлиана, сильно развитая механическая ткань — гиподерма, такого же строения. Строение одностороннего колленхимного выроста главной жилки, жилок мелких порядков, края листа также аналогично строению их у барбариса Юлиана.

У описанных выше барбарисов ряд качественных и количественных анатомо-морфологических показателей определенно могут характеризовать различную их стойкость к морозу и засухе. Так, окраска листьев у более морозостойких темно-зеленая, у менее стойких светло-зеленая; палисадная ткань у морозостойких двух-редко трехслойная, у неморозостойких трех-четырёхслойная; губчатая ткань у более стойких к морозу барбарисов (б. Вичи, б. Кокси) более многослойная, чем, например, у неморозостойкого барбариса Соули.

Кроме того, у более морозостойких барбарисов по сравнению с менее стойкими площадь и объем листа, количество устьиц на 1 мм², толщина листа, количество слоев палисады было меньше, а значенные индекса $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$ и толщина кутикулы больше (табл. 3).

Однако, общего в анатомическом и морфологическом строении листьев у стойких и менее стойких к морозу и засухе барбарисов больше, чем частного.

Нами отмечено, что для изученных барбарисов характерно наличие в структуре листьев как ксероморфных, так и мезоморфных признаков. С одной стороны, кожистость листа, хрящеватость его края, наличие колючек, воскового налета, хорошо развитой кутикулы, мелкоклетчатость эпидермы с сильно утолщенными и одревесневшими оболочками, относительная плотность и многослойность мезофилла с наличием в нем развитых склеренхимных тканей — все это обуславливает ксероморфность и типичную склероморфность листа, которая может способствовать ограничению потери воды. С другой стороны, отчетливая дорзивентральность мезофилла листа, небольшая густота сети жилок, небольшая высота 2—3 слоев палисадных клеток характеризуют типичные мезоморфные черты в структуре листьев, обусловленные, вероятно, происхождением вечнозеленых барбарисов из консервативной мезофитной флоры Восточной Азии. Следовательно, по комплексу морфолого-анатомических признаков изученные барбарисы следует отнести к группе

склероморфных ксерофитизированных мезофитов (ксеромезофитов). Однако среди этой экологически однородной группы наблюдается четкая количественная изменчивость морфолого-анатомических признаков (см. табл. 3), вызванная различными систематическим положением видов и различными условиями их естественного произрастания на родине. В результате изучения барбарисы по степени подвинутости ксероморфоза распределились следующим образом: барбарис Кокси, б. Вичи, б. Юлиана, б. Соули.

Таблица 3

Количественные анатомо-морфологические показатели листа некоторых видов барбариса

| Виды | Толщина листа, μ | Толщина эпидермы, μ | | Толщина кутикулы, μ | | Общая толщина покровных тканей, μ | Количество слоев палисады | Площадь листа, см^2 | Объем листа, см^3 | Поверхность на объем | Количество устьиц на 1 мм^2 |
|-----------|----------------------|-------------------------|--------------------|-------------------------|---------------------|---------------------------------------|---------------------------|------------------------------|----------------------------|----------------------|---------------------------------------|
| | | верхняя | нижняя | верхняя | нижняя | | | | | | |
| Б. Кокси | 221,4 $\pm 3,0$ | 7,08 $\pm 0,21$ | 5,94 $\pm 0,16$ | 9,91 $\pm 0,27$ | 9,75 $\pm 0,21$ | 32,68 | 2 | 6,0 $\pm 0,34$ | 0,13 | 93,8 | 140 |
| Б. Вичи | 273,4 $\pm 2,1$ | 12,8 $\pm 0,04$ | 5,28 $\pm 0,4$ | 11,8 $\pm 0,46$ | 10,15 $\pm 0,43$ | 39,41 | 2(3) | 5,8 $\pm 0,32$ | 0,16 | 73,75 | 285 |
| Б. Юлиана | 339,4 $\pm 1,2$ | 7,71 $\pm 0,38$ | 3,66 $\pm 0,28$ | 29,19 $\pm 0,65$ | 9,68 $\pm 0,43$ | 50,24 | 3 | 15,5 $\pm 0,98$ | 0,53 | 60,6 | 330 |
| Б. Соули | 457,4 $\pm 4,7$ | 5,94 $\pm 0,14$ | 8,14 $\pm 0,55$ | 29,0 $\pm 0,69$ | 10,23 $\pm 0,33$ | 53,33 | 3 | 8,3 $\pm 0,56$ | 0,38 | 45,7 | 350 |

В данном случае более ксероморфные барбарисы имеют более толстую листовую пластинку, менее развитые покровные ткани (кутикула, эпидерма), более высокие анатомические коэффициенты $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$ палисады, меньшие показатели индекса $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$ и большее количество устьиц на 1 мм^2 поверхности листа.

Следует отметить, что распределение барбарисов по степени ксерофитности совпадает с их гелиофитностью. Так, барбарис Соули произрастает в горных районах Центрального Китая (Сев. Хубей, Сев. вост. Сычуань), а б. Кокси предпочитает тенистые местоположения, часто в подлеске горных лесов Северной Вирмы. Близость в таксономическом отношении барбариса Соули и б. Юлиана обусловили, по-видимому, и их экологическое сходство.

Среди множества факторов, определяющих морозостойкость растений, как и вообще устойчивость к неблагоприятным внешним воздействиям, особое место занимает водный режим, а именно: степень оводненности клеток листьев; проницаемость тканей для воды и др., так как значительная потеря воды деревьями в зимнее время и водный дефицит приводят к нарушению обмена веществ и нередко к гибели растений. Поэтому изучение динамики этих процессов в связи с морозо- и засухоустойчивостью представляет определенный интерес.

Результаты изучения динамики влажности листьев барбариса приведены в таблице 4.

Как показывают данные таблицы, общим признаком для всех исследуемых видов барбариса является тенденция к снижению оводненности листьев к весне, т. е. по мере старения листьев содержание во-

Таблица 4

Содержание общей воды в листьях барбариса (в % на сырой вес) $M \pm m$

| Даты определений | Морозостойкие виды | | Среднеморозостойкий вид | Неморозостойкий вид |
|--------------------------|--------------------|----------------|-------------------------|---------------------|
| | Кокси | Вичи | Юлиана | Соули |
| Листья прироста 1966 г. | | | | |
| Октябрь 1966 г. | 62,6 \pm 0,9 | 58,7 \pm 0,9 | 52,7 \pm 0,0 | 58,1 \pm 0,5 |
| Ноябрь | 61,7 \pm 0,5 | 58,0 \pm 0,2 | 51,6 \pm 0,1 | 56,6 \pm 1,1 |
| Декабрь | 62,2 \pm 0,5 | 58,8 \pm 0,2 | 52,1 \pm 0,1 | 58,6 \pm 0,2 |
| Январь 1967 г. | 61,8 \pm 0,3 | 58,4 \pm 0,3 | 51,4 \pm 0,3 | 60,3 \pm 0,2 |
| Февраль | 60,3 \pm 0,9 | 57,1 \pm 0,5 | 60,8 \pm 0,7 | 57,5 \pm 0,5 |
| Март | 57,4 \pm 0,3 | 55,0 \pm 0,7 | 50,2 \pm 0,2 | 56,8 \pm 0,4 |
| Апрель | 55,6 \pm 0,7 | 51,3 \pm 0,6 | 46,7 \pm 0,2 | 54,7 \pm 0,2 |
| Листья прироста 1967 г. | | | | |
| Сентябрь 1967 г. | 64,1 \pm 0,2 | 60,2 \pm 0,5 | 53,8 \pm 0,6 | 60,8 \pm 0,7 |
| Октябрь | 64,2 \pm 0,4 | 60,6 \pm 0,3 | 53,5 \pm 0,3 | 60,7 \pm 0,5 |
| Ноябрь | 63,7 \pm 0,4 | 60,1 \pm 0,6 | 52,4 \pm 0,4 | 61,7 \pm 1,5 |
| Декабрь | 63,0 \pm 0,5 | 57,9 \pm 0,5 | 50,7 \pm 0,4 | 60,0 \pm 0,8 |
| Январь 1968 г. | 61,5 \pm 0,9 | 57,3 \pm 0,7 | 51,2 \pm 0,4 | 59,8 \pm 1,1 |
| Февраль | 61,2 \pm 0,3 | 58,0 \pm 0,5 | 51,1 \pm 0,3 | 60,1 \pm 0,5 |
| Март | 59,1 \pm 0,8 | 54,9 \pm 0,4 | 50,1 \pm 0,4 | 59,5 \pm 1,1 |
| Апрель | 56,9 \pm 0,4 | 52,3 \pm 0,7 | 53,2 \pm 1,7 | 58,6 \pm 1,0 |
| Май | 60,4 \pm 1,7 | 53,4 \pm 0,8 | 47,9 \pm 1,1 | 59,8 \pm 0,8 |
| Листья прироста 1968 г. | | | | |
| Июнь 1968 г. | 66,8 \pm 1,0 | 66,1 \pm 1,5 | 62,8 \pm 1,1 | 70,0 \pm 1,5 |
| Июль | 63,4 \pm 1,5 | 63,4 \pm 3,6 | 56,2 \pm 1,9 | 64,8 \pm 0,9 |
| Август | 63,6 \pm 0,6 | 60,4 \pm 0,6 | 55,5 \pm 1,6 | 63,7 \pm 0,6 |
| Сентябрь | 65,6 \pm 0,6 | 60,6 \pm 0,2 | 55,2 \pm 0,5 | 63,6 \pm 1,8 |
| Октябрь | 64,2 \pm 0,8 | 60,8 \pm 1,1 | 53,2 \pm 0,3 | 63,0 \pm 0,4 |
| Ноябрь | 65,4 \pm 0,5 | 61,5 \pm 0,9 | 53,7 \pm 0,3 | 64,2 \pm 1,2 |
| Декабрь | 61,6 \pm 0,7 | 59,2 \pm 0,6 | 52,1 \pm 1,1 | 60,6 \pm 0,7 |
| Январь 1969 г. | 60,6 \pm 1,2 | 58,0 \pm 0,3 | 51,0 \pm 0,8 | 60,6 \pm 1,0 |
| Февраль | 60,7 \pm 0,6 | 56,7 \pm 0,2 | 50,6 \pm 0,4 | 59,8 \pm 0,8 |
| Март | 61,0 \pm 1,2 | 56,4 \pm 0,9 | 50,4 \pm 0,2 | 59,3 \pm 0,8 |
| Апрель | 58,6 \pm 1,0 | 51,2 \pm 0,2 | 47,8 \pm 0,5 | 55,4 \pm 2,2 |
| Май | 59,6 \pm 0,6 | 51,5 \pm 0,4 | 45,6 \pm 0,2 | 61,2 \pm 1,6 |

ды в них уменьшается. Наибольшая влажность листьев отмечалась у морозостойкого барбариса Кокси, несколько меньшая у неморозостойкого б. Соули, затем у б. Вичи и самая низкая у б. Юлиана.

Повышенное содержание воды в листьях морозостойкого вида Кокси, очевидно, связано с его местобитанием на родине (Сев. Бирма), где он предпочитает тенистые, часто в подлеске горных лесов, и достаточно обеспеченные водой местоположения.

Данные наших исследований по динамике поглощения воды тканями листьев барбариса (табл. 5) показывают, что различным по морозостойкости видам присуща и различная степень проницаемости тканей для воды. Так, листья неморозостойкого вида Соули обладают более высокой способностью поглощать воду, чем листья морозостойких видов Кокси и Вичи. Однако различия между видами отмечались только в осенне-зимне-весенний период, летом и в сентябре четких различий не наблюдалось. Вид Юлиана по проницаемости тканей для воды

Таблица 5

Поглощение воды тканями листьев барбариса
(в % на сырой вес) $M \pm m$

| Даты определений | Морозостойкие виды | | Среднеморозо- стойкий вид | Неморозо- стойкий вид |
|--------------------------------|--------------------|----------|------------------------------|--------------------------|
| | Кокси | Вичи | Юлиана | Соули |
| Листья прироста 1966 г. | | | | |
| Октябрь 1966 г. | 14,7±0,8 | 14,3±1,0 | 14,2±1,0 | 15,0±1,6 |
| Ноябрь | 10,6±1,1 | 11,9±0,8 | 12,2±1,1 | 19,7±1,3 |
| Декабрь | 5,9±0,6 | 8,2±0,4 | 8,6±0,7 | 13,0±1,2 |
| Январь 1967 г. | 5,1±0,7 | 9,1±1,2 | 14,8±1,2 | 16,2±1,2 |
| Февраль | 17,1±1,1 | 17,1±1,1 | 19,5±1,2 | 22,6±1,0 |
| Март | 16,2±0,8 | 17,5±0,8 | 20,5±1,3 | 22,6±1,8 |
| Апрель | 15,0±1,6 | 14,9±0,4 | 17,8±1,7 | 23,6±0,0 |
| Листья прироста 1967 г. | | | | |
| Сентябрь 1967 г. | 7,9±0,3 | 12,7±1,2 | 10,9±1,2 | 11,6±0,4 |
| Октябрь | 4,8±0,8 | 7,4±0,6 | 7,1±0,7 | 10,0±0,9 |
| Ноябрь | 4,4±0,4 | 7,8±0,8 | 10,0±0,3 | 10,7±1,3 |
| Декабрь | 6,4±0,5 | 9,6±1,0 | 14,7±0,7 | 16,7±1,5 |
| Январь 1968 г. | 8,6±0,9 | 11,1±1,3 | 14,8±0,7 | 13,0±1,5 |
| Февраль | 5,8±0,7 | 9,1±0,8 | 15,7±0,7 | 15,8±1,1 |
| Март | 8,3±0,8 | 9,0±0,4 | 14,1±0,9 | 15,4±0,7 |
| Апрель | 10,8±1,0 | 8,4±0,9 | 13,1±0,6 | 16,4±0,8 |
| Май | 11,2±1,0 | 11,8±0,9 | 12,0±0,8 | 16,0±1,0 |
| Листья прироста 1968 г. | | | | |
| Июнь 1968 г. | 11,4±1,3 | 10,0±1,1 | 8,8±1,1 | 9,8±0,3 |
| Июль | 7,0±0,5 | 8,6±0,8 | 7,6±0,6 | 9,2±0,7 |
| Август | 7,4±0,2 | 6,8±0,4 | 7,7±0,3 | 9,0±0,9 |
| Сентябрь | 7,0±0,5 | 6,4±0,8 | 7,7±0,5 | 7,2±0,7 |
| Октябрь | 5,4±0,6 | 6,6±0,8 | 7,0±0,4 | 7,8±0,6 |
| Ноябрь | 2,7±0,1 | 7,1±0,4 | 10,7±1,4 | 8,0±0,8 |
| Декабрь | 9,1±0,5 | 12,5±0,9 | 11,3±1,1 | 14,5±0,4 |
| Январь 1969 г. | 7,6±0,3 | 11,5±1,0 | 10,8±0,8 | 12,8±0,5 |
| Февраль | 6,9±0,8 | 11,2±0,6 | 12,4±0,6 | 15,0±1,1 |
| Март | 8,8±0,6 | 11,1±0,7 | 10,6±0,7 | 14,8±1,4 |
| Апрель | 11,4±0,4 | 11,5±0,5 | 11,6±0,9 | 13,6±1,5 |
| Май | 8,3±0,5 | 10,8±0,6 | 9,6±0,8 | 12,2±1,3 |

занимал промежуточное положение. Повышенное поглощение воды листьями неморозостойкого вида по сравнению с морозостойкими, очевидно, связано с тем, что барбарис Соули является засухоустойчивым растением и ткани его листьев обладают довольно высокой сосущей силой.

Динамика насыщения тканей водой у всех видов барбариса была примерно одинакова, а именно, отмечалась тенденция к возрастанию поглощающей способности листьев от осени к весне. Тенденцию к увеличению поглощения воды тканями, независимо от степени морозостойкости вида, можно объяснить также старением листьев. Подобное явление наблюдал В. В. Скрипчинский (1963). Весной насыщение тканей водой достигало максимальной величины почти у всех видов барбариса и особенно у нестойкого.

Повышенная способность к поглощению воды в весенний период у неморозостойкого вида, по-видимому, связана с более интенсивными ростовыми процессами. Так, у барбариса Соули в марте отмечалось выдвигание бутонов, в апреле — рыхлый бутон с появлением желтого конуса, то же самое было и у среднеморозостойкого вида Юлиана, тогда как у остальных видов наблюдался только рост почек. Следовательно, можно сделать вывод, что у изученных растений с замедленными ростовыми процессами вода менее интенсивно поглощается тканями листьев.

Изучая динамику водоотдачи листьями барбариса после насыщения (табл. 6), мы обнаружили два максимума ее — летом, когда для анализов брались еще довольно молодые листья, и весной, когда по-

Таблица 6

Динамика отдачи воды листьями барбариса после их насыщения
(в % на сырой вес) $M \pm m$

| Даты определений | Морозостойкие виды | | Среднеморозо- стойкий вид | Неморозо- стойкий вид |
|--------------------------------|--------------------|----------|------------------------------|--------------------------|
| | Кокси | Вичи | Юлиана | Соули |
| Листья прироста 1966 г. | | | | |
| Октябрь 1966 г. | 24,4±2,3 | 24,8±0,6 | 19,7±0,8 | 17,3±0,4 |
| Ноябрь | 36,9±1,0 | 22,7±0,9 | 27,8±0,5 | 21,6±1,6 |
| Декабрь | 27,7±1,6 | 28,7±0,9 | 18,3±0,9 | 21,5±1,2 |
| Январь 1967 г. | 29,3±1,0 | 26,8±1,4 | 23,2±1,0 | 29,4±0,8 |
| Февраль | 36,5±1,4 | 33,1±1,8 | 27,4±1,3 | 32,3±1,6 |
| Март | 38,8±1,3 | 34,6±1,4 | 29,2±1,4 | 33,6±2,2 |
| Апрель | 37,8±2,8 | 37,6±0,9 | 30,0±0,9 | 31,9±1,0 |
| Листья прироста 1967 г. | | | | |
| Сентябрь 1967 г. | 28,7±2,0 | 26,2±2,3 | 13,3±1,5 | 18,7±1,6 |
| Октябрь | 24,1±1,6 | 21,9±2,0 | 11,5±0,4 | 16,5±0,8 |
| Ноябрь | 23,7±1,6 | 22,7±1,4 | 13,1±0,7 | 19,0±1,5 |
| Декабрь | 25,1±1,0 | 20,5±0,8 | 16,1±0,9 | 22,3±2,0 |
| Январь 1968 г. | 24,7±1,2 | 20,8±0,7 | 16,7±0,6 | 18,7±0,9 |
| Февраль | 27,7±1,3 | 22,6±1,4 | 20,6±0,9 | 25,6±1,8 |
| Март | 29,3±2,5 | 20,7±1,2 | 20,0±0,9 | 24,6±2,0 |
| Апрель | 40,6±2,6 | 35,2±1,1 | 35,6±2,0 | 38,8±2,4 |
| Май | 37,6±2,6 | 34,0±1,8 | 22,7±0,7 | 32,8±2,1 |

| Даты определений | Морозостойкие виды | | Среднеморозо- стойкий вид | Неморозо- стойкий вид |
|-------------------------|--------------------|----------|------------------------------|--------------------------|
| | Кокси | Вичи | Юлиана | Соули |
| Листья прироста 1968 г. | | | | |
| Июнь 1968 г. | 28,5±1,7 | 27,3±1,6 | 45,2±3,1 | 23,8±1,3 |
| Июль | 35,8±1,6 | 30,2±1,8 | 20,9±1,7 | 23,8±2,6 |
| Август | 30,3±1,7 | 26,9±1,8 | 15,1±1,0 | 22,6±2,4 |
| Сентябрь | 27,7±1,4 | 22,2±1,4 | 10,8±0,8 | 12,1±1,4 |
| Октябрь | 21,9±0,4 | 13,0±0,3 | 10,0±1,2 | 14,6±0,9 |
| Ноябрь | 22,1±1,6 | 18,6±1,4 | 13,1±1,3 | 16,5±0,6 |
| Декабрь | 27,7±1,7 | 22,4±1,6 | 16,3±1,9 | 20,5±1,3 |
| Январь 1969 г. | 23,2±1,2 | 19,0±1,4 | 13,3±0,6 | 17,7±1,0 |
| Февраль | 28,8±0,7 | 18,6±1,0 | 14,2±0,6 | 18,4±1,2 |
| Март | 31,4±1,8 | 22,2±1,3 | 15,6±0,9 | 22,6±1,5 |
| Апрель | 32,0±1,1 | 22,8±0,7 | 15,0±0,8 | 22,0±1,8 |
| Май | 32,6±1,8 | 25,6±0,2 | 14,0±0,4 | 25,6±2,2 |

вышение температуры воздуха способствовало усилению транспирации. В осенне-зимний период с понижением температуры отдача воды листьями барбариса находилась на сравнительно низком уровне. Повышенной отдачей воды летом и осенью обладали морозостойкие виды Кокси и Вичи, пониженной — неморозостойкий Соули и среднеморозостойкий Юлиана.

Такая закономерность находится в тесной связи со степенью засухоустойчивости этих видов: чем более устойчив вид к засухе, тем меньше у него отдача воды листьями. Зимой эти различия сглаживались.

Для изученных барбарисов характерна лабильность суточной водоотдачи в засуху. Однако наблюдается тенденция к повышению ее у менее засухоустойчивых видов (б. Вичи и б. Кокси) и выровненная суточная водоотдача у более засухоустойчивых гелиофитных барбарисов (б. Соули и б. Юлиана). Степень варьирования общего содержания воды в листьях выше варьирования их суточной водоотдачи. У более засухоустойчивых видов обнаружена довольно высокая положительная корреляция между содержанием воды в листьях и их суточной водоотдачей (табл. 7).

Таблица 7

Суточная водоотдача листьев и содержание в них воды у некоторых видов барбариса (в % на сырой вес)

| Виды | Год наблю- дения | Водоотдача — А | | | Общее содержание воды — Б | | | r _{A/B} ± m _r |
|---------------------|------------------------|----------------|-----|------|------------------------------|-----|------|-----------------------------------|
| | | VI | VII | VIII | VI | VII | VIII | |
| Б. Кокси | 1965 | 23 | 31 | 33 | 67 | 66 | 64 | 0,17±0,37 |
| | 1966 | 34 | 33 | 28 | 75 | 66 | 67 | |
| Б. Вичи | 1965 | 27 | 31 | 37 | 69 | 67 | 65 | 0,54±0,28 |
| | 1966 | 26 | 28 | 29 | 75 | 71 | 61 | |
| Б. Юлиана | 1965 | 22 | 11 | 20 | 68 | 58 | 57 | 0,43±0,33 |
| | 1966 | 12 | 12 | 8 | 67 | 56 | 54 | |
| Б. Соули | 1965 | 16 | 21 | 18 | 63 | 79 | 63 | 0,71±0,2 |
| | 1966 | 19 | 16 | 17 | 69 | 70 | 63 | |

В засушливое лето 1966 г. эта связь более тесная. Абсолютные показатели водоотдачи меньше у более засухоустойчивых видов, которые отличаются повышенной водоудерживающей и репаративной способностью после длительного завядания в засуху, хотя их покровные ткани более тонкие. Следует ожидать, что водоудерживающая способность листьев, как важный эколого-физиологический показатель приспособленности растений к перенесению засухи, является отрицательной функцией, зависящей от развития относительных элементов структуры листа. Это подтверждается данными таблицы 8. Приведенные в таблице ко-

Таблица 8

Корреляция между водоотдачей и отдельными элементами анатомической структуры листа у некоторых видов барбариса

| Показатели | Месяц | r ± m _r | |
|--|-------|--------------------|------------|
| | | 1965 г. | 1966 г. |
| Площадь листа | VI | -0,64±0,26 | -0,91±0,08 |
| | VIII | -0,84±0,13 | -0,94±0,05 |
| Толщина листа | VI | -0,47±0,35 | -0,4±0,37 |
| | VIII | -0,56±0,31 | -0,16±0,43 |
| Объем листа | VI | -0,71±0,22 | -0,89±0,09 |
| | VIII | -0,92±0,07 | -0,93±0,06 |
| Толщина верхней кутикулы | VI | +0,21±0,43 | -0,15±0,44 |
| | VIII | +0,24±0,42 | +0,24±0,42 |
| Толщина нижней кутикулы | VI | -0,78±0,17 | -0,31±0,4 |
| | VIII | -0,53±0,32 | -0,08 |
| Толщина верхней эпидермы | VI | -0,73±0,21 | -0,84±0,13 |
| | VIII | -0,91±0,08 | -0,94±0,05 |
| Толщина нижней эпидермы | VI | -0,82±0,15 | -0,79±0,17 |
| | VIII | -0,72±0,21 | -0,45±0,36 |
| Толщина губчатой ткани | VI | -0,76±0,19 | -0,68±0,24 |
| | VIII | -0,79±0,17 | -0,65±0,26 |
| Толщина палисадной ткани | VI | -0,04 | +0,03 |
| | VIII | -0,15±0,44 | -0,21±0,42 |
| Отношение палисадной ткани к губчатой | VI | +0,76±0,19 | -0,69±0,23 |
| | VIII | +0,58±0,3 | +0,4±0,37 |
| Количество устьиц на 1 м ² | VI | -0,41±0,37 | -0,88±0,1 |
| | VIII | -0,49±0,34 | -0,59±0,29 |

эффиценты корреляции между суточной водоотдачей и морфолого-анатомическими показателями листа довольно высокие и часто находятся на высоком уровне вероятности. Следовательно, имеется реальная связь между функцией и строением листа у барбарисов, а степень ксероморфности и гелиофитности растений коррелирует со степенью их ксерофитности.

В конечном итоге по степени засухоустойчивости мы можем составить следующий экологический ряд из изученных барбарисов: барбарис Кокси, б. Вичи — склероморфные ксеромезофиты, б. Юлиана, б. Соули — склероморфные ксеромезофиты более высокой степени ксерофитизации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На некоторых видах вечнозеленых барбарисов, происходящих из различных провинций Китая, в условиях Южного Крыма были проследжены особенности морфолого-анатомического строения листьев и водного режима растений в связи с их морозо- и засухоустойчивостью. На основании данных наших исследований была сделана также попытка провести аналогию между морозостойкостью и засухоустойчивостью барбарисов.

Установлено, что нельзя сделать вывода о том, что изученные вечнозеленые барбарисы, обладающие повышенной устойчивостью к морозу, являются в то же время и более засухоустойчивыми. В этом отношении корреляция обратная.

Как показывают данные прямого промораживания побегов в холодильной камере при пониженных температурах, наиболее устойчивыми являются барбарисы Вичи, Кокси, затем Юлиана и наименее устойчив вид Соули.

Порядок же распределения по степени засухоустойчивости этих видов обратный: наиболее засухоустойчивы виды Соули и Юлиана, наименее — Вичи и Кокси.

Нет также полной аналогии между анатомической структурой листьев барбариса и их морозостойкостью и засухоустойчивостью. Почти у всех исследуемых видов густота сети жилок примерно одинаковая. У засухоустойчивых видов площадь листа более крупная, чем у морозостойчивых, с большим числом устьиц. Если рассматривать морфологические различия листьев, то у морозостойких видов листья менее плотные, менее толстые и по окраске более темные, чем у видов менее стойких к морозу, но более устойчивых к засухе.

Вечнозеленые барбарисы, как растения подлеска лесов Восточной Азии, характеризуются довольно специфическими адаптационными признаками. В одних случаях морфолого-анатомические признаки листа (размер листовой пластинки, толщина мезофилла, развитие палисадной ткани, количество устьиц и т. д.) являются ведущими в адаптации растений к засухе, а с другой стороны — обратная количественная величина показателей этих признаков имеет определенное значение для морозостойкости барбариса.

У изученных вечнозеленых барбарисов приспособления к засухе и морозу, по-видимому, шли противоположными путями.

Однако весь комплекс выявленных нами морфолого-анатомических признаков листа и особенностей водного режима изученных барбарисов может служить для целей ускоренной оценки их экологической стойкости в новых условиях культуры.

ЛИТЕРАТУРА

- Библь Р., 1965. Цитологические основы экологии растений. Изд-во «Мир», М.
 Бибикова А. Ф., 1938. Зависимость между строением тканей и устойчивостью к низким температурам. ДАН СССР, т. 20, № 5, М.
 Болховских З. В., 1955. Анатомо-морфологическое исследование некоторых декоративных растений в связи с их зимостойкостью. В сб.: «Экспериментальная ботаника», вып. 10. Изд-во АН СССР, М.

- Василевская В. К., 1938. О значении анатомических коэффициентов, как признаке засухоустойчивости растений. Бот. журнал, т. 23, № 1.
 Василевская В. К., 1954. Формирование листа засухоустойчивых растений. Изд-во АН Туркм. ССР, Ашхабад.
 Гзырян М. С., 1959. К методике анатомического изучения листьев двудольных растений. Тр. ин-та ботаники АН Азерб. ССР, Баку.
 Гурский А. В., 1965. Исследование ассимилирующих органов растений. Бюл. Главн. бот. сада, вып. 57, М.
 Деревья и кустарники, 1939. Тр. Гос. Никитского ботан. сада, т. 22, вып. 2, Ялта.
 Деревья и кустарники, 1948. Тр. Гос. Никитского ботан. сада, т. 22, вып. 3—4, Ялта.
 Заленский В. Р., 1904. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Известия Киевского политехнич. ин-та, т. 4, вып. 1, Киев.
 Келлер Э. Ф., 1948. Длина жилок и число устьиц на единицу площади листа как экологический признак. В сб.: «Растение и среда», вып. 1, М.
 Коновалов И. Н., 1953. О приспособительном изменении ритма роста шелковицы и катальпы при акклиматизации. ДАН СССР, 88, М.
 Кормилицына А. М., 1960. Деревья и кустарники арборетума Государственного Никитского ботанического сада (инвентарный список растений с указанием их экологической стойкости и плодоношения по многолетним наблюдениям). Тр. Гос. Никитского ботан. сада, т. 32, Ялта.
 Кушниренко М. Д., 1967. Водный режим и засухоустойчивость плодовых растений. Изд-во «Карта Молдовеняскэ», Кишинев.
 Лебедничева Е. В., 1929—1930. Опыт изучения водоудерживающей способности у растений в связи с их засухо- и морозостойкостью. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 28, вып. 2, Л.
 Липаева Л. И., 1952. О строении листьев пустынных растений Южного Прибалхашья. Бюл. МОИП, т. 57, вып. 5, М.
 Максимов Н. А., 1913. О вымерзании и холодостойкости растений. Экспериментальные и критические исследования. Известия СПб лесного ин-та, 25.
 Максимов Н. А., 1929. Внутренние факторы устойчивости растения к морозу и засухе. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 22, № 1, Л.
 Маргайлик Г. И., 1965. К методике отбора листьев древесных растений для сравнительных морфолого-анатомических и физиологических исследований. Бот. журнал, т. 50, вып. 1, М.—Л.
 Мокеева Е. А., 1948. К методике изучения анатомии листа. Известия АН Узб. ССР, вып. 1, Ташкент.
 Проценко Д. Ф., 1958. Морозостойкость плодовых культур СССР. Киев.
 Сергеев Л. И., 1936. О стойкости растений к низким температурам. Известия АН СССР, сер. биол., № 4.
 Сергеев Л. И., 1939. Стойкость растительного организма с точки зрения биологии. Успехи Современной биологии, т. 11, вып. 1(4).
 Скрипчинский В. В., 1963. Определение проницаемости плазмы как метод оценки морозостойкости картофеля. Бот. журнал, 48, № 8.
 Соколов С. Я., 1957. Современное состояние теории акклиматизации и интродукции растений. Тр. БИНа, сер. 6, вып. 5. Изд-во АН СССР, М.
 Федоров А. А., и др., 1956. Атлас по описательной морфологии высших растений. Изд-во АН СССР, М.—Л.
 Шишкин П., 1932. Возможность оценки зимостойкости яблони по анатомическим признакам. Плодоовощное хоз-во, № 12.
 Шутяев А. М., 1960. К анатомической характеристике листьев ранней и поздней форм дуба в географических культурах. Бот. журнал, т. 45, № 2, М.—Л.
 Harvey R. V., 1918. Hardening process in plants and developments from frost injury. Journ. Agr. Res., 15.
 Harvey R. V., 1922. Varietal differences in the resistance of cabbage and lettuce to low temperatures. Ecology, 3.
 Larcher W., 1954. Die Kälteresistenz mediterraner immergrüner Pflanzen und ihre Beeinflussbarkeit. Planta, Bd., 44, 6.
 Pizek A., Larcher W., 1954. Zusammenhang Lurischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrüner, Protoplasma, 44.
 Levitt I., 1956. The hardiness of plants. Acad. Press, Inc. N-1.
 Molisch H., 1897. Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena.
 Schimper A. W., 1898. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, Jena.
 Stocker O., 1956. Die Düreresistenz. In: Rußland, Handbuch der Pflanzenphysiol., Bd., 3.
 Wiegand K. M., 1906. Some studies regarding the biology of buds and twigs in winter. Bot. Gaz., 41.

Ulmer W., 1937. Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe, sowie der Zirbe und Fichte, unter Berücksichtigung von osmotischem Wert, Zuckerspiegel und Wassergehalt, *gb. wiss. Bot.*, 84.

G. V. KULIKOV, E. N. DOMANSKAYA

STUDIES ON DROUGHT-RESISTANCE AND FROST-HARDINESS OF EVERGREEN BARBERRIES IN THE CRIMEA

SUMMARY

In order to study adaptative characters to frost and drought, the anatomo-morphological leaf structure of four introduced barberry species and their water regime special features have been investigated.

As a result, it was stated that leaf structure of barberry species studied is characterized by possessing both xeromorphous and mesomorphous characters.

The complete analogy between anatomic structure of barberry leaves and their drought- and frost-resistance has not been found.

Of many studied evergreen barberry species frost-resistant ones had increased water return and non-frost-resistant and middle-frost-resistant species had below-averaged water return. These objective laws are in close connection with drought-resistance degree of these species, i. e. the more drought-resistant is the species, the less is water return by its leaves

Г. В. КУЛИКОВ,
кандидат биологических наук

КСЕРОМОРФИЗМ И КСЕРОФИТИЗМ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ ИНТРОДУКЦИЕЙ НА ЮЖНЫЙ БЕРЕГ КРЫМА

Сложная и комплексная проблема засухоустойчивости растений имеет довольно большую историю изучения. Однако, несмотря на громадное количество фактического материала, накопленного как у нас, так и за рубежом, результаты исследований часто противоречивы, а выявление причин засухоустойчивости растений в настоящее время остается актуальной и далеко не разрешенной задачей биологической науки.

К познанию причин устойчивости растений к засухе исследователи подходили разными путями. Однако в наибольшей степени привлекали внимание изучение морфолого-анатомических приспособлений и особенностей водного режима растений в связи с их засухоустойчивостью.

Не случайно именно на этих показателях основаны почти все классификации при дифференциации растений на экологические типы. Уже давно было замечено, что форма и строение вегетативных органов обычно отражают приспособления к условиям увлажнения. Исходя из этого, делались попытки подразделить растения на «экологические группы», или типы [Де Кандоль (De Candolle, 1874); Друде (Drude, 1890); Шимпер (Schimper, 1898); Варминг, 1902; Иванов, 1922, 1923; Малеев, 1933; Шенников, 1950; Василевская, 1954; Григорьев, 1955; Генкель, 1960; Максимов, 1948; Шметхюзен, 1966 и др.]. В такие группы объединялись виды, которые экологически более или менее одинаково привязаны к важнейшему фактору местообитания — воде. В результате была создана целая система классификаций растений в зависимости от их гидрофильности.

Изучая различные неблизкородственные группы растений (преимущественно травянистые), исследователи строили классификации, основанные на экологических или физиологических признаках, что часто приводило к неоднородному пониманию качественной сущности приспособлений растений к условиям увлажнения.

В деле интродукции растений важен конечный результат приспособлений их к засухе. Основываясь на этом положении, мы принимаем следующую схему эволюционного ряда экологических типов для древесных растений по степени их гидрофильности:

| | | |
|-----------|---|---|
| Мезофиты | { | собственно мезофиты (теневыносливые или тенелюбивые) |
| | | ксеромезофиты различной степени ксерофитизации (световыносливые или светолюбивые) |
| Ксерофиты | { | гемиксерофиты |
| | | эвксерофиты (собственно ксерофиты) |
| | | аридофиты (пустынные растения) |

Эвксерофиты и аридофиты в естественной и культурной дендрофлоре Крыма не встречаются, собственно мезофитов здесь очень мало.

Растения каждой выделенной экологической группы характеризуются комплексом приспособлений, определяющим возможность существования данного вида при оптимальном варианте водного баланса.

В познании аппарата приспособлений экологических типов большое значение имеет теория ксероморфогенеза, впервые сформулированная А. Энглером (Engler, 1882) и развитая Э. Ф. Келлером (1928), А. А. Гроссгеймом (1950) и другими.

Результатом ксероморфогенеза явилось образование ксерофитов из мезофильной растительности третичного периода или же в связи с их эволюцией на месте и связанной в своем происхождении с древними аридными областями земного шара или морскими побережьями (Вульф, 1944).

В связи с историей изучения ксероморфогенеза у разных групп растений появился ряд понятий ксерофитов — растений засушливых областей, у которых под влиянием периодической или постоянной засухи и интенсивного освещения сформировались особенности онтогенеза с определенными морфолого-анатомическими и физиологическими приспособлениями к перенесению этих факторов среды (Визнер, 1889; Шимпер, 1898; Максимов, 1926; Генкель, 1946; Василевская, 1954, и др.).

Приспособления к перенесению засухи у растений различных экологических групп, очевидно, могут быть самыми разнообразными, и только целый их комплекс будет определять засухоустойчивость, или ксерофитность. Однако из комплекса признаков, определяющих засухоустойчивость растений, должны быть выделены ведущие и второстепенные. Морфолого-анатомические приспособления и способность растений «выгодно» регулировать свой водный баланс в засуху являются важными и часто ведущими показателями их засухоустойчивости.

В. Р. Заленский (1902, 1904, 1909) в результате своих классических исследований в области количественной анатомии растений впервые сформулировал понятие ксероморфизма, или ксероморфной структуры (I закон Заленского). Он показал, что листья верхних ярусов на побеге, развившиеся в условиях внешней и внутренней физиологической сухости и более интенсивного освещения, имеют целый ряд морфологических и анатомических признаков, отличающих их от листьев нижних ярусов, развившихся в более влажных условиях. Ксероморфные признаки В. Р. Заленский считал вообще свойственными засухоустойчивым растениям.

После работ В. Р. Заленского изучение ксероморфизма в экологической анатомии растений приобретает важное значение в связи

с диагностикой их засухоустойчивости (Высоцкий, 1894; Колкунов, 1905, 1928; Баранов, 1924; Василевская, 1938, 1940, 1954; Гурский, 1957 и другие).

Работы этих авторов показали, что развитие ксероморфных признаков у растений определено может показывать на степень их засухоустойчивости, так как они часто возникают под влиянием иссушающих факторов среды. Однако до настоящего времени изучение ксероморфизма растений в связи с их засухоустойчивостью является крайне сложной проблемой. Сложность ее разрешения усиливается существованием многообразных ксероморфных структур, их модификацией у растений различных экологических и систематических групп из разных ботанико-географических зон земного шара, а главное — частым несоответствием степени ксероморфности растений степени их ксерофитности.

Не случайно рядом авторов было констатировано, что «признаки Заленского» не всегда совпадают с засухоустойчивостью (Василевская, 1954), так как растения могут иметь ксероморфные черты, но не быть засухоустойчивыми (ксерофитными) и наоборот. Последнее зависит от многообразных причин: исторических и физиологических особенностей растений (усиление водоотдачи, повышение осмотического давления и способность переносить завядание), от их светолюбия, степени развития корневой системы, особенностей минерального питания и т. д. Очевидно, что на основе наличия только отдельных ксероморфных признаков у растений разных систематических групп еще нельзя с полной уверенностью судить об условиях их местообитания на родине.

Б. А. Келлер (1921, 1923, 1924, 1925) указывал, что использовать вместе признаки различных растений, это все равно, что пытаться соединить в одно целое части машин, хотя служащих одной цели, но по-разному построенных. Поэтому он считал, что в связи с многообразием путей ксерофитизации экологическое сравнение растений между собой должно проводиться в пределах одной и той же тесно родственной группы, например, видов в пределах рода. Такого же мнения придерживались Н. А. Максимов (1926) и В. К. Василевская (1938, 1940, 1954).

Дифференциация растений на экологические типы по физиологическим признакам осложняется большей изменчивостью последних по сравнению с признаками ксероморфными. Фундция организма лабильнее ее формы, поэтому морфологические признаки более консервативны, чем особенности организма физиологические или биохимические (Благовещенский, 1939, 1945).

Близкие анатомические коэффициенты еще не гарантируют идентичности физиологических процессов. Однако разнообразные типы ксероморфных структур растений несомненно влияют на ход многих физиологических процессов и, в особенности, на их водный режим (Лебединцева, 1929 — 1930; Крамер и Козловский, 1963). Попытки характеризовать водный режим растений общим содержанием воды привели к установлению важных понятий: водный баланс, водный дефицит, водоудерживающая способность.

В большом комплексе физиологических приспособлений, помогающих растению переносить неблагоприятное влияние засухи и нормально расти и развиваться в этих условиях, особенности водного режима растений являются ведущими показателями в физиологии засухоустойчивости. Не случайно по этому вопросу ведутся многочисленные исследования как у нас, так и за рубежом.

В результате изучения водного режима растений (преимущественно травянистых) в связи с их засухоустойчивостью накоплено огромное количество фактов, часто противоречивых и исключающих друг друга.

Следует выделить целый ряд работ Г. Н. Еремеева (1938, 1939, 1948, 1963, 1966) и Ю. Л. Цельникер (1955, 1958, 1960), посвященных методике изучения водного режима лесных, плодовых и декоративных древесных пород.

В познании же экологии интродуцированных древесных растений сделано очень мало. Оценка засухоустойчивости интродуцентов проводится преимущественно визуально и страдает элементами субъективности. Поэтому более быстрая и объективная диагностика засухоустойчивости растений с использованием косвенных методов экологической анатомии и физиологии имеет большое теоретическое и практическое значение.

Оценка стойкости интродуцентов по морфолого-анатомическим и физиологическим признакам, с учетом их ботанико-географического происхождения, позволяет также дифференцировать древесные растения на определенные экологические типы, что имеет большое значение при интродукции растений. Однако дифференциально-экологический метод в изучении новых растений еще мало применяется в ботанических садах Советского Союза. Н. И. Вавилов придавал большое значение дифференциальному экологическому подходу при интродукции не только целых групп растений, но и отдельных видов. Он писал: «...Нужен решительный перелом в подходе к самой интродукции — от вида в целом перейти к его дифференциальному пониманию, к учету экотипов...»^{*}).

Продолжая поиски в направлении ускоренной оценки засухоустойчивости интродуцированных вечнозеленых деревьев и кустарников в Крыму, мы использовали в данной работе некоторые методы экологической анатомии и физиологии.

Задачами нашей работы явилось:

1. Изучение ксероморфоза листьев интродуцированных вечнозеленых видов различного географического происхождения в пределах некоторых родов в связи с их засухоустойчивостью.
2. Изучение водного режима листьев вечнозеленых видов в связи с устойчивостью растений к засухе.

Объекты и методы

Объектами исследования служили недостаточно изученные или мало распространенные в Крыму, но ценные для культуры 36 вечнозеленых видов и одна разновидность — 9 деревьев, 3 деревца, 2 лианы, 23 кустарника, в том числе из Средиземноморья — 8 видов и одна разновидность, из Восточной Азии — 24 вида, из Северной Америки — 4 вида. Все изученные виды относятся к 13 родам и входят в состав следующих семейств: Rosaceae (Cotoneaster, Photinia) — 6 видов; Berberidaceae (Berberis, Mahonia) — 7 видов; Caprifoliaceae (Lonicera, Viburnum) — 6 видов; Aquifoliaceae (Ilex) — 5 видов; Oleaceae (Ligustrum) — 4 вида; Rhamnaceae (Ceanothus) — 2 вида; Fagaceae (Quercus) — 3 вида и одна разновидность; Anacardiaceae (Pistacia) — 1 вид; Ericaceae (Arbutus) — 1 вид; Cornaceae (Aucuba) — 1 вид.

^{*}) Н. И. Вавилов (1940). Интродукция растений в Советский период и ее результаты. Доклад на конф. ботан. садов при АН СССР. Избр. труды, т. 5. 1965.

Все опытные растения были подвергнуты ботанико-систематической проверке. Виды в пределах одного рода подбирались по методу экологических рядов или «пар» Келлера (1921, 1924), т. е. экологически контрастные или различного географического происхождения. В основу всех наблюдений и экспериментов положен общий сравнительно-экологический метод.

Фенологические наблюдения проводили преимущественно по общепринятой методике. Особое внимание обращалось на продолжительность роста побегов, период относительного покоя растений. Оценка засухоустойчивости видов проводили по четырехбалльной шкале (Кормилицын, 1960). Дополнительно наблюдали за продолжительностью жизни листа с целью выяснения периодичности листопада, связанного с вечнозеленостью исследуемых растений (Куликов, 1968а). Степень отверстости устьиц наблюдали методом инфильтрации (спирт, бензол, ксилол). В морфолого-анатомическое изучение листа мы включили определение площади пластинки листа и его объема, а также учет количества листьев на однолетних побегах в 30-кратной повторности; определение в 15-кратной повторности толщины листовой пластинки и всех составляющих ее элементов (верхняя и нижняя кутикула, верхняя и нижняя эпидерма, палисадная и губчатая ткани) и определение количества устьиц на 1 мм² поверхности листа. Всего было сделано 4995 микроизмерений. Учитывалось также отношение палисадной ткани к губчатой и индекс листа $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$, по Гурскому (1965).

Общее морфолого-анатомическое описание листа проводили по Федорову и др. (1956) и Гзыряну (1959). В работе учтены также методические указания В. Р. Заленского (1904), Б. А. Келлера (1940), Е. А. Мокеевой (1948), Л. И. Липаевой (1952), А. М. Шутяева (1960), Г. И. Маргайлик (1965).

Поперечные срезы делали со свежесобранных листьев среднего яруса побега на замораживающем микротоме с 3 участков средней части листовой пластинки: между краем листа и главной жилкой; с участка, включающего главную жилку, и с края листа. Срезы просматривались под микроскопом в темной комнате с помощью рисовального аппарата РА-5. Листья и их поперечные срезы фотографировались проекционным и контактным способами.

При изучении водного режима изолированных листьев древесных растений в связи с их засухоустойчивостью учитывалось общее содержание воды в листьях и динамика их суточной водоотдачи летом (июнь, июль, август) по методике, принятой в отделе дендрологии Никитского ботанического сада (Кормилицын, Марченко, 1960); скорость потери воды листьями и их репаративная способность определялись после суточного завядания в засуху (Куликов, 1969 б).

Все полученные экспериментальные данные обрабатывались обычным методом математической статистики. Для более быстрого и объективного анализа полученной информации использован метод перфокарт (Куликов, 1969 в).

КСЕРОМОРФОЗ ЛИСТА ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ КСЕРОФИТНОСТЬЮ

Сравнительно-экологическое изучение вечнозеленых деревьев и кустарников в пределах 13 родов дало нам достаточный фактический материал, чтобы сделать общие выводы, касающиеся ксероморфоза видов в пределах рода в связи с их ксерофитностью, а

также дать оценку использованных показателей экологической анатомии и физиологии при дифференциации растений на экологические типы.

В результате наблюдений установлено, что для изученных вечнозеленых древесных растений общими и преобладающими морфолого-анатомическими признаками являются: лист цельный, жестколистный, гладкий; с восковым налетом, сверху блестящий темно-зеленый, кожистый, густота сети жилок небольшая, кутикула толщиной 10—20 м, эпидерма однослойная; верхние покровные ткани более развиты, чем нижние; клетки однослойной эпидермы толстостенные, иногда одревесневшие; мезофилл листа дорзивентральный, многослойный; палисадная ткань двухслойная, часто занимающая меньше половины толщины мезофилла; колленхимный вырост жилок I и II порядков односторонний, с хорошо развитыми проводящими пучками и склеренхимной обкладкой со стороны флоэмы; мелкие проводящие пучки погружены в мезофилл; значения индекса $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$ высокие (70—100 и более).

Таким образом, виды различного географического происхождения характеризуются сходством не только внутреннего, но и внешнего строения листа.

Тенденция к параллелизму в строении листа у вечнозеленых видов, принадлежащих к различным родам, по-видимому, является результатом сходных условий произрастания их на родине. Так же как нижние листья растений являются наиболее примитивными, обладая наименьшей пластичностью (Александров и Цхакая, 1926), у листьев вечнозеленых растений, относящихся к исходным жизненным формам покрытосемянных — вечнозеленым, наблюдается стойкость в анатомической структуре листа и особенно в строении хлоренхимы. Вероятно, все рассматриваемые нами вечнозеленые виды относятся к консервативной биологической группе растений, тяготеющей по своему происхождению к мезофитной флоре третичного периода. Замечено, что в строении листа изученных видов обращает на себя внимание сочетание как мезоморфных, так и ксероморфных признаков. Сохранение мезоморфных черт, в особенности в строении хлоренхимы, отражает генетические связи вечнозеленых растений с их мезофитными предками. Как указывал Б. А. Келлер (1929, цитируется по Поплавской, 1948), «...каждый вид имеет свою очень длинную историю. Он принес из глубины времен остатки приспособлений к прежним, часто существенно иным климатическим, почвенным и биологическим условиям». Следовательно, и ксероморфность листьев вечнозеленых растений могла возникнуть под влиянием разнообразных факторов.

Например, ксероморфные признаки у листа изученных древесных растений (толстая кутикула, кожистость листа, восковой налет, наличие механических волокон и одревеснение тканей), возможно, возникли не только под влиянием иссушающих факторов среды, а обязаны своим появлением субтропическому происхождению, вечнозелености, большой продолжительности жизни листа (Куликов, 1969 а). В настоящих и прошлых влажных климатах Земли эти ксероморфные приспособления могли возникнуть не как средства защиты от засухи, а наоборот, как приспособления, ослабляющие чрезмерное пропитывание тканей листа водой, или как средства защиты от механических повреждений листа сильным дождем или ветром («архитектурный ксероморфизм»). Так, изученные устойчиво-вечнозеленые растения с многолетними листьями (дубы, падубы, магонии, некоторые барбарисы)

обыкновенно имеют более высокие показатели ксероморфоза, по сравнению с другими вечнозелеными видами (кизильники, жимолость и др.), продолжительность жизни листа которых не превышает двух лет. Многослойность хлоренхимы, как ксероморфный признак, у многих вечнозеленых растений (преимущественно у восточноазиатских), возможно, связана с накоплением в ней запасных веществ, в частности крахмала.

Однако продолжительность и пути эволюции растений, их современная география часто могут определить общность и различия в эколого-анатомической специализации не только отдельных видов, но и целых родов. Так, изученные представители родов *Berberis*, *Cotoneaster*, *Ilex*, *Ligustrum*, *Lonicera*, *Viburnum* стойко сохранили в строении хлоренхимы мезоморфные черты. Это объясняется мезофильным направлением их развития в малоизменившейся среде, преимущественно в третичной флоре Восточной Азии. Представители же родов *Quercus* и *Ceanothus* имеют выраженную ксероморфную структуру, сформировавшуюся в процессе длительной их эволюции в условиях субаридных субтропиков Средиземноморья и Калифорнии. Поэтому изученные дубы и цеанотусы пошли по ксерофильному пути развития. Различные пути ксерофитизации определили также и разную направленность ксероморфоза и связанную с ним ксерофитность у видов в пределах родов. Мы наблюдаем (табл. 1, 2; рис. 1), что с возрастанием степени ксеро-

Таблица 1

Изменение количественно-морфологических показателей листа вечнозеленых древесных видов с увеличением их засухоустойчивости в пределах рода

| В и д | Площадь листа, см^2 $M \pm m$ | Объем листа, см^3 | Зеленая масса листьев на однолетних побегах, г | Количество | |
|-----------------------------------|---|----------------------------|---|-------------|--------------------|
| | | | | Поверхность | устьиц |
| | | | | объем | на 1 м^2 |
| <i>Aucuba japonica</i> . . . | 83,4±4,3 | 2,5 | 1,5 | 67,1 | 139 |
| <i>Arbutus andrachne</i> . . . | 23,3±1,2 | 0,7 | — | 70,4 | 210 |
| <i>Berberis coxii</i> | 6,0±0,34 | 0,1 | 4,0 | 93,8 | 140 |
| <i>B. veitchii</i> | 5,8±0,3 | 0,2 | 11,4 | 73,7 | 285 |
| <i>B. julianae</i> | 15,5±1,0 | 0,5 | 18,6 | 60,6 | 330 |
| <i>B. soulieana</i> | 8,3±0,5 | 0,4 | 11,4 | 45,0 | 350 |
| <i>B. wilsonae</i> | 1,1±0,04 | 0,04 | 4,4 | 61,0 | — |
| <i>Ceanothus arboreus</i> . . . | 7,8±0,3 | 0,1 | 2,4 | 109,2 | 190 |
| <i>C. thyrsiflorus</i> | 4,7±0,2 | 0,1 | 0,8 | 120,6 | 160 |
| <i>Cotoneaster henryanus</i> . . | 37,8±3,7 | 0,7 | 4,0 | 115,2 | 165 |
| <i>C. serotinus</i> | 26,1±1,0 | 0,6 | 6,0 | 87,9 | 360 |
| <i>C. salicifolius</i> | 11,4±0,5 | 0,3 | 4,9 | 85,6 | 378 |
| <i>C. glaucophyllus</i> | 13,8±0,6 | 0,4 | 3,3 | 68,9 | 160 |
| <i>C. harrovianus</i> | 6,0±0,3 | 0,2 | 1,8 | 64,8 | 330 |
| <i>Ilex opaca</i> | 18,6±1,0 | 0,7 | 3,6 | 52,7 | 170 |
| <i>I. perado</i> | 8,2±0,4 | 0,3 | 1,6 | 52,5 | 260 |
| <i>I. cornuta</i> | 13,8±0,7 | 0,6 | 5,0 | 45,6 | 207 |

| Вид | Площадь листа, см ² M ± m | Объем листа, см ³ | Зеленая масса листьев на однолетних побегах, г | Поверхность объем | Количество устьиц на 1 мм ² |
|-------------------------------|---|------------------------------|--|-------------------|--|
| <i>I. aquifolium</i> | 17,5±0,9 | 1,0 | — | 35,0 | 330 |
| <i>I. aq. latifolia</i> | 71,4±3,6 | 3,3 | 16,5 | 43,7 | 120 |
| <i>Ligustrum sempervirens</i> | 4,2±0,2 | 0,2 | 1,5 | 35,4 | 300 |
| <i>L. sinense</i> | 13,1±0,6 | 0,3 | 3,1 | 76,1 | 240 |
| <i>L. delavayanum</i> | 2,3±0,37 | 0,1 | 1,5 | 96,0 | 190 |
| <i>L. henryi</i> | 5,2±0,2 | 0,01 | 0,12 | 101,1 | 145 |
| <i>Lonicera henryi</i> | 26,0±2,2 | 0,7 | 9,5 | 71,9 | 190 |
| <i>L. pileata</i> | 1,6±0,08 | 0,05 | 1,3 | 67,4 | 160 |
| <i>L. etrusca</i> | 8,3±0,4 | 0,1 | — | 128,8 | 160 |
| <i>Mahonia fortunei</i> | 66,4±5,6 | 1,9 | 9,5 | 69,7 | 370 |
| <i>M. swaseyi</i> | 15,5±0,6 | 0,4 | 4,1 | 84,7 | 200 |
| <i>Photinia serrulata</i> | 36,0±1,1 | 1,7 | 8,3 | 43,8 | 280 |
| <i>Pistacia lentiscus</i> | 15,5±0,8 | 0,4 | 7,6 | 69,9 | 320 |
| <i>Quercus rotundifolia</i> | 6,4±0,4 | 0,1 | 0,5 | 118,0 | 1026 |
| <i>Q. ilex angustifolia</i> | 11,3±0,6 | 0,2 | 2,1 | 98,1 | 598 |
| <i>Q. ilex</i> | 11,3±0,5 | 0,3 | 2,2 | 81,7 | 376 |
| <i>Q. coccifera</i> | 8,1±0,8 | 0,2 | 2,1 | 86,4 | 220 |
| <i>Viburnum awabucki</i> | 41,6±1,8 | 1,6 | 8,0 | 52,3 | 130 |
| <i>V. utile</i> | 12,3±0,44 | 0,3 | 2,7 | 82,9 | 320 |
| <i>V. tinus</i> | 16,3±1,2 | 0,6 | — | 91,5 | 160 |

фитности у видов в пределах родов *Berberis*, *Ilex*, *Quercus* увеличиваются зеленая масса листьев на однолетних побегах и толщина листа за счет увеличения размеров клеток мезофилла или количества его слоев (*Quercus*), усиливается развитие палисады за счет удлинения ее клеток (*Quercus*, *Ilex*) или увеличения ее слоев (*Berberis*); уменьшается значение индекса $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$. Изменчивость ксероморфоза у представителей родов *Ceanothus*, *Cotoneaster*, *Ligustrum*, *Lonicera*, *Mahonia*, *Viburnum* имеет уже другую направленность. Так, с возрастанием степени ксерофитности у видов в пределах этих родов отмечается уменьшение площади и объема листа, зеленой массы листьев на однолетних побегах, количества устьиц на 1 мм² поверхности листа (исключая *Viburnum*), толщины листа (исключая *Cotoneaster*, *Mahonia*) за счет уменьшения числа слоев клеток в мезофилле или размеров его клеток и увеличение значений индекса $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$ (исключая *Cotoneaster*), а также отношения палисадной ткани к губчатой за счет увеличения размеров клеток палисады при неизменности числа ее слоев.

Таким образом, учитывая различную направленность ксероморфоза у видов в пределах различных родов (см. рис. 1), диагностическими

Таблица 2

Изменение количественно-анатомических показателей листа вечнозеленых видов с увеличением их засухоустойчивости в пределах рода

| Вид | Толщина листа, м ± m | Толщина куткулы | | Толщина эпидермы | | Общая толщина покровных тканей, м | Кол-во слоев мезофилла | Кол-во слоев палисадной ткани | Палисада губчатая |
|------------------------------|----------------------|------------------|-----------------|-------------------|------------------|-----------------------------------|------------------------|-------------------------------|-------------------|
| | | верхней, м ± m | нижней, м ± m | верхней, м ± m | нижней, м ± m | | | | |
| <i>Aucuba japonica</i> | 309,2±1,4 100% | 5,7±0,3 1,9% | 4,0±0,4 1,3% | 18,1±0,8 5,8% | 11,9±0,4 3,8% | 36,6 12,8% | 10 | (1) | 0,11 |
| <i>Arbutus andrachne</i> | 288,9±5,1 100% | 3,5±0,3 1,2% | 5,4±0,1 1,8% | 18,7±0,2 6,4% | 11,0±0,4 3,8% | 38,6 13,2% | 7 | 2(3) | 1 |
| <i>Berberis coxii</i> | 221,4±3,0 100% | 7,1±0,2 3,2% | 5,9±0,2 2,7% | 9,9±0,2 4% | 9,7±0,2 4% | 32,7 13,9% | 10 | 2 | 0,6 |
| <i>B. veitchii</i> | 273,4±2,1 100% | 12,2±0,4 4,4% | 5,3±0,4 2% | 11,8±0,5 4,3% | 10,1±0,4 3,9% | 39,4 14,6% | 11(9) | 2(3) | 0,7 |
| <i>B. julianae</i> | 339,4±1,2 100% | 7,7±0,4 2,3% | 3,7±0,3 1,1% | 29,2±0,46 8,6% | 9,7±0,4 2,9% | 50,2 14,9% | 9 | 3 | 0,7 |
| <i>B. soulacana</i> | 457,4±4,7 100% | 5,9±0,1 1,3% | 8,1±0,5 1,7% | 29,0±0,47 6% | 10,2±0,53 2% | 53,3 11% | 8(9) | 3 | 0,8 |
| <i>B. wilsonae</i> | 328,4±4,6 100% | 6,3±0,2 1,9% | 3,3±0,2 1,0% | 10,4±0,1 3% | 5,7±0,1 1,7% | 25,6 7,6% | 7 | 2(3) | 0,9 |
| <i>Ceanotus arboreus</i> | 187,8 100% | 6,2 3,3% | 4,7 2,5% | 17,8 9,5% | 11,7 6,2% | 40,3 21,5% | 7(6) | 6(7) | — |
| <i>C. thyrsoflorus</i> | 174,5±2,1 100% | 5,3±0,2 3% | 4,9±0,4 3% | 23,8±0,7 14% | 9,2±0,5 5,3% | 43,1 25,3% | 6(7) | 6(7) | — |
| <i>Cotoneaster henryanus</i> | 173,5±2,6 100% | 3,8±0,3 2,2% | 5,5±0,2 3,1% | 36,0 20,7% | 9,0±0,4 3,7% | 54,3 39,7% | 6 | 2 | 0,9 |

| Вид | Толщина листа, μ M ± m | | Толщина кутиклы | | | | Толщина эпидермы | | | | Общая толщина покровных тканей, μ | Кол-во слоев мезофилла | Кол-во слоев палисадной ткани | Палисада губчатая |
|------------------------------------|-------------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|---------------------------------------|------------------------|-------------------------------|-------------------|
| | верхней, μ M ± m | нижней, μ M ± m | верхней, μ M ± m | нижней, μ M ± m | верхней, μ M ± m | нижней, μ M ± m | верхней, μ M ± m | нижней, μ M ± m | | | | | | |
| | | | | | | | | | верхней, μ M ± m | нижней, μ M ± m | | | | |
| <i>C. serotinus</i> | 229,7 ± 1,8 100% | 5,2 ± 0,2 2,3% | 9,5 ± 0,4 4,1% | 5,2 ± 0,2 2,3% | 32,7 ± 0,8 13,3% | 5,7 ± 0,2 2,5% | 53,1 22,2% | 6 | 2 | 1,3 | | | | |
| <i>C. salicifolius</i> | 235,2 ± 8,0 100% | 2,9 ± 0,3 1,2% | 6,0 ± 0,3 2,6% | 2,9 ± 0,3 1,2% | 25,6 ± 0,4 13,2% | 6,8 ± 0,4 3% | 41,3 20% | 6 | 2 | 1,1 | | | | |
| <i>C. glaucophyllus</i> | 302,5 ± 2,9 100% | 4,2 ± 0,1 1,4% | 8,6 ± 0,4 2,8% | 4,2 ± 0,1 1,4% | 37,2 ± 0,5 13% | 5,7 ± 0,2 1,8% | 50,1 19% | 6 | 2 | 1,2 | | | | |
| <i>C. harrovianus</i> | 314,7 ± 3,7 100% | 5,9 ± 0,2 1,8% | 7,0 ± 0,3 2,2% | 5,9 ± 0,2 1,8% | 33,9 ± 1,2 9,9% | 6,4 ± 0,3 1,1% | 53,1 15,0% | 6 | 2 | 1,4 | | | | |
| <i>Ilex opaco</i> | 384,9 ± 5,5 100% | 11,8 3,1% | 11,8 3,1% | 11,8 3,1% | 30,5 ± 0,5 8% | 10,5 ± 0,8 2,5% | 64,6 16,7% | 15 | 3 | 0,4 | | | | |
| <i>I. perado</i> | 389,4 ± 2,6 100% | 12,5 ± 0,2 3,2% | 12,9 ± 0,6 3,3% | 12,5 ± 0,2 3,2% | 34,0 ± 0,3 9% | 11,3 ± 2,3 3% | 70,8 18,5% | 12 | 2(3) | 0,5 | | | | |
| <i>I. cornuta</i> | 449,6 ± 2,9 100% | 6,2 ± 0,1 1,4% | 6,2 ± 0,1 1,4% | 6,2 ± 0,1 1,4% | 25,2 ± 0,7 5,6% | 11,9 ± 0,3 2,6% | 51,9 11,6% | 15 | 3 | 0,4 | | | | |
| <i>I. aquifolium</i> | 588,8 ± 9,1 100% | 10,5 ± 0,3 1,7% | 10,5 ± 0,3 1,7% | 11,8 ± 0,1 1,9% | 10,4 ± 0,3 1,7% | 10,5 ± 0,4 1,7% | 43,2 7% | 17(18) | 3 | 0,3 | | | | |
| <i>I. aqu. latifolia</i> | 461,8 ± 3,1 100% | 14,9 ± 0,3 3,2% | 14,9 ± 0,3 3,2% | 13,6 ± 0,5 3% | 14,8 ± 0,7 3,2% | 9,4 ± 0,4 2% | 52,6 11,4% | 17(18) | 3 | 0,4 | | | | |
| <i>Ligustrum sempervirens</i> | 591,6 ± 4,6 100% | 10,3 ± 0,4 1,7% | 10,3 ± 0,4 1,7% | 5,4 ± 0,3 0,9% | 38,5 ± 0,8 6,5% | 20,8 ± 0,8 3,5% | 75,2 12,6% | 11 | 3(2) | 0,5 | | | | |

| Вид | Толщина листа, μ M ± m | | Толщина кутиклы | | | | Толщина эпидермы | | | | Общая толщина покровных тканей, μ | Кол-во слоев мезофилла | Кол-во слоев палисадной ткани | Палисада губчатая |
|-------------------------------------|-------------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|---------------------------------------|------------------------|-------------------------------|-------------------|
| | верхней, μ M ± m | нижней, μ M ± m | верхней, μ M ± m | нижней, μ M ± m | верхней, μ M ± m | нижней, μ M ± m | верхней, μ M ± m | нижней, μ M ± m | | | | | | |
| | | | | | | | | | верхней, μ M ± m | нижней, μ M ± m | | | | |
| <i>L. sinense</i> | 269,4 ± 1,8 100% | 4,3 ± 0,3 1,6% | 4,3 ± 0,3 1,6% | 1,0 ± 0,1 0,3% | 18,0 ± 0,8 6,7% | 15,1 ± 0,8 5,6% | 38,4 14,2% | 7(8) | 2 | 0,7 | | | | |
| <i>L. delavayanum</i> | 226,6 ± 3,8 100% | 11,7 ± 0,1 5,1 | 11,7 ± 0,1 5,1 | 11,3 ± 0,1 5% | 13,7 ± 0,5 6% | 9,0 ± 0,4 4% | 45,8 20,1% | 7(8) | 2(3) | 1,2 | | | | |
| <i>L. henryi</i> | 200,5 ± 2,1 100% | 6,1 ± 0,1 3% | 6,1 ± 0,1 3% | 5,2 ± 0,2 2,6% | 10,6 ± 0,4 5,0% | 9,8 ± 0,4 4,9% | 31,7 15,5% | 6 | 2 | 1,3 | | | | |
| <i>Lonicera henryi</i> | 282,8 ± 11,8 100% | 9,8 ± 0,7 3,5% | 9,8 ± 0,7 3,5% | 1,6 ± 0,6 1,6% | 18,0 ± 0,8 6,3% | 12,7 ± 0,4 4,5% | 45,1 15,9% | 9 | 2 | 0,8 | | | | |
| <i>L. pileata</i> | 287,9 ± 10,9 100% | 5,14 1,8% | 5,14 1,8% | 1,92 0,7% | 28,5 9,9% | 16,9 5,9% | 52,5 18,3% | 9 | 3 | 1,1 | | | | |
| <i>L. etrusca</i> | 162,8 ± 14,7 100% | 4,7 ± 0,1 3% | 4,7 ± 0,1 3% | 2,4 ± 0,1 1,4% | 24,7 ± 0,6 15% | 10,8 ± 0,4 6,6% | 42,5 26% | 9 | 3 | 1,0 | | | | |
| <i>Mahonia fortunei</i> | 287,5 ± 2,5 100% | 5,3 ± 0,2 2,0% | 5,3 ± 0,2 2,0% | 2,4 ± 0,2 0,9% | 22,1 ± 0,2 8,0% | 6,9 ± 0,2 2,4% | 36,8 13,3% | 10 | 2 | 0,5 | | | | |
| <i>M. swaseyi</i> | 242,3 ± 3,1 100% | 5,6 ± 0,2 2,3% | 5,6 ± 0,2 2,3% | 4,3 ± 0,3 1,8% | 21,5 ± 0,2 8,9% | 18,1 ± 0,8 7,5% | 49,5 20,5% | 7 | 2(3) | 0,9 | | | | |
| <i>Photinia serrulata</i> | 464,1 ± 3,0 100% | 10,3 ± 0,3 2,2% | 10,3 ± 0,3 2,2% | 7,7 ± 0,3 1,7% | 17,4 ± 0,3 4,9% | 10,3 ± 0,4 2,2% | 45,8 11% | 14 | 3 | 1,0 | | | | |
| <i>Pistacia lentiscus</i> | 291,2 ± 4,6 100% | 5,8 ± 0,07 2% | 5,8 ± 0,07 2% | 5,8 ± 0,1 2% | 13,8 ± 0,5 4,7% | 13,7 ± 0,6 4,6% | 39,1 13,3% | 6 | 2(3) | 0,8 | | | | |

| Вид | Толщина листа, μ $M \pm m$ | Толщина кутикулы | | Толщина эпидермы | | Общая толщина покровных тканей, μ | Кол-во слоев мезофиллы | Кол-во слоев палисады по тканям | Палисада губчатая |
|-----------------------------|-----------------------------------|-----------------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------------|---------------------------------------|------------------------|---------------------------------|-------------------|
| | | верхний, μ $M \pm m$ | нижний, μ $M \pm m$ | верхний, μ $M \pm m$ | нижний, μ $M \pm m$ | | | | |
| <i>Quercus rotundifolia</i> | $173,8 \pm 3,7$ 100% | $6,2 \pm 0,1$ 3,5% | $4,0 \pm 0,2$ 2,3% | $8,9 \pm 0,5$ 5,1% | $5,7 \pm 0,2$ 3,2% | 24,8 14,1% | 5 | 5 | — |
| <i>Q. ilex angustifolia</i> | $207,3 \pm 2,6$ 100% | $1,4 \pm 0,2$ 5,5% | $5,0 \pm 0,2$ 2,4% | $10,2 \pm 0,4$ 5% | $6,1 \pm 0,1$ 3% | 32,7 15,9% | 5 | 5 | — |
| <i>Q. ilex</i> | $251,0 \pm 2,7$ 100% | $7,5 \pm 0,4$ 3% | $5,4 \pm 0,3$ 2,1% | $10,6 \pm 0,4$ 4% | $6,1 \pm 0,1$ 2,4 | 29,7 11,5% | 5 | 5 | — |
| <i>Q. coccifera</i> | $240,7 \pm 2,4$ 100% | $9,7 \pm 0,6$ 4,0% | $6,8 \pm 0,4$ 2,8% | $10,4 \pm 0,4$ 4,0% | $9,2 \pm 0,4$ 3,8% | 36,2 14,6% | 6 | 6 | — |
| <i>Viburnum awabucki</i> | $386,7 \pm 8,3$ 100% | $7,3 \pm 0,6$ 1,9% | $5,7 \pm 0,1$ 1,4% | $35,4 \pm 0,4$ 9% | $11,1 \pm 0,4$ 2,9% | 59,5 15,2% | 10 | 2 | 0,6 |
| <i>V. utile</i> | $246,5 \pm 0,7$ 100% | 12,1 5,0% | $5,0 \pm$ 1,9% | 16,5 6,7% | 6,5 2,6% | 40,2 16,2% | 8 | 2 | 1,0 |
| <i>V. tinus</i> | $217,5 \pm 3,5$ 100% | $8,0 \pm 0,5$ 3,6% | 6,3 2,9% | $17,4 \pm 0,2$ 8% | $12,3 \pm 0,6$ 5,7% | 44,0 20,2% | 6 | 1(2) | 0,7 |

| Род | Площадь листа | Объем листа | Зеленая масса листьев на однолетних побегах | Площадь поверхности - объем | Количество устьиц | Толщина листа | Толщина кутикулы | | | Толщина эпидермы | | | Общая толщина покровных тканей | Кол-во слоев мезофиллы | Кол-во слоев палисады по тканям | Палисада губчатая | |
|------------------|---------------|-------------|---|-----------------------------|-------------------|---------------|------------------|--------|-------|------------------|--------|-------|--------------------------------|------------------------|---------------------------------|-------------------|---|
| | | | | | | | Верхняя | Нижняя | Общая | Верхняя | Нижняя | Общая | | | | | |
| <i>Quercus</i> | ○ | ○ | △ | ▽ | △ | △ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |
| <i>Q. ilex</i> | ○ | ○ | △ | ▽ | △ | △ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |
| <i>Mahonia</i> | ○ | ○ | △ | ▽ | △ | △ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |
| <i>Ilex</i> | ○ | ○ | △ | ▽ | △ | △ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |
| <i>Ceanothus</i> | ○ | ○ | △ | ▽ | △ | △ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |
| <i>Colanthe</i> | ○ | ○ | △ | ▽ | △ | △ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |
| <i>Ligustrum</i> | ○ | ○ | △ | ▽ | △ | △ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |
| <i>Lonicera</i> | ○ | ○ | △ | ▽ | △ | △ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |
| <i>Viburnum</i> | ○ | ○ | △ | ▽ | △ | △ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

- △ - количественное увеличение морфологических признаков с возрастанием засухоустойчивости внутри рода. ○ - неизменность признаков при увеличении засухоустойчивости.
- ▽ - обратная зависимость. ○ - закономерности нет.

Рис. 1. Изменчивость и параллелизм ксероморфоза в пределах некоторых родов.

комплексными признаками степени засухоустойчивости для близкородственных видов могут являться: объем листа, но не его площадь (рис. 2—4); зеленая масса листьев на однолетних побегах, значение индекса $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$, толщина листа, число слоев клеток в мезофилле, степень развития палисады. Следует различать функциональную зна-



a × 1



b × 120

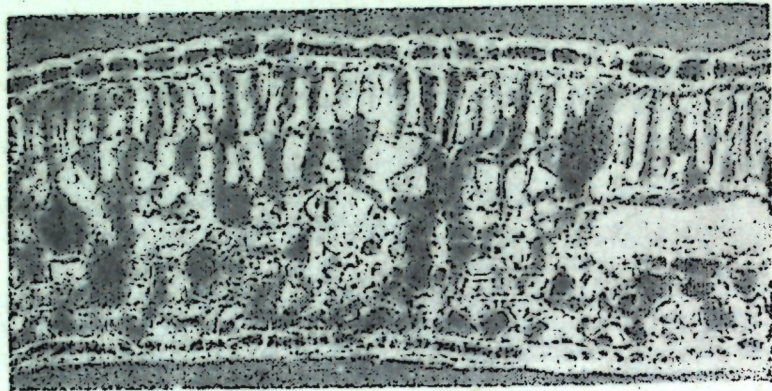


c × 120

Рис. 2. Общий вид листа *Ligustrum henryi* (a); поперечный разрез его средней части (b).



a × 1



b × 120

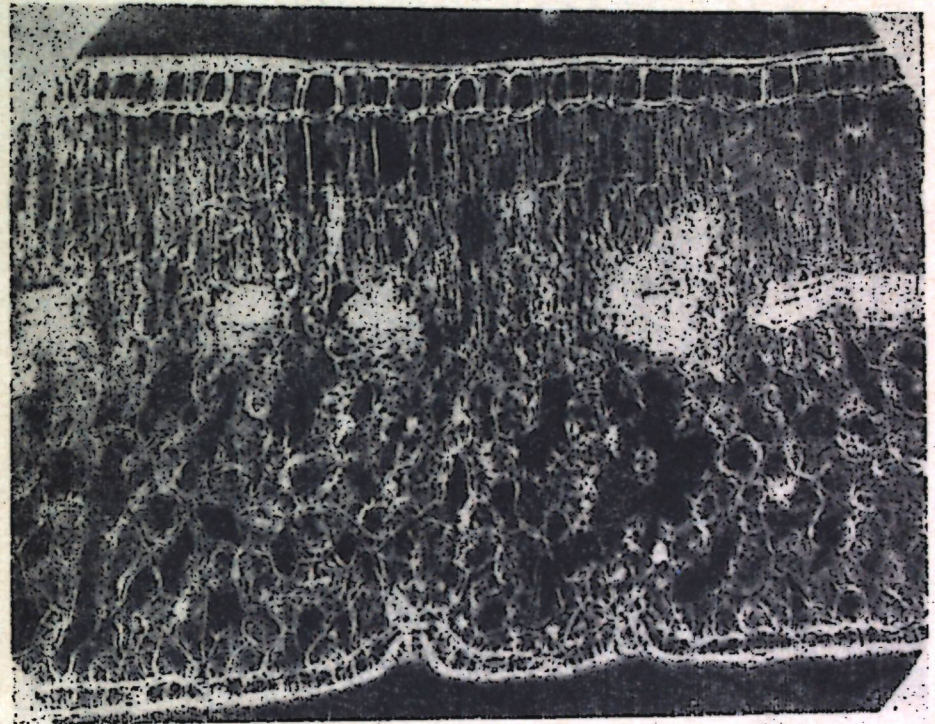
Рис. 3. Общий вид листа *Ligustrum sinense* (a); поперечный разрез его средней части (b).

чимость верхней и нижней кутикулы и эпидермы. По-видимому, у видов даже в пределах рода отдельные анатомические элементы проводящих тканей будут иметь различное значение в их засухоустойчивости. Количество устьиц, и в особенности общая толщина кутикулы и эпидермы, не являются надежными показателями степени ксерофитности видов в пределах рода. Так например, незасухоустойчивая жимолость Генри имеет более развитую кутикулу и большее количество устьиц по сравнению с засухоустойчивой жимолостью этрусской. Так как ксероморфоз видов в пределах рода имеет различную направленность, степень их ксерофитности часто не совпадает с ксероморфными признаками Заленского, характерными для засухоустойчивых растений.

Случай несовпадения признаков ксероморфности с ксерофитностью у изученных нами видов объясняется многообразием аппарата приспособлений растений к засухе, сформировавшегося в процессе длительной их эволюции на родине. Например, развитие длинной и разветвленной корневой системы (земляничник мелкоплодный); сокращение транспирирующей поверхности листьев путем листопада перед засухой (земляничник мелкоплодный, дубы, падубы и др.) или уменьшения поверхности их нагрева путем поворачивания листьев ребром к солнцу, складыванием вдоль главной жилки (жимолость этрусская, фиесташка мастиковая, жимолость шапочная); высокое осмотическое давление (калина вечнозеленая, дуб каменный, падубы); хорошая реакция устьиц на изменения влажности воздуха и освещенности; регулирова-

ние водного баланса листьев путем экономного расходования воды во время засухи при помощи значительного развития водоудерживающих сил тканей (калина, падубы) — все эти разнообразные экологические приспособления по II закону Заленского (1922), могут сводить до минимума развитие ксероморфных признаков листа у ксерофитных растений.

a × 1



b × 120

Рис. 4. Общий вид листа *Ligustrum sempervirens* (a); поперечный разрез его средней части (b).

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ЛИСТЬЕВ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ КСЕРОФИТНОСТЬЮ

Наши наблюдения показали, что абсолютное содержание воды в листьях и их суточная водоотдача, степень изменчивости этих признаков в течение лета, скорость потери воды листьями в засуху и их репаративная способность после завядания — все эти особенности водного режима листьев могут в большей или меньшей мере характеризовать степень засухоустойчивости видов в пределах рода. Следует отметить, что общее содержание воды в листьях и их суточная водоотдача являются в некоторой степени признаками, характерными для отдельных родов. Они имеют, как правило, не только близкие абсолютные величины, но и близкую направленность в летний период у видов в пределах рода (табл. 3).

Таблица 3

Суточная водоотдача листьев вечнозеленых древесных растений
и общее содержание воды в них в летний период

| В и д | Год наблюдений | Водоотдача, % от сырого веса | | | VIII VI | Общее содержание воды, % от сырого веса | | | VIII VI |
|------------------------------|----------------|------------------------------|-----|------|---------|---|-----|------|---------|
| | | VI | VII | VIII | | VI | VII | VIII | |
| | | | | | | | | | |
| <i>Aucuba japonica</i> | 1959 | 8,3 | — | 11,2 | 1,3 | — | — | — | — |
| | 1963 | 16,0 | — | 20,5 | 1,3 | — | — | — | — |
| <i>Arbutus andrachne</i> | 1964 | 21,5 | — | 17,0 | 0,8 | — | — | — | — |
| | 1965 | 14,1 | — | 17,2 | 1,2 | — | — | — | — |
| <i>Berberis coxii</i> | 1965 | 23 | 31 | 33 | 1,4 | 67 | 66 | 64 | 0,9 |
| | 1966 | 34 | 33 | 28 | 0,8 | 75 | 55 | 67 | 0,9 |
| <i>B. veitchii</i> | 1965 | 27 | 31 | 37 | 1,5 | 69 | 67 | 69 | 0,9 |
| | 1966 | 26 | 28 | 29 | 1,1 | 75 | 71 | 61 | 0,8 |
| <i>B. julianae</i> | 1965 | 22 | 11 | 20 | 0,9 | 68 | 58 | 57 | 0,8 |
| | 1966 | 12 | 12 | 8 | 0,7 | 67 | 56 | 54 | 0,8 |
| <i>B. soulieana</i> | 1965 | 16 | 21 | 18 | 1,1 | 63 | 79 | 63 | 1,0 |
| | 1966 | 19 | 16 | 17 | 0,9 | 69 | 70 | 63 | 0,9 |
| <i>B. wilsonae</i> | 1965 | 34 | 46 | 46 | 1,4 | 59 | 69 | 67 | 1,1 |
| | 1966 | 46 | 46 | 31 | 0,7 | 72 | 69 | 67 | 0,8 |
| <i>Ceanothus arboreus</i> | 1965 | 54 | 54 | 47 | 0,9 | 66 | 63 | 58 | 0,9 |
| | 1966 | 50 | 50 | 40 | 0,8 | 64 | 63 | 58 | 0,9 |
| <i>C. thyrsiflorus</i> | 1965 | 40 | 38 | 38 | 0,9 | 60 | 66 | 58 | 0,9 |
| | 1966 | 37 | 37 | 29 | 0,8 | 66 | 63 | 60 | 0,9 |
| <i>Cotoneaster henryanus</i> | 1965 | 31 | 48 | 49 | 1,6 | 57 | 62 | 58 | 1,2 |
| | 1966 | 27 | 39 | 35 | 1,3 | 63 | 61 | 58 | 0,9 |
| <i>C. serotinus</i> | 1965 | 20 | 26 | 23 | 1,1 | 61 | 59 | 56 | 0,9 |
| | 1966 | 25 | 26 | 18 | 0,7 | 64 | 60 | 57 | 0,9 |
| <i>C. salicifolius</i> | 1955 | 22 | 21 | 23 | 1,0 | 59 | 53 | 52 | 0,9 |
| | 1966 | 21 | 22 | 18 | 0,9 | 60 | 54 | 50 | 0,8 |
| <i>C. glaucophyllus</i> | 1965 | 31 | 23 | 27 | 0,9 | 65 | 60 | 57 | 0,9 |
| | 1966 | 32 | 32 | 20 | 0,6 | 66 | 62 | 59 | 0,9 |
| <i>C. harrovianus</i> | 1965 | 30 | 27 | 27 | 0,9 | 64 | 56 | 54 | 0,8 |
| | 1966 | 20 | 19 | 19 | 0,9 | 57 | 56 | 50 | 1,05 |
| <i>Ilex opaco</i> | 1965 | 27 | 15 | 15 | 0,5 | 72 | 65 | 65 | 0,9 |
| | 1966 | 18 | 14 | 14 | 0,8 | 62 | 64 | 60 | 0,9 |
| <i>I. perado</i> | 1965 | 21 | 17 | 15 | 0,7 | 58 | 59 | 45 | 0,8 |
| | 1966 | 18 | 15 | 15 | 0,8 | 65 | 60 | 57 | 0,9 |
| <i>I. cornuta</i> | 1965 | 14 | 9 | 14 | 1,0 | 74 | 61 | 54 | 0,7 |
| | 1966 | 11 | 14 | 9 | 0,8 | 51 | 61 | 51 | 1,0 |

| В и д | Год наблюдений | Водоотдача, % от сырого веса | | | VIII VI | Общее содержание воды, % от сырого веса | | | VIII VI |
|-------------------------------|----------------|------------------------------|-----|------|---------|---|-----|------|---------|
| | | VI | VII | VIII | | VI | VII | VIII | |
| | | | | | | | | | |
| <i>I. aquifolium</i> | 1963 | 17 | — | 13 | 0,8 | — | — | — | — |
| | 1964 | 24 | — | 11 | 0,4 | — | — | — | — |
| <i>I. aq. latifolia</i> | 1965 | 11 | 12 | 7 | 0,6 | 76 | 69 | 64 | 0,8 |
| | 1966 | 15 | 13 | 15 | 1,0 | 76 | 70 | 62 | 0,8 |
| <i>Ligustrum sempervirens</i> | 1965 | 32 | 28 | 23 | 0,7 | 69 | 63 | 64 | 0,9 |
| | 1966 | 22 | 24 | 26 | 1,2 | 56 | 64 | 46 | 0,8 |
| <i>L. sinense</i> | 1965 | 31 | 33 | 38 | 1,2 | 70 | 72 | 71 | 1,0 |
| | 1966 | 28 | 30 | 30 | 1,1 | 74 | 74 | 74 | 1,0 |
| <i>L. delavayanum</i> | 1965 | 32 | 32 | 38 | 1,2 | 58 | 65 | 61 | 1,05 |
| | 1966 | 30 | 29 | 26 | 0,9 | 67 | 65 | 67 | 1,0 |
| <i>L. henryi</i> | 1965 | 44 | 32 | 37 | 0,8 | 65 | 56 | 61 | 0,9 |
| | 1966 | 27 | 34 | 25 | 0,9 | 54 | 59 | 46 | 0,8 |
| <i>Lonicera henryi</i> | 1965 | 15 | 14 | 12 | 0,8 | 68 | 68 | 65 | 0,9 |
| | 1966 | 13 | 15 | 12 | 0,9 | 72 | 71 | 69 | 0,9 |
| <i>L. pileata</i> | 1965 | 25 | 25 | 22 | 0,9 | 68 | 67 | 62 | 0,9 |
| | 1966 | 23 | 31 | 23 | 1,0 | 69 | 68 | 65 | 0,9 |
| <i>L. etrusca</i> | 1965 | 30 | 31 | 25 | 0,8 | 69 | 70 | 68 | 0,9 |
| | 1966 | 27 | 34 | 26 | 0,9 | 71 | 70 | 68 | 0,9 |
| <i>Mahonia fortunei</i> | 1965 | 24 | 13 | 25 | 1,0 | 65 | 61 | 59 | 0,9 |
| | 1966 | 21 | 19 | 15 | 0,7 | 64 | 59 | 60 | 0,9 |
| <i>M. swaseyi</i> | 1965 | 26 | 14 | 13 | 0,5 | 56 | 48 | 43 | 0,8 |
| | 1966 | 17 | 14 | 12 | 0,7 | 48 | 44 | 45 | 0,9 |
| <i>Photinia serrulata</i> | 1965 | 15 | 19 | 24 | 1,6 | 62 | 57 | 55 | 0,9 |
| | 1966 | 12 | 17 | 10 | 0,9 | 52 | 56 | 55 | 0,8 |
| <i>Pistacia lentiscus</i> | 1965 | 25 | 24 | 14 | 0,6 | 70 | 59 | 54 | 0,8 |
| | 1966 | 24 | 17 | 17 | 0,7 | 70 | 57 | 51 | 0,7 |
| <i>Quercus rotundifolia</i> | 1965 | 38 | 34 | 27 | 0,7 | 52 | 49 | 47 | 0,9 |
| | 1966 | 30 | 56 | 26 | 0,8 | 65 | 65 | 47 | 0,7 |
| <i>Q. ilex angustifolia</i> | 1965 | 30 | 15 | 16 | 0,5 | 61 | 47 | 45 | 0,7 |
| | 1966 | 33 | 28 | 10 | 0,3 | 76 | 76 | 43 | 0,6 |
| <i>Q. ilex</i> | 1960 | 22 | — | 18 | 0,8 | — | — | — | — |
| | 1963 | 36 | — | 21 | 0,6 | — | — | — | — |
| <i>Q. coccifera</i> | 1965 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | 1966 | 28 | 24 | 21 | 0,8 | 61 | 55 | 51 | 0,8 |
| <i>Viburnum awabucki</i> | 1965 | 15 | 16 | 16 | 1,0 | 73 | 70 | 73 | 0,9 |
| | 1966 | 13 | 14 | 11 | 0,8 | 71 | 67 | 67 | 0,9 |

| В и д | Год наблюдений | Водоотдача, % от сырого веса | | | VIII VI | Общее содержание воды, % от сырого веса | | | VIII VI |
|----------|----------------|------------------------------|------|------|---------|---|-----|------|---------|
| | | VI | VII | VIII | | VI | VII | VIII | |
| | | V. utile | 1965 | 23 | 19 | 23 | 1,2 | 62 | 60 |
| | 1966 | 21 | 24 | 21 | 0,9 | 62 | 59 | 62 | 1,0 |
| V. tinus | 1957 | 21 | — | 11 | — | — | — | — | — |
| | 1962 | 35 | — | 17 | — | — | — | — | — |

Все относительно засухоустойчивые представители родов *Quercus*, *Ceanothus*, *Pistacia* имеют низкое содержание воды в листьях (54—62% от сырого веса) и высокие абсолютные показатели суточной водоотдачи (до 50% от сырого веса), в то время как у видов восточноазиатских родов (*Berberis*, *Cotoneaster*, *Ligustrum*, *Viburnum*), наоборот, наблюдается более высокое содержание воды в листьях и более низкие показатели суточной водоотдачи.

Наиболее ксерофитные, преимущественно склероморфные виды, имея низкое содержание воды в листьях, но зато значительную степень изменчивости содержания ее, обладают более широкой пластичностью приспособляемости к разнообразным условиям увлажнения. Сухость воздуха Средиземноморья, Калифорнии, некоторых районов засушливых субтропиков Китая является сильным водоотнимающим фактором, в результате чего виды из этих районов (дубы, цеанотусы, фиштакши, некоторые кизилбники), имея высокие абсолютные показатели суточной водоотдачи, способны выносить значительное обезвоживание тканей без потери жизнеспособности. Высокие показатели водоотдачи и интенсивный ее ход в засуху у наиболее ксерофитизированных видов способствуют охлаждению тканей листа в субаридных субтропиках Средиземья или Калифорнии, т. е. являются необходимыми физиологическими средствами защиты поверхности листа от перегрева. Следовательно, по абсолютным показателям содержания воды в листьях и суточной их водоотдаче можно косвенно судить об условиях местообитания интродуцированных растений на их родине. Так, виды, тяготеющие к мезофитной флоре Восточной Азии (фотиния, бирючины, барбарисы), приатлантической части Северной Америки (падуб тусклый) или же произрастающие в настоящее время во влажных условиях, часто в подлеске Средиземноморья (падуб остролистный), имеют более высокие показатели оводненности тканей листа, но низкие (особенно у падубов) абсолютные показатели их суточной водоотдачи по сравнению с древесными растениями из засушливых условий Средиземноморья и Калифорнии. У них наблюдается также и более низкая степень изменчивости этих признаков летом. Вероятно, более высокая влажность воздуха на родине их произрастания, являясь слабым водоотнимающим фактором, обусловила эти особенности водного режима листьев. Некоторые физиологи, как отмечает П. У. Ричардс (1961), утверждали, что интенсивность транспирации растений влажных тропиков в 2—3 раза ниже, чем в Центральной Европе. Слабая изменчивость содержания воды в листьях и водоотдачи у видов со слабой степенью ксерофитизации, по-видимому, не способствует лучшей приспособляемости их к условиям субаридных субтропиков Южного берега Крыма. Потеря даже незначительного количества воды является для многих видов (калина авабуки, фотиния мелкопильчатая и др.) необратимым водным дефицитом.

Содержание воды в листьях как важный физиологический показатель их водного баланса является не только видовым или родовым признаком, отражающим условия произрастания растений на их родине, но оно зависит также от влажности воздуха и почвы и температурного режима в новых условиях культуры интродуцированных растений (табл. 4). В некоторой степени по содержанию воды в листьях можно судить и о содержании влаги в почве в определенный период (Карпова, 1961). В наших опытах с увеличением напряженности иссушающих факторов (увеличение сухости и температуры воздуха и уменьшение влаги в почве) к концу лета наблюдается тенденция к снижению содержания воды в листьях. У гемиксерофитов эта тенденция выражена более ярко, чем у мезофитных видов, у которых влажность листьев в течение лета практически не меняется.

Таблица 4

Анализ коррелятивных связей между влажностью почвы и водным режимом листьев у некоторых вечнозеленых растений

| В и д | Корреляция ($r \pm m_r$) между | |
|----------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------|
| | влажностью почвы и влажностью листьев | влажностью почвы и водоотдачей |
| <i>Berberis coxii</i> | 0,34 ± 0,36 | -0,33 ± 0,36 |
| <i>B. julianae</i> | 0,26 ± 0,38 | -0,52 ± 0,29 |
| <i>B. soulieana</i> | 0,54 ± 0,29 | -0,33 ± 0,36 |
| <i>B. veitchii</i> | 0,15 ± 0,4 | -0,69 ± 0,21 |
| <i>Ceanothus arboreus</i> | 0,85 ± 0,11 | 0,37 ± 0,35 |
| <i>Cotoneaster harrovianus</i> | 0,95 ± 0,04 | 0,61 ± 0,26 |
| <i>C. henryanus</i> | 0,42 ± 0,34 | -0,38 ± 0,35 |
| <i>C. salicifolius</i> | 0,25 ± 0,38 | -0,54 ± 0,29 |
| <i>C. serotinus</i> | 0,45 ± 0,33 | 0 |
| <i>Ilex cornuta</i> | 0,52 ± 0,3 | 0,76 ± 0,17 |
| <i>I. aquifolium latifolia</i> | 0,36 ± 0,03 | 0,83 ± 0,13 |
| <i>I. opaca</i> | 0,6 ± 0,26 | 0,69 ± 0,21 |
| <i>I. perado</i> | 0,48 ± 0,31 | 0,79 ± 0,15 |
| <i>Lonicera etrusca</i> | 0,46 ± 0,32 | 0,23 ± 0,39 |
| <i>L. pileata</i> | 0,71 ± 0,2 | 0,11 ± 0,4 |
| <i>Mahonia fortunei</i> | 0,51 ± 0,3 | -0,58 ± 0,27 |
| <i>Photinia serrulata</i> | 0,22 ± 0,39 | -0,62 ± 0,25 |
| <i>Ligustrum sempervirens</i> | 0,54 ± 0,29 | 0,3 ± 0,37 |
| <i>Quercus ilex angustifolia</i> | 0,42 ± 0,34 | 0,55 ± 0,28 |

Следовательно, общее содержание воды в листьях вечнозеленых растений зависит от крайне разнообразных факторов. Поэтому следует ожидать, что водоотдача листьев, которая зависит от общего содержания воды в них, будет являться еще более изменчивым признаком, чем оводненность. В среднем степень варьирования водоотдачи у видов в пределах родов в 3—4 раза выше, чем степень варьирования общего содержания воды в листьях. Точность опыта (P) при определении водоотдачи листьев, также значительно ниже, чем точность опыта при определении общего содержания воды в них (табл. 5). Как пока-

Таблица 5

Степень изменчивости (V) и точность опыта (P) при определении общего содержания воды (в %) в листьях и их водоотдаче у вечнозеленых древесных растений

| Вид | Общее содержание воды | | | Водоотдача | | |
|----------------------------------|-----------------------|-------|-------|-------------|-------|-------|
| | $M_1 \pm m$ | V_1 | P_1 | $M_2 \pm m$ | V_2 | P_2 |
| <i>Berberis coxii</i> | 67±1,5 | 5,3 | 2,2 | 31±1,5 | 12,6 | 4,8 |
| <i>B. julianae</i> | 60±2,4 | 10,0 | 4,1 | 14,5±2,3 | 38,4 | 15,6 |
| <i>B. soulieana</i> | 68±2,6 | 9,6 | 3,8 | 18±0,7 | 10,2 | 4,2 |
| <i>B. veitchii</i> | 68±2,8 | 10,0 | 4,1 | 30±1,6 | 13,3 | 5,3 |
| <i>B. wilsonae</i> | 67±1,8 | 6,5 | 2,6 | 41,5±2,9 | 16,8 | 6,8 |
| <i>Ceanothus arboreus</i> | 62±1,4 | 4,9 | 2,2 | 49±2,3 | 11,5 | 4,7 |
| <i>C. thyrsoflorus</i> | 61±1,7 | 6,7 | 2,7 | 37±2,0 | 13,5 | 5,5 |
| <i>Cotoneaster harrovianus</i> | 56±1,87 | 8,2 | 3,3 | 24±1,78 | 18,1 | 7,4 |
| <i>C. henryanus</i> | 60±1,03 | 4,2 | 1,7 | 37±3,65 | 24,2 | 9,8 |
| <i>C. glaucophyllus</i> | 62±1,41 | 5,6 | 2,3 | 27±2,08 | 18,8 | 7,7 |
| <i>C. salicifolius</i> | 55±1,63 | 7,2 | 2,9 | 21±0,73 | 8,5 | 3,5 |
| <i>C. serotinus</i> | 59±1,18 | 4,9 | 2,0 | 23±1,36 | 14,5 | 5,9 |
| <i>Ilex cornuta</i> | 59±3,2 | 13,1 | 5,4 | 11±1,0 | 22,3 | 9,2 |
| <i>I. aquifolium latifolia</i> | 70±2,4 | 8,3 | 3,4 | 10±1,6 | 37,4 | 15,3 |
| <i>I. opaca</i> | 65±1,6 | 6,1 | 2,5 | 17±2,0 | 28,8 | 11,8 |
| <i>I. perado</i> | 57±2,7 | 11,6 | 4,8 | 17±1,0 | 14,2 | 5,8 |
| <i>Ligustrum delavayanum</i> | 64±1,47 | 5,6 | 2,3 | 31±1,63 | 12,9 | 5,3 |
| <i>L. henryi</i> | 57±2,51 | 10,8 | 4,4 | 33±2,83 | 21,0 | 8,7 |
| <i>L. sempervirens</i> | 59±2,86 | 14,6 | 4,5 | 25±1,01 | 12,1 | 4,0 |
| <i>L. sinense</i> | 72±0,73 | 2,5 | 1,0 | 32±1,41 | 10,8 | 4,4 |
| <i>Lonicera etrusca</i> | 69±0,48 | 1,7 | 0,8 | 29±3,82 | 32,3 | 13,2 |
| <i>L. henryi</i> | 69±1,01 | 3,6 | 1,5 | 13±0,57 | 10,9 | 4,4 |
| <i>L. pileata</i> | 66±1,06 | 3,9 | 1,6 | 25±1,63 | 16,0 | 65,0 |
| <i>Pistacia lentiscus</i> | 60±3,3 | 13,4 | 5,5 | 20±1,9 | 23,4 | 9,5 |
| <i>Photinia serrulata</i> | 56±1,35 | 5,9 | 2,4 | 16±2,08 | 31,8 | 13,0 |
| <i>Quercus ilex angustifolia</i> | 56±5,5 | 24,1 | 9,9 | 22±3,8 | 42,1 | 17,2 |
| <i>Q. rotundifolia</i> | 54±3,5 | 15,9 | 6,5 | 33±4,5 | 31,3 | 12,7 |
| <i>Viburnum awabucki</i> | 70±1,09 | 3,8 | 1,6 | 14±0,82 | 14,2 | 5,8 |
| <i>V. utile</i> | 61±0,6 | 2,4 | 0,9 | 22±0,73 | 8,1 | 3,3 |
| <i>Mahonia fortunei</i> | 61±1,1 | 3,5 | 1,7 | 20±1,5 | 18,7 | 7,6 |
| <i>M. swaseyi</i> | 47±2,0 | 12,1 | 4,2 | 16±1,9 | 29,3 | 11,9 |

зали наблюдения, у изученных вечнозеленых растений обнаружена частичная положительная корреляция между содержанием воды в листьях и их водоотдачей. В силу влияния на эти связи крайне многообразных факторов, коэффициенты корреляции и регрессии очень низкие. Однако они показывают общую тенденцию увеличения водоотдачи с повышением содержания воды в листьях, причем у более засухоустойчивых средиземноморских и североамериканских видов, по срав-

нению с восточноазиатскими*, эта зависимость более тесная. Последнее показывает на то, что средиземноморские и североамериканские виды более гибко реагируют на изменяющиеся условия увлажнения. Это дает им возможность лучше приспосабливаться к засухе в субаридных субтропиках Крыма по сравнению с восточноазиатскими видами.

Теоретические линии регрессии между содержанием воды в листьях вечнозеленых растений и их водоотдачей в июне и в августе (рис. 5—7) показывают четко выраженную тенденцию к последовательному возрастанию водоотдачи с увеличением общего содержания воды в листьях в засуху. Исходя из этого, можно предположить, что водоотдача изолированных листьев имеет не только чисто физический смысл, но, по-видимому, является физиологическим регулятором внутреннего водного баланса листьев, благодаря которому содержание воды в них ежегодно постоянно остается на определенном оптимальном уровне, различном для каждого вида.

Следует отметить, что по общему содержанию воды в листьях, и в особенности по отношению суточной водоотдачи в августе к июню (Кормилицын, Марченко, 1960), разделить виды в пределах рода по степени их ксерофитности почти невозможно. Так, к концу лета у всех видов изученных родов *Quercus*, *Ilex*, *Ceanothus*, *Pistacia* наблюдается тенденция к снижению суточной водоотдачи листьями, у представителей рода *Lonicera* она выровнена, а у родов *Cotoneaster*, *Berberis*, *Ligustrum* часто лабильна. По-видимому, более объективным показателем степени засухоустойчивости видов в пределах рода является водоудерживающая способность листьев (скорость потери воды) в жаркий период лета (конец июля—август). Способность же переносить раз-

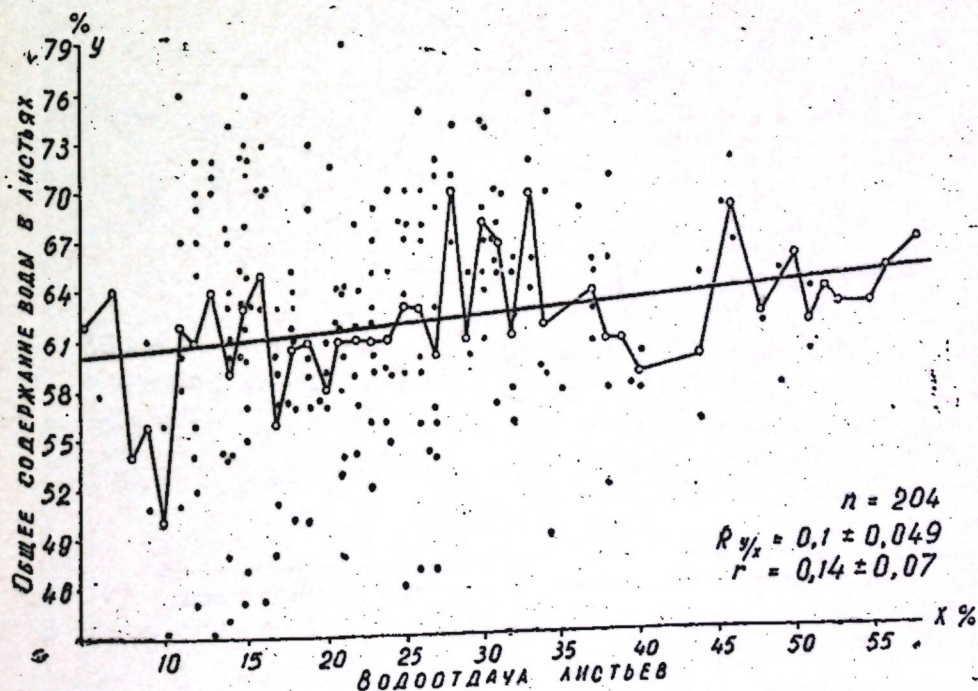


Рис. 5. Регрессионный анализ зависимости суточной водоотдачи от общего содержания воды в листьях изученных вечнозеленых видов.

* Средиземноморские виды ($n=24$)— $Ry/x=0,2 \pm 0,15$, $r=0,25 \pm 0,19$.
Североамериканские виды ($n=36$)— $Ry/x=0,3 \pm 0,08$, $r=0,55 \pm 0,12$.
Восточноазиатские виды ($n=144$)— $Ry/x=0,08 \pm 0,54$, $r=0,11 \pm 0,082$.

| Порода | Год | Исходное содержание воды в листьях, % | Потери воды, в % от исходной | Восстановление веса к исходному через 1—12 часов, % | | | | | | | | | | | | Состояние через сутки | | | |
|-------------------------------|------|---------------------------------------|------------------------------|---|-------|-------|---|---|---|---|---|---|----|----|----|-----------------------|---|--------|-----------|
| | | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | | | | |
| <i>Seanothus arboreus</i> | 1965 | 68 | -49,8 | -39,8 | - | -30,0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Некроз | |
| | 1966 | 63 | -47,8 | -45,0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Некроз |
| <i>C. thyriflorus</i> | 1965 | 68 | -37,8 | -24,4 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Некроз |
| | 1966 | 60 | -38,0 | -31,0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Некроз |
| <i>Ligustrum sempervirens</i> | 1965 | 65 | -33,0 | -15,0 | -5,0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Побурение |
| | 1966 | 46 | -29,2 | -27,7 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Побурение |
| <i>L. sinense</i> | 1965 | 72 | -23,8 | -24,0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Побурение |
| | 1966 | 73 | -29,9 | -29,1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Побурение |
| <i>L. delavayanum</i> | 1965 | 68 | -36,0 | -24,0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Некроз |
| | 1966 | 53 | -31,7 | -16,7 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Некроз |
| <i>L. henryi</i> | 1965 | 64 | -43,0 | -36,0 | -29,0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Здоровы |
| | 1966 | 45 | -27,5 | -25,0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Здоровы |
| <i>Pistacia lentiscus</i> | 1965 | 54 | -17,0 | -15,0 | -8,9 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Здоровы |
| | 1966 | 52 | -17,1 | -14,6 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Здоровы |
| <i>Quercus rotundifolia</i> | 1965 | 53 | -32,7 | -22,0 | -16,4 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Некроз |
| | 1966 | 54 | -44,4 | -33,3 | -26,7 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Некроз |
| <i>Q. ilex angustifolia</i> | 1965 | 57 | -23,5 | -19,0 | -14,0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Здоровы |
| | 1966 | 44 | -17,8 | -22,1 | -18,8 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Здоровы |
| <i>Q. ilex</i> | 1965 | 53 | -26,7 | -23,2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Некроз |
| | 1966 | 48 | -13,9 | -7,3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Некроз |
| <i>Q. coccifera</i> | 1966 | 49 | -25,3 | -20,0 | -15,3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | Здоровы |

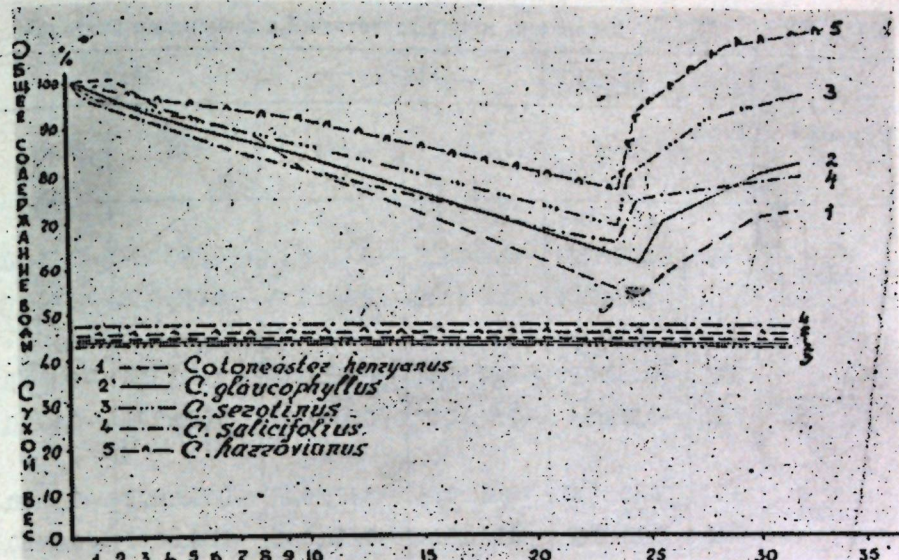


Рис. 8. Скорость потери воды и репаративная способность листьев вечнозеленых кизильников (в % от сырого первоначального веса).

выносить обезвоживание тканей листа без потери жизнеспособности, так как обладают высокой репаративной способностью. Необходимо подчеркнуть, что у видов, относящихся к разным родам, скорость потери воды на различном фоне оводненности тканей листа также разная. Так, изученные нами склероморфные средиземноморские и калифорнийские виды обычно обладают большей скоростью потери воды при завядании листьев, по сравнению с растениями из Восточной Азии.

АНАЛИЗ КОРРЕЛЯТИВНЫХ СВЯЗЕЙ МЕЖДУ СТРОЕНИЕМ И ФУНКЦИЕЙ ЛИСТА У ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Следует ожидать, что способность регулирования внутреннего водного баланса листьями у вечнозеленых растений во время засухи зависит от морфолого-анатомических особенностей. Мы наблюдали, что усиление ксероморфоза у видов в пределах родов хорошо согласуется с особенностями водного режима их листьев, и в особенности со скоростью потери воды листьями в засуху и их репаративной способностью. Нами обнаружена определенная связь между водоотдачей листьев у видов в пределах рода с отдельными элементами морфолого-анатомической структуры листа: площадью, объемом, степенью развития покровных тканей, степенью развития палисады в мезофилле (табл. 8).

Направленность корреляции между этими признаками согласуется с изменчивостью ксероморфоза у видов в пределах рода. Следовательно, хотя ксероморфоз у видов внутри родов имеет различную направленность, он в конечном итоге служит для сокращения потери воды растениями в засуху. Нами отмечено, что сопряженность связей между водоотдачей и отдельными элементами анатомической структуры листьев у видов более тесная в период засухи, т. е. весь их морфолого-анатомический аппарат приспособлений, реагируя на усиление

Корреляция между водоотдачей и элементами анатомической

| Показатели | Месяц | Quercus | | Ilex | | Berberis | |
|---------------------------------------|-------|------------|------------|------------|------------|------------|------|
| | | 1966 | 1965 | 1966 | 1965 | 1966 | 1965 |
| Площадь листа | VI | 0,72±0,21 | -0,62±0,27 | -0,33±0,39 | -0,64±0,26 | -0,91±0,68 | |
| | VIII | -0,99±0,02 | -0,99±0,02 | -0,82±0,15 | -0,84±0,13 | -0,94±0,05 | |
| Толщина листа | VI | -0,39±0,38 | -0,95±0,04 | -0,81±0,15 | -0,47±0,35 | -0,4 ±0,37 | |
| | VIII | -0,31±0,4 | -0,61±0,27 | -0,96±0,03 | -0,56±0,31 | -0,16±0,43 | |
| Объем листа | VI | 0,42±0,37 | -0,65±0,26 | -0,13±0,46 | -0,71±0,22 | -0,89±0,09 | |
| | VIII | 0,92±0,07 | -0,98±0,08 | -0,85±0,13 | -0,92±0,07 | -0,93±0,06 | |
| Толщина верхней кутикулы | VI | 0,42±0,37 | 0,06 | 0,71±0,22 | 0,21±0,43 | -0,15±0,44 | |
| | VIII | -0,92±0,08 | -0,51±0,33 | -0,053 | 0,24±0,42 | 0,24±0,42 | |
| Толщина нижней кутикулы | VI | -0,54±0,32 | 0,05 | 0,71±0,22 | -0,78±0,17 | -0,31±0,4 | |
| | VIII | 0,15±0,44 | -0,71±0,22 | -0,06 | -0,53±0,32 | -0,08 | |
| Толщина верхней эпидермы | VI | -0,07 | 0,8 ±0,16 | 0,48±0,34 | -0,73±0,21 | -0,84±0,13 | |
| | VIII | -0,6 ±0,28 | 0,94±0,05 | 0,97±0,02 | -0,91±0,08 | -0,94±0,05 | |
| Толщина нижней эпидермы | VI | -0,73±0,22 | 0,18±0,41 | -0,35±0,39 | -0,82±0,15 | -0,79±0,17 | |
| | VIII | 0,1 | 0,79±0,17 | 0,48±0,34 | -0,72±0,21 | -0,45±0,36 | |
| Толщина губчатой ткани | VI | — | -0,97±0,03 | -0,84±0,13 | -0,76±0,19 | -0,68±0,24 | |
| | VIII | — | -0,66±0,25 | -0,9±0,08 | -0,79±0,17 | -0,65±0,26 | |
| Толщина палисадной ткани | VI | — | -0,99±0,1 | -0,44±0,36 | -0,04 | 0,03 | |
| | VIII | — | -0,72±0,21 | -0,9 ±0,08 | -0,15±0,44 | -0,21±0,42 | |
| Отношение палисадной ткани к губчатой | VI | — | -0,39±0,38 | 0,89±0,08 | 0,76±0,19 | 0,69±0,23 | |
| | VIII | — | — | 0,44±0,36 | 0,58±0,3 | 0,4 ±0,37 | |
| Количество устьиц | VI | — | 0,36±0,39 | 0,11 | -0,41±0,37 | -0,88±0,1 | |
| | VIII | — | 0,78±0,17 | 0,73±0,22 | -0,49±0,34 | -0,59±0,29 | |

структуры листа в пределах некоторых родов

Таблица 8

| | | Cotoneastes | | Ligustrum | | Lonicera | |
|---------------------------------------|------|-------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| | | 1965 | 1966 | 1965 | 1966 | 1965 | 1966 |
| Площадь листа | VI | 0,01 | 0,39±0,38 | -0,21±0,43 | 0,1 | 0,82±0,18 | -0,85±0,13 |
| | VIII | 0,74±0,2 | 0,76±0,19 | 0,28±0,46 | 0,89±0,09 | -0,87±0,2 | -0,88±0,2 |
| Толщина листа | VI | -0,008 | -0,03 | -0,42±0,37 | -0,91±0,08 | -0,73±0,19 | -0,7 ±0,21 |
| | VIII | -0,62±0,27 | -0,68±0,24 | -0,98±0,02 | -0,18±0,42 | -0,65±0,26 | -0,64±0,26 |
| Объем листа | VI | -0,18±0,42 | -0,58±0,3 | -0,68±0,24 | -0,36±0,39 | -0,95±0,04 | -0,94±0,05 |
| | VIII | -0,4 ±0,37 | 0,71±0,2 | -0,31±0,45 | -0,82±0,15 | -0,94±0,05 | -0,97±0,03 |
| Толщина верхней кутикулы | VI | -0,88±0,38 | 0,42±0,36 | -0,31±0,4 | -0,08 | -0,71±0,2 | -0,97±0,08 |
| | VIII | -0,62±0,27 | -0,78±0,17 | — | -0,59±0,3 | -0,87±0,11 | -0,99±0,02 |
| Толщина нижней кутикулы | VI | 0,39±0,38 | 0,05 | -0,02 | 0,03 | -0,69±0,21 | -0,9 ±0,08 |
| | VIII | 0,42±0,37 | 0,4 ±0,37 | 0,06 | -0,66±0,25 | -0,92±0,05 | -0,93±0,06 |
| Толщина верхней эпидермы | VI | 0,23±0,42 | 0,43±0,36 | -0,48±0,34 | -0,87±0,11 | 0,74±0,2 | 0,83±0,18 |
| | VIII | 0,3 ±0,41 | 0,44±0,38 | -0,94±0,06 | — | 0,79±0,17 | -0,83±0,18 |
| Толщина нижней эпидермы | VI | -0,36±0,39 | -0,2 ±0,4 | -0,47±0,35 | -0,87±0,11 | -0,12 | -0,07 |
| | VIII | -0,83±0,14 | -0,9 ±0,08 | -0,85±0,14 | 0,33±0,37 | -0,1 | 0,01 |
| Толщина губчатой ткани | VI | 0,28±0,41 | -0,93±0,06 | -0,47±0,35 | -0,9 ±0,09 | -0,97±0,08 | -0,52±0,30 |
| | VIII | -0,57±0,3 | -0,59±0,3 | -0,95±0,05 | -0,01 | -0,37±0,39 | -0,46±0,35 |
| Толщина палисадной ткани | VI | -0,23±0,42 | 0,19±0,4 | -0,37±0,43 | -0,83±0,14 | -0,91±0,08 | -0,85±0,11 |
| | VIII | 0,71±0,22 | 0,7±0,2 | — | -0,01 | -0,86±0,11 | 0,85±0,11 |
| Отношение палисадной ткани к губчатой | VI | -0,37±0,38 | -0,1 ±0,44 | 0,65±0,29 | 0,7 ±0,22 | 0,79±0,12 | 0,79±0,12 |
| | VIII | -0,2 | -0,59±0,29 | 0,7 ±0,25 | -0,56±0,31 | +0,85±0,11 | 0,84±0,11 |
| Количество устьиц | VI | -0,83±0,14 | 0,6±0,28 | -0,73±0,23 | -0,6 ±0,29 | -0,94±0,05 | -0,96±0,04 |
| | VIII | -0,69±0,23 | -0,66±0,22 | -0,78±0,19 | 0,63±0,24 | -0,95±0,05 | -0,98±0,03 |

иссушающих факторов, вступает в действие в критический для жизни растений период. Здесь следует отметить бросающееся в глаза противоречие между степенью развития палисады у наиболее засухоустойчивых видов и усилением водоотдачи, а также между значительным количеством устьиц на единицу поверхности листа и уменьшением водоотдачи. Известно, что большая степень развития палисады в мезофилле листа является наиболее характерным признаком ксероморфного строения засухоустойчивых растений (Василевская, 1954), сформированным под влиянием иссушающих и световых факторов среды. Развитая палисада обуславливает более высокую жизнедеятельность растений, т. е. создает условия для усиления как ассимиляции, так и транспирации (Максимов, 1931). У изученных наиболее засухоустойчивых видов в пределах рода наблюдаются более высокие анатомические коэффициенты $\frac{\text{палисадная}}{\text{губчатая}}$. Отсюда понятны и более высокие абсолютные показатели водоотдачи у средиземноморских дубов, фисташки, калифорнийских цеанотусов по сравнению со многими восточноазиатскими растениями.

Вышесказанное соответствует положениям М. А. Максимова (1929) о высокой интенсивности транспирации у ксерофитных видов с развитой палисадой по сравнению с мезофитными. Однако засухоустойчивые вечнозеленые виды имеют и более развитые морфолого-анатомические приспособления листа, а также другие приспособительные средства, которые могут служить для сокращения водоотдачи, что с другой стороны, согласуется с теорией А. Ф. Шимпера и его последователей об экономном расходовании воды засухоустойчивыми растениями. Можно думать, что обе эти теории дают несколько одностороннее объяснение путей приспособления растений к засухе. Н. А. Максимов изучал транспирацию преимущественно у травянистых ксерофитов и мезофитов, причем только в период засухи, а не в динамике в течение всего летнего периода. Кроме того, следует учитывать, что разные виды различно реагируют на засуху, обнаруживая неодинаковую пластичность к ней. Растения могут экономить воду в засушливый период (например, если сравнивать водоотдачу в июне и в августе) и в то же время интенсивно ее отдавать (если иметь в виду свойственные для засухоустойчивых растений вообще высокие абсолютные показатели водоотдачи). Попытаемся объяснить данное противоречивое явление. Изучая водоотдачу листьев у дубов, цеанотусов, фисташки, наиболее ксерофитных барбарисов и кизильников в засуху (август), мы обнаружили в них значительно большую скорость потери воды и высокие абсолютные показатели суточной водоотдачи по сравнению с многими мезофитными восточноазиатскими видами (подтверждается положение Н. А. Максимова). Однако в то же время наиболее ксерофитные виды имеют и более выраженную степень ксероморфности, которая не может быть бесполезной в регулировании водного баланса растений (подтверждается положение А. Ф. Шимпера).

Как видно из данных таблицы 8, морфолого-анатомический аппарат приспособления листа часто вступает в действие именно в засуху и способствует сокращению водоотдачи. С другой стороны, рассматривая суточную водоотдачу листьев в динамике (в июне, июле, августе), мы наблюдаем тенденцию к ее снижению в конце лета у наиболее ксерофитных видов (см. табл. 4). Кроме морфолого-анатомических приспособлений листа, снижению водоотдачи у ксерофитизированных растений к концу лета способствуют также и другие биологические особенности: листопад, снижение содержания воды в листьях и другие.

Таким образом, наиболее ксерофитизированные вечнозеленые виды могут интенсивно и в большом количестве отдавать воду в определенный период лета (например, в августе), и в то же время листья или все растение в целом (например, земляничник мелкоплодный) снижают водоотдачу в засуху по сравнению с началом вегетации, когда в воздухе и почве влаги достаточно. Можно заключить, что по-видимому, противоречия между теорией А. Ф. Шимпера об экономном расходовании воды ксерофитизированными растениями и концепцией Н. А. Максимова не существует, если изучать многообразие приспособлений растений к засухе в динамике в течение всего летнего периода. Очевидно, дело в том, что имея разнообразный механизм приспособлений к засухе, растение использует его в зависимости от конкретных условий. Ксерофитные виды (барбарисы, падубы, дубы) с меньшим количеством устьиц на единицу поверхности листа по сравнению с мезофитными видами (кизильник Генри, фотиния) держат их закрытыми в засушливый период. Устьица же незасухоустойчивых растений теряют способность регулирования водоотдачи в засуху, так как они широко или средне открыты, что отражается на водоудерживающей способности листьев. Отсюда понятны отрицательные корреляции между количеством устьиц и водоотдачей у некоторых интродуцированных видов (см. табл. 7). Кроме того, мезофитные виды в условиях Южного берега Крыма имеют ряд биологических особенностей, которые не способствуют экономному расходованию воды в засуху: тенденция к продолжительному росту, более слабая степень ксероморфности (часто при неизменном транспирирующем листовом аппарате); тенденция к повышению суточной водоотдачи листьев к концу лета, практически при неизменной оводненности тканей листа. В результате нарушается равновесие между поступлением и расходом воды и растения страдают от почвенной или воздушной засухи.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

В итоге всего изложенного можно сделать следующий общий вывод: направленность ксероморфоза листьев у видов в пределах рода вполне согласуется с особенностями их водного режима. Комплексное изучение ксероморфных признаков дает возможность не только познать многообразие путей приспособления растений к засухе, но дифференцировать близкородственные растения по степени их ксерофитности. Сходство и различие в строении листа у видов в пределах рода часто могут говорить о сходстве и различиях их экологических свойств.

Однако виды, относящиеся к различным систематическим группам растений, могут иметь близкую степень ксерофитности, хотя достигнутую различным комплексом приспособлений к засухе.

Сравнительно-экологический анализ видов в пределах рода позволил нам выделить растения, более или менее однородные по степени ксерофитности. В результате был составлен следующий экологический ряд видов по степени их гидрофильности:

1. Мезофитная группа растений

1. Собственно мезофиты — *Aucuba japonica* Thunb., *Cotoneaster genyuanus* Rehd. et Wils., *Ligustrum sempervirens* (Franch.) Ling.
2. Ксеромезофиты низкой степени ксерофитизации, близкие к соб.

ственно мезофитам — *Berberis coxii* Schneid., *B. veitchii* Schneid., *Cotoneaster salicifolius* Franch., *Ilex opaca* Ait., *I. perado* Ait., *Ligustrum sinense* Lour., *Lonicera henryi* Hemsl., *Mahonia fortunei* Fedde, *Photinia serrulata* Lindl., *Viburnum awabuckii* Koch. (*V. odoratissimum* Ker-Gau).

3. Ксеромезофиты более высокой степени ксерофитизации — *Berberis julianae* Schneid., *B. soulieana* Schneid., *B. wilsonae* Hemsl., *Cotoneaster harrowianus* Wils., *C. glaucophyllus* Franch., *C. serotinus* Hutchin., *Ilex aquifolium* L., *I. cornuta* Lindl., *I. aq. latifolia* Thunb., *Ligustrum delavayanum* Hariot., *L. henryi* Hemsl., *Lonicera pileata* Oliv., *Mahonia swaseyi* Fedde., *Viburnum utile* Hemsl.

II. Ксерофитная группа растений

1. Гемиксерофиты — *Arbutus andrachne* L., *Ceanothus arboreus* Greene, *C. thyrsiflorus* Eschsch., *Lonicera etrusca* Santi, *Pistacia lentiscus* L., *Quercus coccifera* L., *Q. ilex* L., *Q. il. angustifolia* Lam., *Q. rotundifolia* Lam., *Viburnum tinus* L.

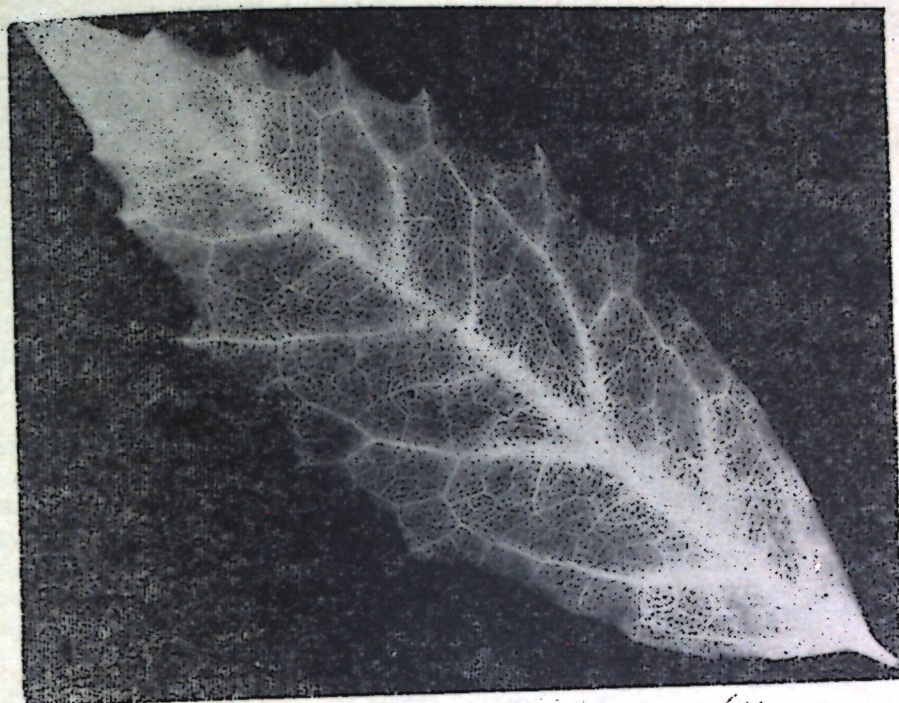
Среди изученных нами вечнозеленых растений и вообще в культурной дендрофлоре Крыма обращает на себя внимание немногочисленная группа мезофитов. В условиях субаридных субтропиков Южного берега это самый неприспособленный, неустойчивый экологический тип растений, которые могут нормально расти только при обильном поливе в течение всего лета, так как мезофиты страдают от почвенной и воздушной засухи.

Следует отметить, что данное разделение изученных вечнозеленых древесных растений на экологические типы, конечно, является условным, как любая и в особенности экологическая классификация. Однако она позволяет более дифференцированно подойти к оценке степени засухоустойчивости вечнозеленых видов из разных родов, что очень важно при интродукции древесных растений.

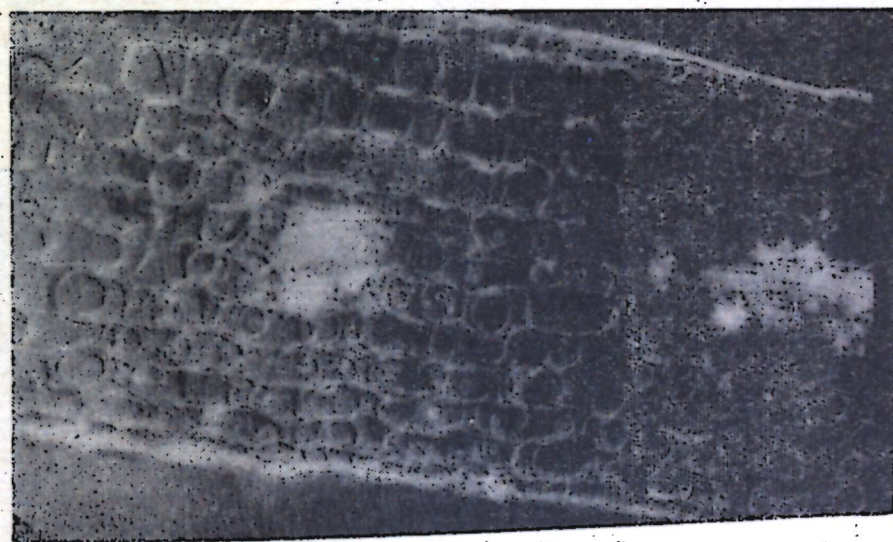
При сравнении видов в пределах рода мы обнаружили более или менее четкую картину изменчивости и параллелизма ксероморфоза листьев (рис. 9, 10, 11) и их водоудерживающей способности, обусловленных различной степенью ксерофитности видов.

В связи с этим интересно рассмотреть, насколько количественные показатели морфологии и анатомии листьев и их водного режима будут полезны для целей диагностики засухоустойчивости не близкородственных видов, но объединенных в один экологический тип. Можно ли с помощью показателей экологической анатомии и физиологии сравнивать по степени гидрофильности дуб с калиной, цеанотус с барбарисом и т. д.? Что их будет объединять и различать?

При объединении видов различного систематического положения и географического происхождения в один экологический тип мы получили довольно пеструю картину из количественных морфолого-анатомических и физиологических показателей водного режима листьев. Это вполне согласуется с современным положением о многообразии путей приспособления растений к засухе. Каждый вид, входящий в определенный экологический тип, имеет свою историю, свою современную географию, свой специфический структурный и функциональный аппарат приспособлений, сформировавшийся в длительном эволюционном процессе на их родине. Поэтому, хотя разные виды и объединены в одну экологическую группу, но внутри ее они часто качественно и количественно неоднородны. Так, средиземноморские гемиксерофиты по своим приспособительным признакам, конечно, не похожи на североамериканские гемиксерофиты (дубы и цеанотусы), ксеромезофиты из



a × 1

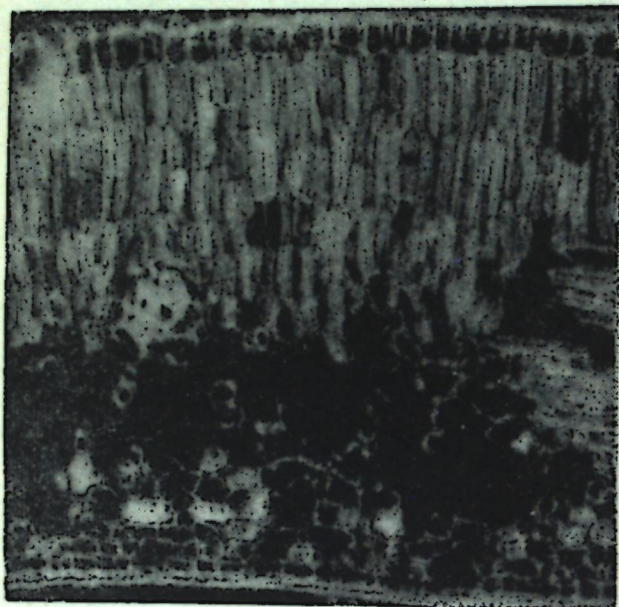


b × 120

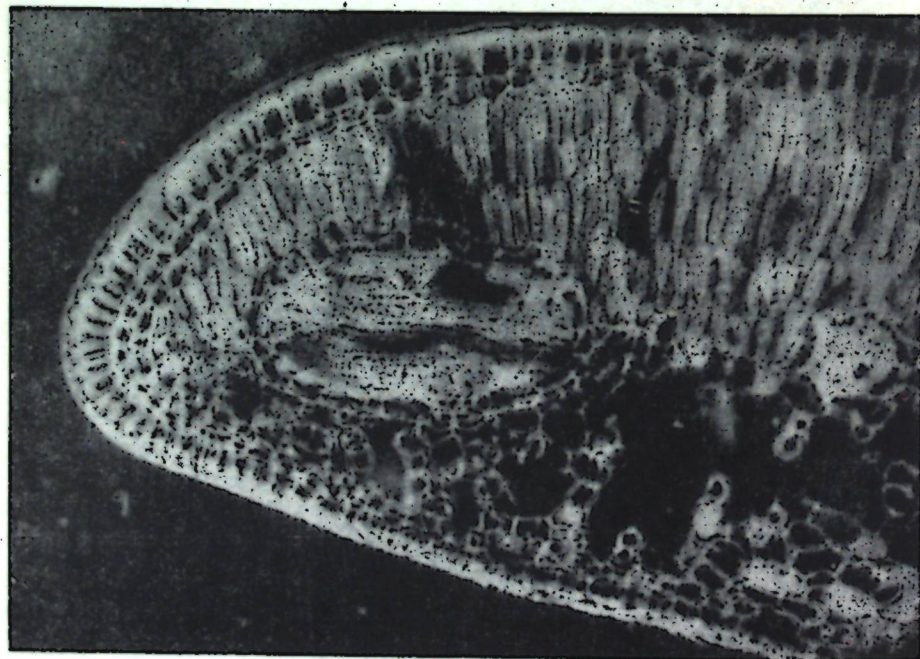
Рис. 9. Общий вид листа *Aucuba japonica* (a) — мезофит; поперечный разрез средней части листа (b).

приатлантической части Северной Америки отличаются от ксеромезофитов из Восточной Азии (падуб тусклый и кизильник иволгистый) и т. д. Листья видов, объединенных в один экологический тип, имеют самые разнообразные морфолого-анатомические показатели. Большая или меньшая степень развития палисады у разных видов в пределах одного экологического типа является здесь не столько ксероморфным признаком, сколько показателем гелиофитности растений.

Невозможность четкого разделения видов из разных родов по степени их ксерофитности мы наблюдали и по количественным показателям водного режима листьев. Следовательно, ни один из морфолого-анатомических или физиологических признаков не может служить универсальным надежным показателем для целей диагностики степени засухоустойчивости и близкородственных видов различного географического происхождения внутри выделенных экологических типов. Это объясняется тем, что структурные и физиологические особенности листа у различных видов и их биоморф развивались в течение различных по длительности исторических периодов, сохранив комплекс признаков как прошлого, так и настоящего. В итоге было бы нелогично и бесполезно искать универсальные мор-



a X 120

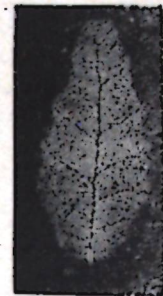


b X 120

Рис. 10. Поперечный разрез средней части (a) и края листа (b) *Photinia serrulata* — ксеромезофит низкой степени ксерофитизации.

фолого-анатомические и физиологические признаки, засухоустойчивости растений, так как они у разных видов имеют различную причинность возникновения и могут служить различным целям. Кроме того, трудность в поисках универсального признака засухоустойчивости видов, относящихся к различным родам, усиливается тем, что любой морфолого-анатомический и физиологический показатель часто связан с другими многообразными признаками растений, которые сами являются производными от многих экологических факторов среды.

Однако борьба за свет, пространство и влагу, свой-



a X 1

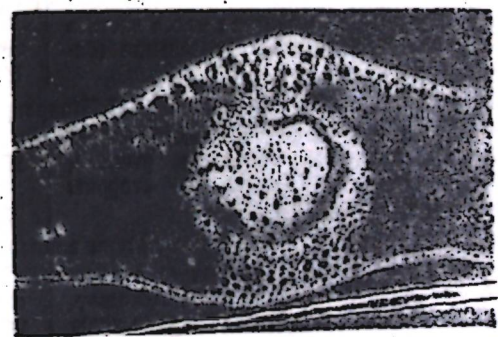


b X 120

ственная покрытосеменным, не могла не отразиться на структуре и функциях и вечнозеленых растений, т. е. на их экологической физиономичности. Хотя большинство изученных нами вечнозеленых видов (в особенности восточноазиатских) по своему происхождению тяготеют к консервативной мезофитной флоре третичного периода и отражают мезофильную линию развития, однако, результатом ксероморфогенеза явилось образование более ксерофитной группы вечнозеленых растений (средиземноморские и некоторые североамериканские виды), которые пошли по ксерофильному пути развития. Попытаемся на основании результатов сравнительно-экологического изучения вечнозеленых видов отметить характерные черты мезофитной и ксерофитной групп расте-



c X 120



d X 56

Рис. 11. Общий вид листа *Quercus coccifera* (a) — гемиксерофит; поперечный разрез средней части (b), края (c) и проводящего пучка главной жилки листа (d).

ний, а в пределах этих групп — и их экологических типов (табл. 9—10).

Таблица 9

| Мезофитная группа (собственно мезофиты, ксеромезофиты различной степени ксерофитизации) | Ксерофитная группа (гемиксерофиты) |
|---|---|
| I. Продолжительность жизни листьев и вегетации | |
| Вечнозеленые, рост побегов средний или длительный. | Устойчиво-вечнозеленые, рост побегов преимущественно короткий. |
| II. Макропризнаки | |
| Преобладают листья средних размеров (10—20 см ²), густота сети жилок небольшая, но бывает и значительной; опущение, как правило, отсутствует; значения индекса $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$ обычно ниже 70. | Преобладают листья мелких размеров (1—10 см ²), густота сети жилок значительная; опущение имеется, значения индекса $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$ высокие (более 70). |
| III. Микропризнаки | |
| Толщина листьев различная, в основном от 251 до 359 м и более; мезофилл листа дорзовентральный, рыхлый, многослойный, палисадная ткань двухслойная. | Листья тонкие (150—250 м), мезофилл листа изолатерально-палисадный или полностью изолатеральный, плотный, немногослойный. |
| IV. Показатели водного режима листьев | |
| Суточная водоотдача листьев в засуху имеет тенденцию к повышению, понижению или лабильна. Степень изменчивости абсолютных показателей содержания воды в листьях и их водоотдачи невысокая. Репаративная способность листьев после суточного завядания часто низкая. | Суточная водоотдача листьев в засуху имеет тенденцию к понижению. Абсолютные показатели общего содержания воды в листьях и их водоотдачи ниже, а степень изменчивости их в летний период высокая. Репаративная способность листьев после суточного завядания высокая. |

Таблица 10

| Собственно мезофиты и ксеромезофиты низкой степени ксерофитизации | Ксеромезофиты высокой степени ксерофитизации |
|---|---|
| I. Продолжительность жизни листьев и вегетации | |
| Вечнозеленые, преобладает средний по длительности период роста побегов. | Вечнозеленые и устойчиво-вечнозеленые с коротким и длинным периодом роста побегов. |
| II. Макропризнаки | |
| Листья крупные (более 20 см ²). Значения индексов $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$ разнообразные, но чаще меньше 70, зеленая масса листьев на однолетнем побеге значительная (более 8 см ³). | Листья мелкие (1—10 см ²), но чаще средней величины (10—20 см ²), значения индекса $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$ ниже 70, зеленая масса листьев на однолетнем побеге меньше 8 см ³ . |
| III. Микропризнаки | |
| Кутикула и эпидерма листа разнообразной толщины, мезофилл рыхлый, склеренхимная обкладка со стороны флоэмы отсутствует. | Кутикула листа средней толщины (10—20 м), эпидерма крупноклетчатая (33 м и более), мезофилл часто плотный, склеренхимная обкладка со стороны флоэмы имеется. |
| IV. Показатели водного режима листьев | |
| Суточная водоотдача листьев в засуху, как правило, повышается. Абсолютные показатели общего содержания воды в листьях высокие, а водоотдачи низкие. Степень изменчивости этих признаков незначительная, скорость потери воды при завядании листьев высокая, а репаративная способность их низкая. | Суточная водоотдача листьев в засуху остается неизменной и имеет лишь тенденцию к понижению. Абсолютные показатели общего содержания воды в листьях ниже, а водоотдачи — выше. Степень изменчивости этих признаков незначительная. Скорость потери воды при завядании листьев значительно ниже, а репаративная их способность — выше. |

В мезофитную группу растений нами включены три экологические типа, которые, конечно, будут неоднородны по комплексу приспособлений к засухе. При этом нередко из пары близких между собой видов (*Mahonia fortunei* и *M. swaseyi*, *Cotoneaster henryanus* и *C. haggvianus*, *Viburnum awabucki* и *V. utile* и т. д.) один тяготеет к мезофитной группе растений, а другой — к ксерофитной. Поэтому целесообразно дифференцировать самую большую группу растений — мезофитную, на экологические типы, которые в некоторой степени будут характеризовать переходы между этими крайними группами.

В результате приведенных сопоставлений можно предположить, что ксероморфогенез, который свойственен покрытосеменным в связи с возможной аридизацией климата на Земле, обусловил ряд определенных биологических свойств экологических типов вечнозеленых лиственных древесных растений. Продолжительность жизни листа и роста побегов, размеры листовой пластинки, толщина листа, особенности строения мезофилла, зеленая масса листьев на однолетних побегах, абсолютные показатели общего содержания воды в листьях и их водоотдачи, степень изменчивости этих признаков, скорость потери воды и репаративная способность листьев после суточного завядания — все эти признаки лишь в самых общих чертах могут характеризовать выделенные экологические типы вечнозеленых растений. Эти показатели не позволяют более подробно дифференцировать неблизкородственные виды по степени их засухоустойчивости внутри экологических типов. Наиболее надежными для такой дифференциации оказались: из морфологических признаков — индекс $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$; из анатомических — особенности строения мезофилла листа и степень развития палисады; из эколого-физиологических — скорость потери воды листьями в засуху и их репаративная способность (рис. 12). Однако, еще раз следует подчеркнуть, что они отражают только общую картину степени ксероморфогенеза вечнозеленых древесных растений и характерны лишь для крайних экологических типов: собственно мезофитов и гемиксерофитов.

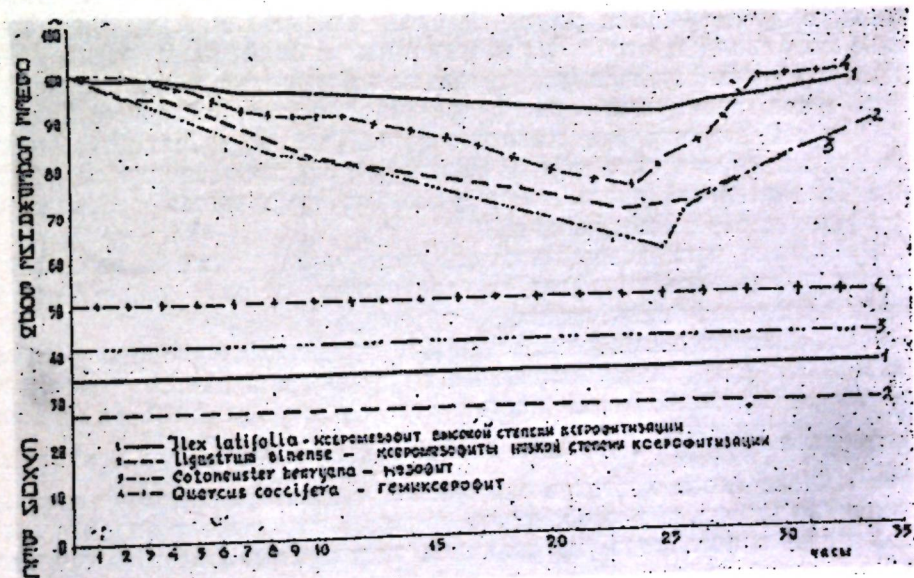


Рис. 12. Водоудерживающая и репаративная способность неблизкородственных видов различных экологических типов.

Следовательно, только сравнительно-экологическое комплексное изучение видов в пределах рода дает нам более объективную картину направленности ксероморфоза и связанной с ним степени засухоустойчивости растений. В связи с этим и интродукцию вечнозеленых древесных растений целесообразно вести большими или меньшими родовыми дендрологическими комплексами, что даст возможность более глубоко познать биологию и экологию видов и родов в целом, а также отобрать из этих комплексов наиболее биологически устойчивые для внедрения в культуру растения.

ВЫВОДЫ

1. Для изученных нами вечнозеленых древесных растений характерны сходный внешний вид листа и внутреннее его строение. Тенденция к внешнему и внутреннему параллелизму в строении листа вечнозеленых видов, принадлежащих к различным родам, по-видимому, не может быть случайной, а является результатом близкого экологического условий местообитания на их родине.

2. Все изученные нами виды относятся к консервативной биологической группе растений, тяготеющей по своему происхождению к мезофитной флоре третичного периода. В строении листа обращает на себя внимание сочетание мезоморфных и ксероморфных признаков. Сохранение мезоморфных черт, в особенности в строении хлоренхимы, отражает генетические связи вечнозеленых растений с их мезофитными предками. Ряд ксероморфных признаков (толстая кутикула, кожистость листа, восковой налет, наличие механических волокон и одревеснение тканей и т. д.), возможно, возникли не только под влиянием иссушающих факторов среды, но обязаны своим появлением субтропическому происхождению, значительной продолжительности жизни листа, вечнозелености.

Продолжительность и пути эволюции растений, их современная география часто могут определять общность и различия в экологической специализации не только отдельных видов, но и целых родов. Так, изученные представители родов *Berberis*, *Cotoneaster*, *Ilex*, *Ligustrum* стойко сохранили в строении хлоренхимы мезоморфные черты. Это объясняется мезофильным направлением их развития в мало изменившейся среде, преимущественно в третичной флоре Восточной Азии.

С другой стороны, представители родов *Quercus* и *Sequoia* имеют ярко выраженную ксероморфную структуру, сформировавшуюся в процессе их длительной эволюции в условиях субаридных субтропиков Средиземноморья и Калифорнии.

Различные пути ксерофилизации определили также и различную направленность ксероморфоза и связанную с ним ксерофитность у изученных видов внутри родов.

3. Диагностическими комплексными признаками степени засухоустойчивости для близкородственных видов могут являться: объем листа, объем зеленой массы листьев на однолетних побегах, значения индекса $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$, толщина листа, общая толщина его покровных тканей, число слоев клеток в мезофилле, степень развития палисады. Количество устьиц, и в особенности толщина кутикулы у видов в пределах даже одного рода, не являются надежными показателями степени их ксерофитности.

4. Абсолютное содержание воды в листьях и их суточная водоотдача, степень изменчивости этих признаков в течение лета, скорость

потери воды листьями в засуху и их репаративная способность после завядания — все эти особенности водного режима листьев характеризуют в большей или меньшей мере степень засухоустойчивости видов в пределах рода. По абсолютным показателям содержания воды в листьях и суточной их водоотдаче можно косвенно судить и об условиях местообитания интродуцированных растений на их родине. Виды, тяготеющие к мезофитной флоре Восточной Азии, приатлантической части Северной Америки или произрастающие во влажных условиях в подлеске Западного Средиземья, имеют более высокие показатели оводненности тканей листа, но низкие абсолютные показатели их суточной водоотдачи. У них наблюдается также и более низкая изменчивость этих признаков в течение всего лета.

Исследования показали, что существует общая тенденция к увеличению водоотдачи с повышением содержания воды в листьях, причем у более засухоустойчивых средиземноморских и североамериканских видов, по сравнению с восточноазиатскими, она более выражена.

5. По общему содержанию воды в листьях, и в особенности по динамике их суточной водоотдачи (отношение водоотдачи в августе к июню), трудно дифференцировать виды даже внутри рода по степени их ксерофитности. Более объективным показателем степени гидрофильности видов внутри рода может служить скорость потери воды листьями в засуху и их репаративная способность после завядания.

6. У видов внутри рода обнаружена определенная связь между водоудерживающей способностью листьев и отдельными элементами морфолого-анатомической структуры листа: площадью, объемом, степенью развития покровных тканей, количеством устьиц, степенью развития палисады в мезофилле. Более тесная сопряженность этих связей наблюдается в период засухи.

Направленность ксероморфоза листьев у видов в пределах рода хорошо согласуется с особенностями их водного режима. Комплексное изучение эколого-анатомических и физиологических признаков дает возможность не только познать многообразие путей приспособления растений, но и дифференцировать близкородственные растения по степени их ксерофитности.

7. Виды, относящиеся к разным родам, могут иметь близкую степень ксерофитности, хотя обусловленную различным комплексом их приспособлений к засухе. На основании экологического изучения видов в пределах каждого рода из неблизкородственных видов, но с близкой степенью гидрофильности был составлен следующий ряд экологических типов растений:

Мезофитная группа растений

а) Собственно мезофиты (три вида) — растения влажных местообитаний, не мирятся ни с воздушной, ни с почвенной засухой, для широкой культуры в Крыму мало пригодны или совершенно непригодны.

б) Ксеромезофиты низкой степени ксерофитизации (теневыносливые или тенелюбивые), близкие к собственно мезофитам (10 видов). Растения этой экологической группы требовательны к почвенной влажности, но относительно стойки к воздушной засухе при уходе и систематическом поливе в течение всего летнего периода.

в) Ксеромезофиты более высокой степени ксерофитизации (световыносливые или светолюбивые) — 14 видов. Растения мирятся с воздушной засухой и относительно устойчивы к почвенной, успешно растут без полива только на свежих почвах.

Ксерофитная группа растений

г) Гемиксерофиты (10 видов). Гемиксерофиты — растения сухих местообитаний, мирятся с почвенной и воздушной засухой, хорошо растут и развиваются в летний период без полива, однако при поливе растут лучше.

8. Только комплексное сравнительно-экологическое изучение видов в пределах рода дает объективную картину направленности ксероморфоза и связанной с ним степени засухоустойчивости растений.

Ни один из использованных морфолого-анатомических или физиологических признаков не может служить универсальным показателем для диагностики степени засухоустойчивости неблизкородственных видов в пределах выделенных экологических типов. Однако значения индекса $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$, особенности строения мезофилла листа, динамика суточной водоотдачи летом, скорость потери воды листьями и их репаративная способность после завядания отражают общую картину ксероморфогенеза вечнозеленых растений и могут быть полезны при характеристике крайних экологических типов: собственно мезофитов и гемиксерофитов.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов П. А., 1924 а. К методике количественно-анатомического изучения растений. Распределение устьиц. Бюл. Среднеазиатск. гос. ун-та, вып. 4.
- Баранов П. А., 1924 б. К методике количественно-анатомического изучения растений. Бюл. Среднеазиатского гос. ун-та, вып. 7.
- Благовещенский А. В., 1939. Биохимическая эволюция растений в связи с изменением качеств ферментов. В сб. «Успехи современной биологии», 11.2. М.—Л.
- Благовещенский А. В., 1945. Количественная изменчивость биохимических признаков у растений. Тр. Среднеазиатского гос. ун-та, Новая серия, т. 1.
- Вавилов Н. И., 1940. Интродукция растений в советское время и ее результаты. Доклад на конф. ботанических садов при АН СССР. Избр. труды, т. 5, 1965. М.
- Варминг Е., 1902. Распределение растений в зависимости от внешних условий. Экологическая география растений.
- Василевская В. К., 1938. О значении анатомических коэффициентов как признака засухоустойчивости растений. Бот. журнал, т. 23, № 4.
- Василевская В. К., 1940. Анатоомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Учен. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, вып. 14. Л.
- Василевская В. К., 1954. Формирование листа засухоустойчивых растений. Изд-во АН Туркмен. ССР, Ашхабад.
- Визнер Ю., 1892. Биология растений с приложением исторического очерка ботаники. СПб.
- Вульф Е. В., 1944. Историческая география растений. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Высоцкий Г. Н., 1894. О выборе наиболее подходящих для культуры в степях форм древесной растительности. Лесн. журнал, 2—3. СПб.
- Генкель П. А., 1946. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. ин-та физиологии растений, т. 5, вып. 1.
- Генкель П. А., 1960. Современное состояние проблемы засухоустойчивости растений и дальнейшие пути ее изучения. В сб.: «Физиология устойчивости растений». Изд-во АН СССР, М.
- Григорьев Ю. С., 1955. Сравнительно-экологическое исследование ксерофиллизованных высших растений. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Гроссгейм А. А., 1950. Теория ксероморфогенеза и некоторые вопросы истории флоры. Проблемы ботаники, вып. 1. М.—Л.
- Гурский А. В., 1957. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. Изд-во АН СССР, М.
- Гурский А. В., 1965. Исследование ассимилирующих органов растений. Бюл. Главн. бот. сада, вып. 57. М.
- Гзырян М. С. Сравнительная эколого-анатомическая характеристика древесины и листа некоторых древесных пород, культивируемых в парковых насаждениях Азербайджана. Тр. ин-та ботан. АН Азерб. ССР, Баку.

- Гзырян М. С., 1959. К методике анатомического изучения листьев двудольных растений. Тр. ин-та ботан. АН Азерб. ССР, Баку.
- Еремеев Г. Н., 1938. Засухоустойчивость и стойкость растений к обезвоживанию. ДАН СССР, т. 18, № 3. М.
- Еремеев Г. Н., 1939. Диагностика засухоустойчивости плодовых растений. Тр. Гос. Никитского бот. сада, т. 21, вып. 2. М.
- Еремеев Г. Н., 1963. Определение засухоустойчивости плодовых и других древесных растений. Физиология растений, т. 10, вып. 6. М.
- Еремеев Г. Н., 1965. Краткий обзор методов изучения засухоустойчивости форм и сортов плодовых. Пробл. совр. ботан., т. 2. Изд-во «Наука», М.—Л.
- Заленский В. Р., 1902. О характере нервации в листьях некоторых растений. Дневник XI съезда русских естественных испытателей и врачей.
- Заленский В. Р., 1904. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изд-во Киевск. политехн. ин-та, т. 4, вып. 1. Киев.
- Заленский В. Р., 1920. О признаках ксерофильности у растений. Резюме докл. на 3-м Всероссийском селекционном съезде.
- Заленский В. Р., 1922. О признаках засухоустойчивости у растений Юго-Востока. Сельское и лесное хоз-во, 1—2.
- Иванов Л. А., 1922—1923. Современное состояние вопроса о засухоустойчивости растений. Тр. по прикладной ботанике и селекции, т. 13. Петроград.
- Карнова Н. В., 1961. Изменение влажности листьев древесных пород в зависимости от запасов влаги в почве. Сообщ. лаборатории лесоведения АН СССР, № 5. М.
- Куликов Г. В., 1968. Вечнозеленые листовые деревья и кустарники на Южном берегу Крыма и их биологические и экологические особенности. Автореферат диссертации. М.
- Куликов Г. В., 1969 а. Продолжительность жизни листа вечнозеленых деревьев и кустарников в Крыму. Бюл. Главн. бот. сада, вып. 72. Изд-во АН СССР, М.
- Куликов Г. В., 1969 б. Применение перфокарт при экологическом изучении интродуцированных деревьев и кустарников. В кн.: «Материалы IV Республиканской научной конференции молодых исследователей». Киев.
- Куликов Г. В., 1969 в. Скорость потери воды листьями и их репаративная способность как показатели приспособленности древесных растений к засухе в Крыму. В кн.: «Тезисы Республиканской научной конференции молодых исследователей по физиологии и биохимии». Киев.
- Лебедянцева Е. В., 1929—1930. Опыт изучения водоудерживающей способности у растений в связи с их засухоустойчивостью и морозоустойчивостью. Труды по прикладн. ботан., генет. и селекции, т. 28, вып. 2. Л.
- Липаева Л. И., 1952. О строении листьев пустынных растений Южного Прибалхашья. Бюл. МОИП, т. 57, вып. 5. М.
- Максимов Н. А., 1926. О физиологической природе засухоустойчивости растений. Изд-во Гос. ин-та опыты. агрономии, т. 4, № 4.
- Максимов Н. А., 1931. Физиологическое изучение ксероморфной структуры. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, т. 25, вып. 3. Л.
- Максимов Н. А., 1948. Краткий курс физиологии растений. Сельхозгиз, М.
- Келлер Б. А., 1921. Водный баланс и засухоустойчивость у растений. Вестн. опыты. дела, 4.
- Келлер Б. А., 1923. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Очерки экологические и фитоэкологические, вып. 1. Изд-во Ком. НКЗ, Воронеж.
- Келлер Б. А., 1928. Материалы к вопросу о связи между строением листа и водным балансом. Дневник Всесоюзн. съезда ботаников. Л.
- Келлер Б. А., 1929. О связи между общей длиной жилок и интенсивностью транспирации. Тр. Ботан. опыты. станции им. Б. А. Келлера, т. 1, вып. 1. Воронеж.
- Келлер Э. Ф., 1948. Длина жилок и число устьиц на единицу площади листа как экологический признак. В сб.: «Растение и среда», вып. 1. М.
- Колкунов В. В., 1905. К вопросу о выработке выносливости к засухе культурных растений, 4—5. Киев.
- Колкунов В. В., 1913. К вопросу о соотношении анатомических коэффициентов и физиологических свойств растений. СПб.
- Кормилицын А. М., Марченко Н. Г., 1960. Водоудерживающая способность листьев деревьев и кустарников как показатель приспособленности при интродукции на Южном берегу Крыма. Труды Гос. Никитск. бот. сада, т. 32. Ялта.
- Кормилицын А. М., 1960. Деревья и кустарники арборетума Государственного Никитского ботанического сада (инвентарный список растений с указанием их экологической стойкости и плодоношения по многолетним наблюдениям). Труды Гос. Никитск. бот. сада, т. 32. Ялта.
- Крамер П., Козловский Т., 1963. Физиология древесных растений. Гослесбумиздат, М.

- Малеев В. П., 1933. Теоретические основы акклиматизации. Издание Всесоюз. ин-та растениеводства. Л.
- Маргайлик Г. И., 1965. К методике отбора листьев древесных растений для сравнительных морфолого-анатомических и физиологических исследований. Ботан. журн., т. 50, вып. 1. М.—Л.
- Мокеева Е. А., 1948. К методике изучения анатомии листа, вып. 1. Изд-во АН Узб. ССР, Ташкент.
- Поплавская Г. И., 1948. Экология растений. Изд-во «Сов. наука», М.
- Ричардс П. У., 1961. Тропический дождевой лес. Изд-во иностранной литературы, М.
- Федоров А. А., и др., 1956. Атлас по описательной морфологии высших растений. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Цельникер Ю. Л., 1955. Скорость потери воды изолированными листьями древесных пород и устойчивость их к обезвоживанию. Тр. ин-та леса АН СССР, т. 27. М.
- Цельникер Ю. Л., 1955. Водный режим листьев дуба и ясеня пушистого в Деркульской степи и влияние на него полива. Тр. ин-та леса АН СССР, т. 27. М.
- Цельникер Ю. Л., 1958. О показателях водного режима листьев древесных пород степной зоны. Тр. ин-та леса АН СССР, т. 41. М.
- Цельникер Ю. Л., 1960. Пути приспособления древесных пород к перенесению засухи в условиях степи. Физиология устойчивости растений. Изд-во АН СССР, М.
- Шенников А. Н., 1950. Экология растений. М.
- Шметхюзен И., 1966. Общая география растительности. Изд-во «Прогресс», М.
- Шутяев А. М., 1960. К анатомической характеристике листьев ранней и поздней форм дуба в географических культурах. Бот. журнал, т. 45, № 2. М.—Л.
- De Candolle A., 1874. Constitution dans le regne vegetal de groupes physiologiques Archives. Sci. Phys. Nat. 50.
- Drude O., 1890. Handbuch der Pflanzengeographie. Bebl. Geogr. Handbücher. Stuttgart.
- Schimper A. F. W., 1898. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jene.

G. V. KULIKOV

XEROMORPHISM AND XEROPHYTISM OF EVERGREEN WOOD PLANTS IN CONNECTION WITH THEIR INTRODUCTION INTO THE SOUTH CRIMEAN COAST

SUMMARY

Xeromorphism and xerophytism of 36 species and one variety of leaf-bearing trees and shrubs of various geographical origin were studied. The methods of ecological anatomy and physiology were used.

An attempt has been made to explain different ways of xerophytisation in species within bounds of genus in connection with their different xeromorphosis trends. A critical estimation of anatomical and physiological indices used is given for the indirect diagnostics of xerophyte features of close-related species.

In species within the bounds of genus, the definite connection was found between water-holding capacity of leaves and certain elements of leaf morpho-anatomical structure. The conjugation of correlative connections is found to be closer during drought period.

On the basis of analysis of ecological studying species within the bounds of each genus of non-close-related but with near degree of hydrophily, a series of plant ecological types was composed: actually mesophytes, xeromesophytes with lower degree of xerophytisation, xeromesophytes with higher degree of xerophytisation, and hemixerophytes.

It was shown that none of the morpho-anatomical or physiological characters used can serve as a universal index for diagnostics of drought-resistance degree of non-close-related species within a range of the ecological types singled out.

However, value of the index $\frac{\text{surface}}{\text{volume}}$, special characters of leaf mesophyll structure, dynamics of diurnal water return during summer, the rate of water loss by leaves, and their reparative capacity after fading,— all these in a complex reflect the general picture of xeromorphogenesis of evergreen plants and may be useful when characterizing the extreme ecological types: proper mesophytes and hemixerophytes.

Л. В. ЯКОВЛЕВА, С. И. КУЗНЕЦОВ,
кандидаты сельскохозяйственных наук

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ОТДАЛЕННОЙ ПРИВИВКИ ХВОЙНЫХ ПОРОД СЕМЕЙСТВА КИПАРИСОВЫХ

Прививкам хвойных пород в последние годы уделяется большое внимание. Как известно, внутривидовые прививки широко используются в лесном семеноводстве. Отдаленные прививки представляют интерес при изучении взаимопрививаемости в зависимости от родства компонентов и взаимовлияния подвоя и привоя.

В 1970 г. нами были обследованы прививки между растениями родов *Cupressus*, *Juniperus*, *Thuja*, *Chamaecyparis*, *Libocedrus* и *Biota*, сделанные в 1962—1964 гг. М. М. Бескаравайным и его сотрудниками. Прививки были проведены в условиях теплицы в боковой разрез наклюнувшимися семенами, всходами и черенками со старых деревьев на одно-двухлетние сеянцы (Бескаравайный, 1964). Через 1—4 недели привитые растения выносили в холодный парник, а затем высаживали на постоянное место в арборетуме Никитского ботанического сада.

Эти прививки, выполненные в 52 вариантах (различных сочетаниях привоя с подвоем), интересны прежде всего тем, что дают возможность проследить, зависит ли успешность прививки от родства трансплантантов. На существование такой связи указано в работах некоторых исследователей [Уэлс (Wells, 1955); Бриндем (Brundum, 1965); Корти (Corti et al., 1968) и др.], а на примере прививок семейства Сосновые показано, что приживаемость, сохранность и рост прививок зависят от родства компонентов (Яковлева, 1970).

Кроме того, у обследованных прививок сохранены все ветви привоя и подвоя, что позволяет определить, каким образом влияет на быстроту роста той или иной породы сочетание ее с породой другого вида и рода.

К сожалению, в обследованных прививках нет контрольных вариантов (внутривидовых сочетаний привоя с подвоем). Однако имеющиеся варианты межвидовых и межродовых прививок кипариса отчасти позволяют проследить связь успешности прививки с систематическим родством трансплантантов. Хотя среди межвидовых прививок кипариса есть варианты с низкой сохранностью (10—25%), семилетние прививки кипариса гвадалупского (*Cupressus guadalupensis* Wats) на кипарисе вечнозеленом (*C. sempervirens* L.) сохранились на 83%, а кипариса лузитанского (*C. lusitanica* Mill.) на том же подвое — на 50%, тогда как все межродовые прививки кипариса на можжевельнике, био-

те и либоцедрусе имеют значительно меньшую сохранность — от 5 до 22%.

Рост прививок тоже зависит от родства компонентов. Из таблицы видно, что средний прирост семилетних межвидовых прививок кипариса составил 230 см, а межродовых — только 172 см, т. е. 75%.

Кроме родства, по-видимому, играют роль и особенности подвойного растения. Наибольший прирост из межродовых прививок кипариса наблюдается на можжевельнике (179 см), меньше на биоте (164 см) и либоцедрусе (102 см). Последний в условиях климата Южного берега Крыма страдает от сухости и растет медленно. Даже будучи подвойным растением, он дал средний прирост за 7 лет лишь 47 см. Прививка либоцедруса на кипарисе в том же возрасте имеет средний прирост в два раза больше (102 см), кипарис при этом, будучи подвойным растением, растет в 2,5 раза быстрее, чем на либоцедрусе. Отсутствие внутривидовых прививок ограничивает возможности сравнения и определенных выводов относительно специфики влияния растений того или иного рода.

В рассматриваемых вариантах межвидовых и межродовых прививок кипариса рост подвойных растений различен. Если кипарис привит на кипарисе, то интенсивность роста привоя и подвоя примерно одинакова (см. табл.). Если же кипарис привит на можжевельнике, биоте

Таблица
Средний прирост семилетних межвидовых и межродовых прививок хвойных пород семейства Кипарисовых

| Варианты прививок | Средний прирост, см | | Средний прирост компонента (в % от суммарного среднего прироста привоя и подвоя) | |
|------------------------------------|---------------------|--------|--|--------|
| | привоя | подвоя | привоя | подвоя |
| I. Межвидовые | | | | |
| Кипарис на кипарисе | 230 | 294 | 44 | 56 |
| II. Межродовые | | | | |
| Кипарис на можжевельнике | 179 | 72 | 71 | 29 |
| Кипарис на биоте | 164 | 88 | 65 | 35 |
| Кипарис на либоцедрусе | 102 | 47 | 69 | 31 |
| Средние показатели | 172 | 73 | 70 | 30 |
| Кипарисовик на кипарисе | 186 | 370 | 33 | 67 |
| Можжевельник на кипарисе | 111 | 358 | 24 | 76 |
| Туя на кипарисе | 122 | 330 | 27 | 78 |
| Либоцедрус на кипарисе | 102 | 256 | 29 | 71 |
| Средние показатели | 128 | 347 | 27 | 73 |

или либоцедрусе, то отношение скорости роста подвоя и привоя иное: привой растет примерно в два раза быстрее, чем подвой. Однако это не является общим правилом для всех межродовых прививок семейства кипарисовых и наблюдается лишь при прививке быстрорастущего кипариса на медленно растущие по сравнению с ним можжевельник, биоту и либоцедрус. Из таблицы видно, что в обратном варианте (можже-

вельник привит на кипарисе) подвой в три раза выше привоя (соответственно 358 см и 111 см). При прививке других пород (кипарисовика, туи и либоцедруса) на кипарисе привой также отстает в росте от подвоя. Следовательно, в прививке каждый компонент в какой-то мере сохраняет присущую данной породе быстроту роста. Это хорошо видно, если средний прирост каждого компонента выразить в процентах от суммарного прироста привоя и подвоя. При межвидовой прививке кипариса привой и подвой примерно поровну поделили прирост (44 и 56%), а при межродовой — на долю кипариса приходится в среднем 70% в обоих случаях, независимо от того, является кипарис подвоем или привоем.

Обследование показало, что межродовые прививки в основном имеют теоретическое значение. Применение их на практике ограничивается из-за низкой сохранности в последующие после прививки годы. Межвидовые и межродовые прививки, представляя собой при соответствующем подборе привоя и подвоя оригинальные сочетания, могут давать определенный декоративный эффект (рис. 1, 2).

В результате проведенного обследования можно сделать следующие предварительные выводы.

1. Межвидовые прививки кипариса и межродовые прививки его на можжевельнике, биоте и либоцедрусе, а также межродовые прививки можжевельника, кипарисовика, туи и либоцедруса на кипарисе могут расти в условиях климата Южного берега Крыма в открытом грунте.

2. Успешность отдаленной прививки обусловлена родством компонентов: сохранность и средний прирост межвидовых прививок кипариса выше, чем межродовых прививок кипариса на можжевельнике, биоте, либоцедрусе.

3. При межвидовой и межродовой прививке быстрота роста кипариса сохраняется. При межродовой прививке на его долю приходится 70% от среднего суммарного прироста обоих компонентов, независимо от того, является он привоем или подвоем.

4. Межродовые прививки вследствие низкой сохранности имеют лишь ограниченное применение в декоративном садоводстве, но при решении теоретических вопросов значение их существенно.



Рис. 1. Восьмилетняя прививка кипарисовика Лавсона на кипарисе вечнозеленом.



Рис. 2. Восьмилетняя прививка можжевельника толстокорого на кипарисе вечзеленом.

L. V. YAKOVLEVA, S. I. KUZNETSOV

SOME RESULTS OF DISTANT GRAFTING OF CONIFERS OF CUPRESSACEAE

SUMMARY

Investigation in Arboretum of the Nikita Botanical Gardens has been made on 7 year's graftings between plants of genera of Cupressus, Juniperus, Thuja, Chamaecyparis, Libocedrus and Biota, these graftings have been carried out in 52 versions. It was stated that successfulness of distant grafting is stipulated by relationship of components: preservation and average increment of interspecific grafting of Cupressus are higher than that of intergeneric Cupressus graftings on Juniperus, Biota and Libocedrus. In both interspecific and intergeneric graftings, growth speed of Cupressus is maintained to some extent: in combination with slowly growing trees, 70% of increment of average total increase of both components fall on its share, irrespective of whether Cupressus is rootstock or scion.

On the whole, intergeneric graftings are of theoretical significance; their use in practice is very limited owing to lower preservability.

ЛИТЕРАТУРА

- Бескаравайный М. М., 1964. Межвидовая гибридизация и отдаленные прививки хвойных и других древесных экзотов для получения экологически стойких и гетерозисных форм. В сб.: «Селекция, интродукция и семеноводство древесных лесных пород». Изд-во «Урожай», Киев.
- Яковлева Б. В., 1970. Влияние степени родства компонентов на приживаемость прививок хвойных пород. Бюл. Гос. Никитск. бот. сада, в. 1(12).
- Bryndum K., 1965. The effect of the root-stock upon the height growth of Picea abies grafts. „Forste forsgsvaesen. Danm.“, 29, 2.
- Corti R. et al., 1968. Note sur l'incompatibilite de greffe cher les coniferes. „Silvae genet.“, 17, 4.
- Wells J., 1955. Grafting pine and spruce. Amer. Nurseryman, 101, 1.

УДК 635.952.9:631.524(477.9)

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ, ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ НА ЮЖНЫЙ БЕРЕГ КРЫМА. БЕСКАРАВАЙНАЯ М. А., ЯРОСЛАВЦЕВ Г. Д. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1972, т. 55, стр. 5—27.

В Государственном Никитском ботаническом саду на протяжении последних пяти лет проходили интродукционное испытание следующие виды и формы древесных растений: *Acer cissifolium* (Sieb. et Zucc.) C. Koch., *A. tetramerum* Pax., *Callicarpa bodinieri* Levl., *C. dichotoma* (Lour.) C. Koch., *Catalpa duclouxii* Dode, *C. fargesii* Bur., *Cornus paucinervis* Hance, *Exochorda giraldii* Hesse var. *Wilsonii* Rehd., *Juglans hindsii* Jeps., *Lonicera almannii* Rgl., *L. floribunda* Boiss. et Buhse, *L. ramosissima* Franch. et Sav., *L. ruprechtiana* Rgl., *L. japonica* Thunb. var. *halliana* Nichols., *L. xylosteum* L., *Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd., *Phlomis fruticosa* L., *Rhamnus dahurica* Pall. var. *nipponica* Mak., *Rh. dolichophylla* Gontsch., *Rh. ussuriensis* I. Vass., *Ribes odoratum* Wendl.

Комплексное изучение особенностей надземной части и корневой системы древесных интродуцентов с привлечением экспериментальных данных об их морозо- и засухоустойчивости в условиях выращивания позволило сократить сроки интродукционного испытания.

В результате экологического изучения интродуцированных деревьев и кустарников можно рекомендовать для более широкого испытания и внедрения в практику зеленого строительства, главным образом на Южном берегу Крыма, наиболее устойчивые и декоративные виды, как например, *Acer tetramerum*, *Callicarpa bodinieri*, *C. dichotoma*, *Catalpa duclouxii*, *Cornus paucinervis*, *Juglans hindsii*, *Malus hupehensis*, *Phlomis fruticosa*, *Ribes odoratum*.

УДК 582.675.3:632.111.5/6(477.9)

ИЗУЧЕНИЕ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ И МОРОЗОСТОЙКОСТИ ВЕЧНО-ЗЕЛЕННЫХ БАРБАРИСОВ В КРЫМУ. КУЛИКОВ Г. В., ДОМАНСКАЯ Э. Н. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1972, т. 55, стр. 27—43.

В условиях Южного берега Крыма у четырех видов вечнозеленых барбарисов прослежены особенности морфолого-анатомического строения листьев и водного режима в связи с их морозо- и засухоустойчивостью. Была сделана также попытка по приспособительным признакам провести аналогию между морозостойкостью и засухоустойчивостью барбарисов.

На основании полученных данных нельзя сделать вывода о том, что изученные вечнозеленые барбарисы, обладающие повышенной устойчивостью к морозу, являются в то же время и более засухоустойчивыми. В этом отношении корреляция обратная.

У изученных видов не обнаружено также полной аналогии между анатомической структурой листьев и морозо- и засухоустойчивостью растений. В одних случаях морфолого-анатомические признаки листа являются ведущими в адаптации растений к засухе, а с другой стороны — обратная количественная величина показателей этих признаков имеет определенное значение для морозостойкости барбарисов.

У изученных вечнозеленых барбарисов приспособления к засухе и морозу, по-видимому, шли противоположными путями. Однако весь комплекс выявленных нами морфолого-анатомических признаков листа и особенностей водного режима у изученных барбарисов может служить для целей ускоренной оценки их экологической стойкости в новых условиях культуры.

Таблиц 7, библиография 37 названий.

КСЕРОМОРФИЗМ И КСЕРОФИТИЗМ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ ИНТРОДУКЦИЕЙ НА ЮЖНЫЙ БЕРЕГ КРЫМА. КУЛИКОВ Г. В. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1972, т. 55, стр. 43 — 89.

Изучался ксероморфизм и ксерофитизм 36 видов и одной разновидности вечнозеленых лиственных деревьев и кустарников разного географического происхождения. Использованы методы экологической анатомии и физиологии.

Сделана попытка объяснить различные пути ксерофитизации у видов в пределах рода в связи с различной направленностью их ксероморфоза. Дана критическая оценка использованных анатомических и физиологических показателей для косвенной диагностики ксерофитности близкородственных видов.

У видов внутри рода обнаружена определенная связь между водоудерживающей способностью и отдельными элементами морфолого-анатомической структуры листа. Спряженность коррелятивных связей более тесная в период засухи.

На основании экологического изучения видов в пределах каждого рода из неблизкородственных видов, но с близкой степенью гидрофильности составлен ряд экологических типов растений: собственно мезофиты, ксеромезофиты низкой степени ксерофитизации, ксеромезофиты более высокой степени ксерофитизации, гемиксерофиты.

Показано, что ни один из использованных морфолого-анатомических или физиологических признаков не может служить универсальным показателем для целей диагностики степени засухоустойчивости неблизкородственных видов в пределах выделенных экологических типов.

Однако значение индекса $\frac{\text{поверхность}}{\text{объем}}$, особенности строения мезофилла листа, динамика суточной водоотдачи летом, скорость потери воды листьями, их репаративная способность после завядания в комплексе отражают общую картину ксероморфогенеза вечнозеленых растений и могут быть полезны при характеристике крайних экологических типов: собственно мезофитов и гемиксерофитов.

Таблиц 9, иллюстраций 12, библиография 65 названий.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ОТДАЛЕННОЙ ПРИВИВКИ ХВОЙНЫХ ПОРОД СЕМЕЙСТВА КИПАРИСОВЫХ. ЯКОВЛЕВА Л. В., КУЗНЕЦОВ С. И. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1972, т. 55, стр. 89 — 93.

В 1970 г. обследованы семилетние отдаленные прививки между растениями родов *Cupressus*, *Juniperus*, *Thuja*, *Chamaecyparis*, *Libocedrus* и *Biota*, выполненные в 1962 — 1964 гг. М. М. Бескаравайным и сотрудниками Никитского ботанического сада в 52 вариантах. Прививки сделаны в условиях теплицы в боковой разрез, позднее высажены в открытый грунт. У них сохранены все ветви привоя и подвоя, что дало возможность измерить прирост каждого компонента.

Установлено, что сохранность и средний прирост межвидовых прививок кипариса выше, чем межродовых прививок кипариса на можжевельнике, биоте, либоцедрусе. В прививке каждый компонент в какой-то мере сохраняет присущую данной породе быстроту роста. При межвидовой прививке кипариса на долю привоя и подвоя приходится соответственно 44 и 56% прироста от среднего суммарного прироста обоих компонентов, а при сочетании его с медленно растущими породами в межродовой прививке 70% приходится на долю кипариса, независимо от того, является он подвоем или привоем. Межродовые прививки имеют иную сохранность, поэтому они имеют ограниченное применение. Однако при решении теоретических вопросов значение их существенно.

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|----|
| М. А. Бескаравайная, Г. Д. Ярославцев. Экологическое изучение деревьев и кустарников, интродуцированных на Южный берег Крыма | 5 |
| Г. В. Куликов, Э. Н. Доманская. Изучение засухоустойчивости и морозостойкости вечнозеленых барбарисов в Крыму | 27 |
| Г. В. Куликов. Ксероморфизм и ксерофитизм вечнозеленых древесных растений в связи с их интродукцией на Южный берег Крыма | 43 |
| Л. В. Яковлева, С. И. Кузнецов. Некоторые итоги отдаленной прививки хвойных пород семейства кипарисовых | 89 |
| Рефераты | 93 |

CONTENTS

| | |
|---|----|
| M. A. Beskaravaynaya, G. D. Yaroslavtsev. Ecological studying trees and shrubs introduced into the South Crimean Coast | 5 |
| G. V. Kulikov, E. N. Domanskaya. Studies on drought-resistance and frost-hardiness of evergreen barberries in the Crimea | 27 |
| G. V. Kulikov. Xeromorphism and xerophytism of evergreen wood plants in connection with their introduction into the South Crimean Coast | 43 |
| L. V. Yakovleva, S. I. Kuznetsov. Some result of distant grafting of conifers of Cupressaceae | 89 |
| Synopses | 93 |

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета
Государственного Никитского ботанического сада

**БИОЛОГИЯ РОСТА, РАЗВИТИЯ И УСТОЙЧИВОСТЬ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ**

Ответственный за выпуск **А. М. КОРМИЛИЦЫН**

Редактор **С. Н. Солодовникова**

Технический редактор **В. П. Яновский**

Корректор **Е. К. Мелешко**

БЯ 02194. Сдано в производство 25.6.1971 г. Подписано к печати 29.5.1972 г.
Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Объем: 6,0 физ. п. л., 8,4 усл. печ. л., 8,3 уч.-изд. л.
Тираж 600 экз. Заказ 3237. Цена 69 коп.

Ялтинская городская типография, ул. Володарского, 1/4.