

П-121
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

I

ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР

У4/5
197.

П-121

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Читальный зал

ТРУДЫ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Том I



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1949 ЛЕНИНГРАД

Редакционная коллегия:

Ответственный редактор академик *Н. В. Цицин*,
зам. отв. редактора член-корреспондент АН СССР *П. А. Баранов*,
заслуженный деятель науки проф. *А. В. Благовещенский*,
кандидат сельскохозяйственных наук *М. И. Ильинская*,
доктор биологических наук *М. В. Культиасов*,
кандидат биологических наук *П. И. Лапин*,
кандидат биологических наук *Л. О. Машинский*,
кандидат сельскохозяйственных наук *С. И. Назаревский*

Главный ботанический сад Академии Наук СССР создается как научное учреждение в области экспериментальной ботаники, важнейшими задачами которого являются развитие и пропаганда передовой мичуринской науки. Над созданием Сада работает большой коллектив научных работников, уделяющий в настоящее время основное внимание разработке проекта строительства Сада, собиранию коллекций растений, выращиванию и размножению собранных растительных фондов, организации лабораторий.

Строительство Ботанического сада есть само по себе решение научной задачи. Устройство многих экспозиций требует не только обобщения уже известных фактических материалов, но и постановки специальных исследований, особенно по линии акклиматизации растений.

Овладение культурой большинства растений дикой природы в резко отличных условиях Сада требует углубленного изучения их исторически сложившихся потребностей в целях изменения последних путем направленного воспитания. Многие внедряемые в культуру растения трудно размножаются как половым, так и вегетативным путем, и это на первых же этапах строительства Сада заставляет разрешать специфические задачи преодоления этих трудностей. Встает также обширная проблема защиты богатых коллекций растений открытого и, особенно, закрытого грунта от болезней и вредителей.

Вместе с тем, коллектив Сада включился в научную работу по важнейшим народнохозяйственным проблемам продвижения субтропических культур в более северные районы, озеленения городов и в первую очередь столицы нашей Родины — Москвы, обогащению ассортимента декоративных растений путем создания новых отечественных сортов. Большое внимание уделено вопросам, связанным с полезными лесонасаждениями и травопольной системой земледелия, изысканием и освоением наиболее ценных для промышленности и сельского хозяйства сырьевых природных растительных ресурсов. По мере разрешения стоящих перед Садам задач, результаты научных исследований будут печататься в «Трудах Главного ботанического сада».



ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ВИНОГРАДНОЙ ЛОЗЫ

П. А. БАРАНОВ

В проектируемых экспозициях Главного ботанического сада Академии Наук СССР красной нитью проходит идея эволюции растительного мира, развиваемая с позиций мичуринской биологической науки. Во многих экспозициях предстоит продемонстрировать на наиболее ярких и наглядных примерах приспособительный характер эволюционного процесса, протекающего в конкретных условиях меняющейся среды, что и определяет соответственно направленные изменения организмов.

В качестве прекрасного познавательного материала при демонстрации приспособлений к условиям жизни могут служить лазящие растения (лианы), изучению которых, как известно, уделил большое внимание Ч. Дарвин.

В течение нескольких лет мы изучали различные стороны морфологии и биологии виноградной лозы, как дикорастущей, так и в условиях культуры. На основе этих работ у нас сложилось довольно стройное представление об истории становления виноградной лозы как лианы. Обобщение материалов по приспособительной эволюции виноградной лозы, составляющее содержание настоящей статьи, дает значительный материал для соответствующих экспозиций открытого грунта, оранжерей и музея.

При изучении экологических условий развития дикорастущего винограда в Средней Азии (в Западном Тянь-Шане, Копет-Даге, горах Таджикистана и других), а также развития его в условиях культуры наше внимание неизменно привлекало своеобразие требований изучаемого нами растения к световому режиму.

Виноград-лиана — дитя тенистых лесов тропической и умеренной зон. В Средней Азии, где настоящих лесов почти нет, он обитает среди довольно разреженных насаждений древесно-кустарникового пояса гор и в тугаях на приречных террасах. Вместе с тем он охотно поселяется на каменистых осыпях, приобретая там форму подушкообразного кустарника. Поселившись на каменистой осыпи, особенно южной экспозиции, растение попадает в условия исключительно яркого освещения как прямыми лучами, так и отраженным светом, а также в условия резко нагреваемого субстрата (поверхности камней) и прилегающих к нему слоев воздуха. Несмотря на эти, казалось бы, совершенно неподходящие для мезофитного растения условия, виноград чувствует себя там превосходно: в течение всего лета он сохраняет свои темнозеленые сочные листья и нормально плодоносит.¹ Поселяется виноград и на скалах, приближающихся

¹ Об условиях развития растений на каменистых осыпях см. статью: П. А. Баранов. К познанию растительности горных каменистых осыпей. — Бюлл. Ср.-Аз. гос. ун-та (САГУ), Ташкент, 1925, вып. 9; условия же произрастания в Средней Азии дикорастущего винограда изложены в работах: его же. Дикий виноград

по условиям к каменистым осыпям. И здесь он развивается хорошо.

Обратную картину наблюдаем, когда винограду приходится расти в условиях затенения. В виноградных зарослях в горных ущельях, развиваясь под пологом плотно сомкнувшихся деревьев или кустарников, виноград обычно сбрасывает все листья, оказавшиеся в затенении, и сохраняет лишь те, которые были вынесены побегами на поверхность кроны растения-подпорки. Такую же картину мы имели возможность наблюдать, знакомясь с дикорастущим виноградом и в лесах Кавказа.

Опадение листьев наблюдается и у культурных сортов винограда, когда виноградник оказывается в условиях затенения (главным образом из-за разрастания находящихся около него деревьев).

Эти факты убеждают нас в том, что виноград — резко выраженный светолюб, гелиофит. Такое положение имеет общее значение для всего рода *Vitis*. Среди 32 видов этого рода, распространенных в Новом и Старом Свете (Северное полушарие), есть такие виды, как североамериканский *Vitis rupestris*, Scheele, который целиком порвал с лесной ареной жизни и мигрировал в степные равнины, совершенно лишённые древесной растительности. Есть виды, как *V. Thunbergii* Sieb. et Zucc., обитающие среди разреженных кустарников и на открытых каменистых пространствах, т. е. в таких же условиях, в каких обитают *V. vinifera* L. и *V. silvestris* Bartl. в Средней Азии. Для некоторых видов, как *V. cinerea* Engelm., *V. aestivalis* Michx., так же характерно обитание в лесных условиях, как и на открытых пространствах. Почти для всех остальных видов мы находили в литературе указания на возможность произрастания их вне лесов. И ни разу мы не встретили указания на типичную омброфильность того или иного вида винограда.

Отсюда можно заключить, что не тенистые леса были исходной ареной жизни для винограда. Он пришел сюда с прочно закрепленными историческим процессом требованиями гелиофита. Предками его были растения совершенно иного типа жизненной формы, обитатели ярко освещаемых солнцем открытых пространств. В борьбе за яркий свет произошла от этих предков, оказавшихся в новой для них лесной стихии, и сформировалась новая, резко очерченная жизненная форма — лиана, виноградная лоза.

На вопрос, каковы были предки виноградной лозы и как происходил процесс становления ее как лианы, мы и попытаемся ответить настоящим этюдом. Он основан на наших личных исследованиях по морфогенезу, динамике анатомических структур и эмбриологии виноградной лозы, изложенных в специальной монографии,² на указанных выше работах по дикорастущему винограду и на литературных источниках по семейству Vitaceae.³

1. ПРЕДИСТОРИЯ ВИНОГРАДНОЙ ЛОЗЫ КАК ЛИАНЫ

Все ныне живущие виды рода *Vitis* имеют на своих побегах усики как основной орган для лазания лианы, которым она прикрепляется к расте-

Средней Азии, I. Западный Тянь-Шань. — Тр. Ак-Кавакской оп.-орос. станции, Ташкент, 1927, вып. 4; II. Дарваз. — Тр. Всес. ин-та растениеводства, Л., 1930, т. XXIV, вып. 1; его же. Три года исследований дикорастущего винограда в Средней Азии. — Тр. Всес. съезда по ген. и сел., Л., 1929.

² П. А. Баранов. Строение виноградной лозы. — Ампелография СССР, М., 1946, т. I.

³ В последующем изложении, касаясь семейства Vitaceae, мы имеем дело с подсемейством Vitoideae (по Энглеру); подсемейство же Leeoideae, как сильно уклоняющееся и малоизученное, мы не включаем.

нию-подпорке. Усик у винограда стеблевого происхождения; в процессе эволюции он выработался путем преобразования соцветия. Соцветие у видов *Vitis* боковое и представляет собой симподиальную ветвь, следовательно, и усик является симподиальной ветвью. Иных форм построения стебля у *Vitis*, как и у всех видов ряда других родов Vitoideae (*Clematocissus*, *Landukia*, *Parthenocissus*, *Pterisanthes*, *Tetrastigma*), не имеется. У других же родов (*Ampelocissus*, *Ampelopsis*, *Cissus* и *Rhoicissus*) наряду с видами описанного для *Vitis* строения имеются виды, представители которых совершенно лишены усиков, но соцветие у них также представляет собой боковую, симподиальную ветвь. Наконец, среди рода *Cissus* имеются виды (в подроде *Cyphostemma*), не только лишённые усиков, но и соцветия у них являются конечными, т. е. завершающими собой моноподиальный побег. Подрод *Cyphostemma* представлен многочисленными видами, обитающими почти исключительно на африканском материке.⁴ Среди них имеются представители всех трех упомянутых нами форм строения стебля: симподиальные с усиками, симподиальные без усиков и моноподиальные без усиков. Брандт нашел среди последних два вида (*Cissus Lutea* и *C. Crameriana*), которые отличаются от всех других виноградных растений листорасположением; в то время как для Vitaceae характерно очередное двурядное листорасположение, у названных видов оно — спиральное. Мы можем согласиться с Брандтом, что эти два вида представляют собой наиболее просто построенные виды среди виноградных. Более богат в подроде *Cyphostemma* видовой состав ныне живущих моноподиальных *Cissus* с очередным двурядным листорасположением, но среди подрода *Eucissus* имеется всего лишь один вид подобного типа (*C. corylifolia*). Симподиальные безусиковые формы во всех отмечавшихся родах (*Ampelocissus*, *Ampelopsis*, *Cissus* и *Rhoicissus*) представлены ограниченным числом видов. Безусловно господствующей в настоящее время формой побега среди всех родов семейства Vitaceae является наиболее сложная форма: симподиальная с усиками, т. е. основная жизненная форма современных представителей Vitaceae — это типичная лиана.

Моноподиальные представители семейства Vitaceae представляют собой невысокие прямостоячие кустарники, обитающие в знойных, сухих условиях открытых пространств Юго-Западной Африки. Там они могли сохраниться в силу того, что южная половина африканского материка в течение длительных геологических эпох оставалась сушей с господствовавшим на ней жарким климатом. Моноподиальные представители Vitaceae дают нам возможность представить общий тип светолюбивого предка виноградной лозы.

Не рекапитулирует ли образ своего самого давнего предка сеянец виноградной лозы на первом году своей жизни? Его побег резко отличен от побегов следующих лет. На протяжении почти всего вегетационного периода он сохраняет моноподиальный рост, не образует усиков, и, кроме того, на нем воспроизводится спиральное листорасположение по формуле $2/5$, которое столь необычно для всех Vitaceae, кроме двух упоминавшихся самых примитивных видов *Cissus*. Мы склонны рассматривать эти явления как хороший пример проявления у растений основного биогенетического закона и думать, что они основательно подкрепляют наши представления

⁴ На африканские виды *Cissus*, представляющие большой интерес при решении вопросов истории семейства Vitaceae, обратил внимание Брандт. См. M. Brandt. Untersuchungen über den Sprossaufbau der Vitaceen. Mit besonderer Berücksichtigung der afrikanischen Arten, Berlin, 1911, Diss.

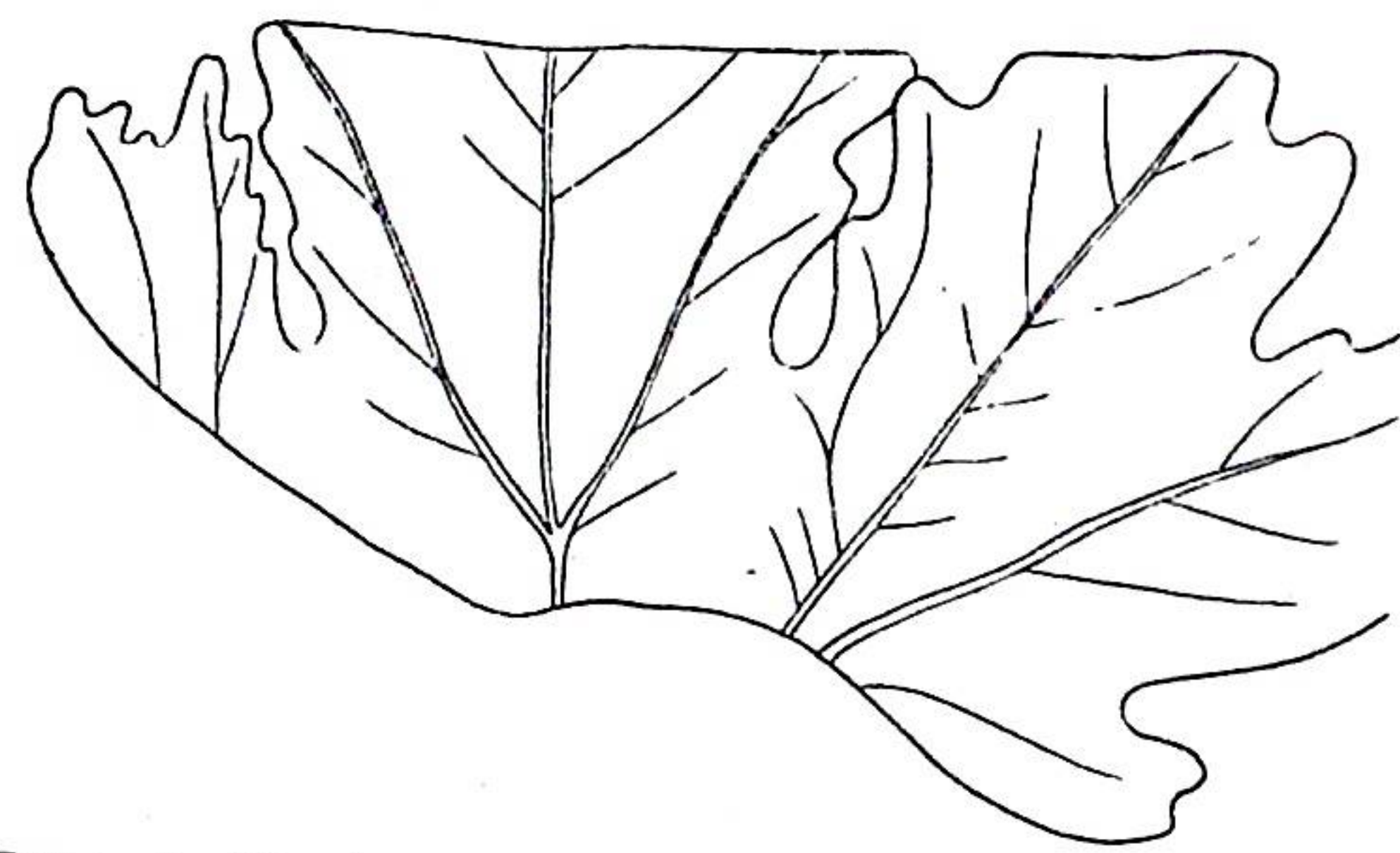
о предках виноградной лозы (*V. vinifera*, как и лиан других видов Vitaceae).

Трудно допустить, конечно, что сохранившиеся в Африке или жившие ранее моноподиальные *Cissus* и были родоначальниками других родов. Вернее всего предположить, что моноподиальные светолюбивые предки



Р и с. 1. *Cissites parvifolius* Berry. Нижний мел (по Палибину)

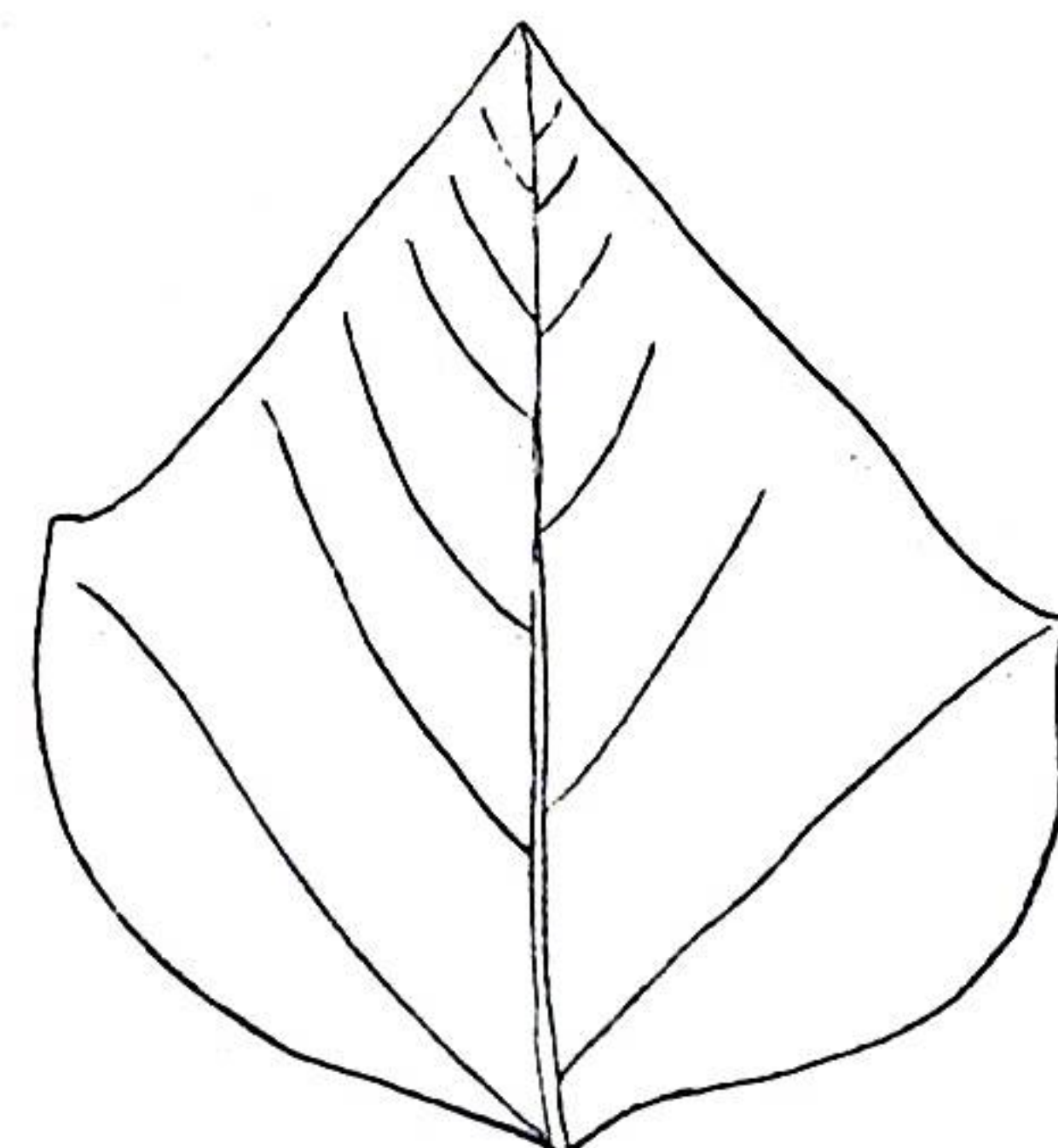
Vitis и других родов, в том числе и *Cissus*, имели общего, еще более древнего, моноподиального, возможно древовидного, предка. Может быть, таковым был род *Cissites*, представители которого обильно встречаются начиная с нижнего мела, т. е. среди ископаемых остатков наиболее древних



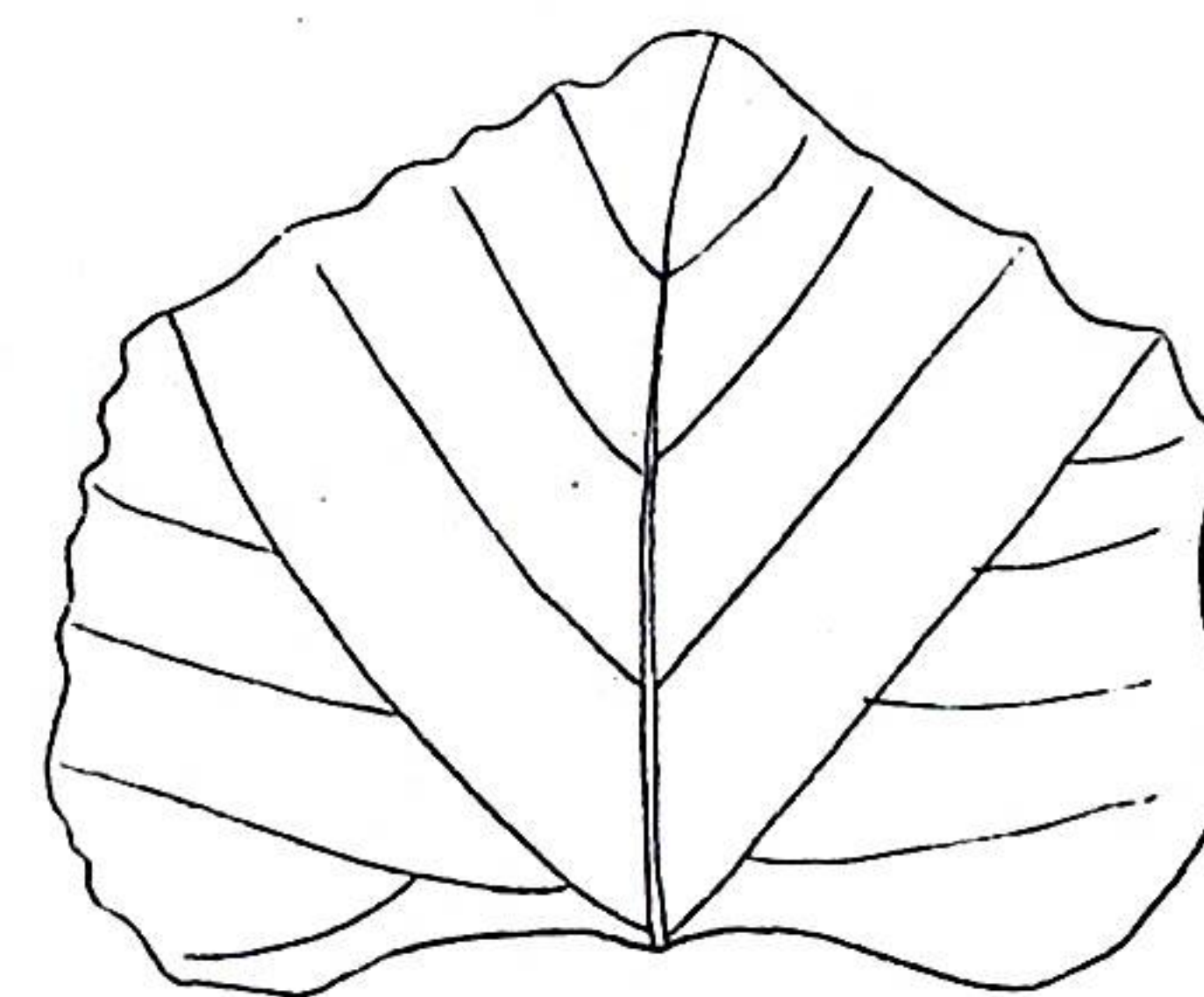
Р и с. 2. *Cissites uralensis* Krysh. Верхний мел (по Палибину)

из известных покрытосеменных растений. Он был широко распространен в меловой период в Америке, Европе и Азии. Палеонтологи склонны рассматривать его в качестве предка рода *Cissus*. Судя по сохранившимся отпечаткам листьев некоторых видов *Cissites*, все же нам кажется, что он с таким же правом может быть принят в качестве предка и рода *Vitis*. Так, самый древний из найденных в нижнемеловых отложениях Северной Америки и Западной Европы *Cissites parvifolius* (рис. 1) имеет листья, безусловно более близкие по своей форме к типичным листьям винограда, а не к *Cissus* (он и был описан ранее под названием *Vitiphyllum*). Точно так же листья *Cissites uralensis* (рис. 2), найденные в верхнемеловых отложениях на Южном Урале, чрезвычайно напоминают листья винограда. Большинство же находок листьев *Cissites*, действительно, близки

к листьям некоторых видов *Cissus* (рис. 3 и 4). Так как до сих пор все знания о роде *Cissites* ограничиваются лишь находками отпечатков листьев, то понятно, конечно, все несовершенство умозаключений о родственных отношениях его с последующими родами Vitaceae. Наиболее древними

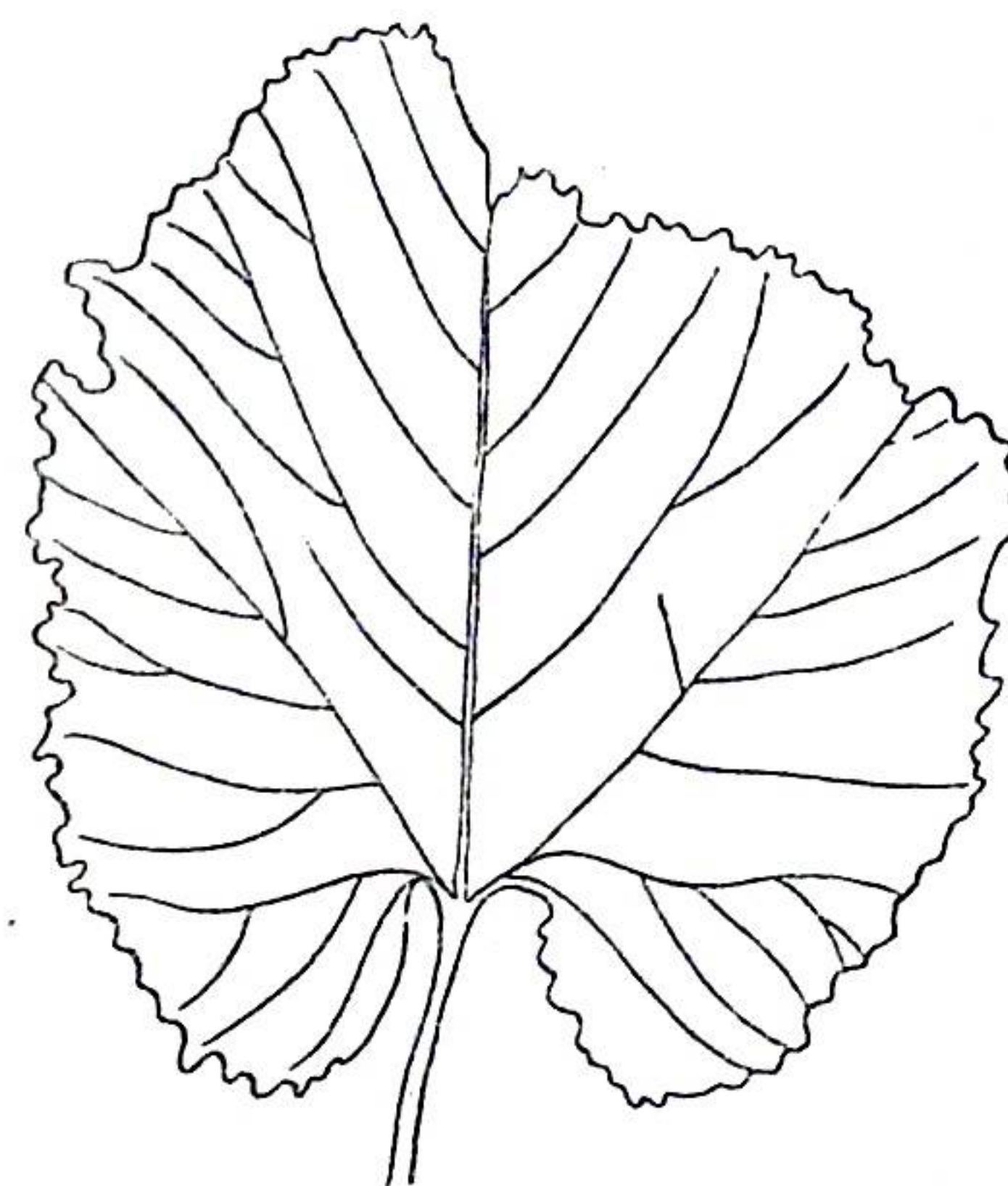


Р и с. 3. *Cissites acuminatus* Lesq.

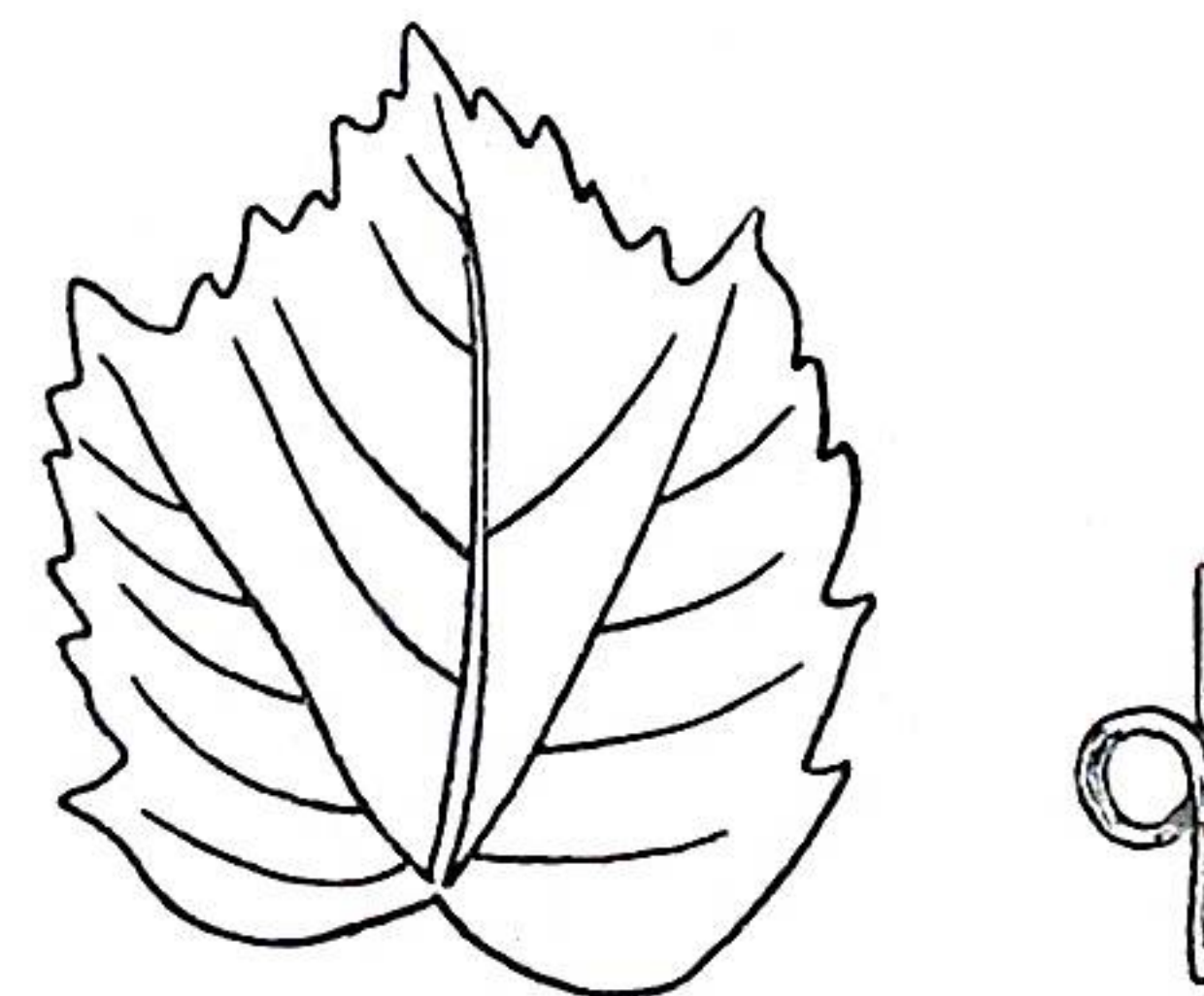


Р и с. 4. *Cissus primaeva* Sap. Нижний эоцен

отложениями, в которых были обнаружены листья винограда *Vitis dakotana* (рис. 5), были верхнемеловые. В течение длительного мелового периода могли быть, разумеется, еще и промежуточные роды между *Cissites* и *Vitis*.



Р и с. 5. *Vitis dakotana* Berry. Верхний мел (по Палибину)



Р и с. 6. *Vitis sezannensis* Sap. Лист. (1/2 nat. вел.) и усик. Нижний эоцен

2. ПЕРЕХОД ОТ ВЕРХУШЕЧНОГО СОЦВЕТИЯ К БОКОВОМУ

В нижнем эоцене Франции были найдены отпечатки листьев винограда, названного *Vitis sezannensis* (рис. 6). Вместе с листьями были впервые обнаружены остатки стеблей и усиков этого вида. Если эта находка говорит, что виноград с усиками появился впервые лишь в эоцене, то нужно

допустить огромный промежуток времени — с мелового периода через весь палеоцен до эоцена, когда виды винограда еще не имели усиков. За это время на земле происходили грандиозные перемены, в силу чего и сами растения претерпевали значительные изменения. Так, прежде чем у виноградных растений появились усики, у них произошло одно решающее изменение, типа ароморфоза, которое открыло широкий простор для дальнейшей их эволюции. Появились новые закономерности роста: осуществился переход от моноподиального роста к симподиальному. Моноподиальный побег, заканчивающийся соцветием, был скован в своем росте, что мы и видим на ныне живущих моноподиальных виноградных, представленных прямостоячими небольшими кустарниками. Трудно определенно решить, в силу каких причин изменились морфогенетические закономерности роста у Vitaceae.

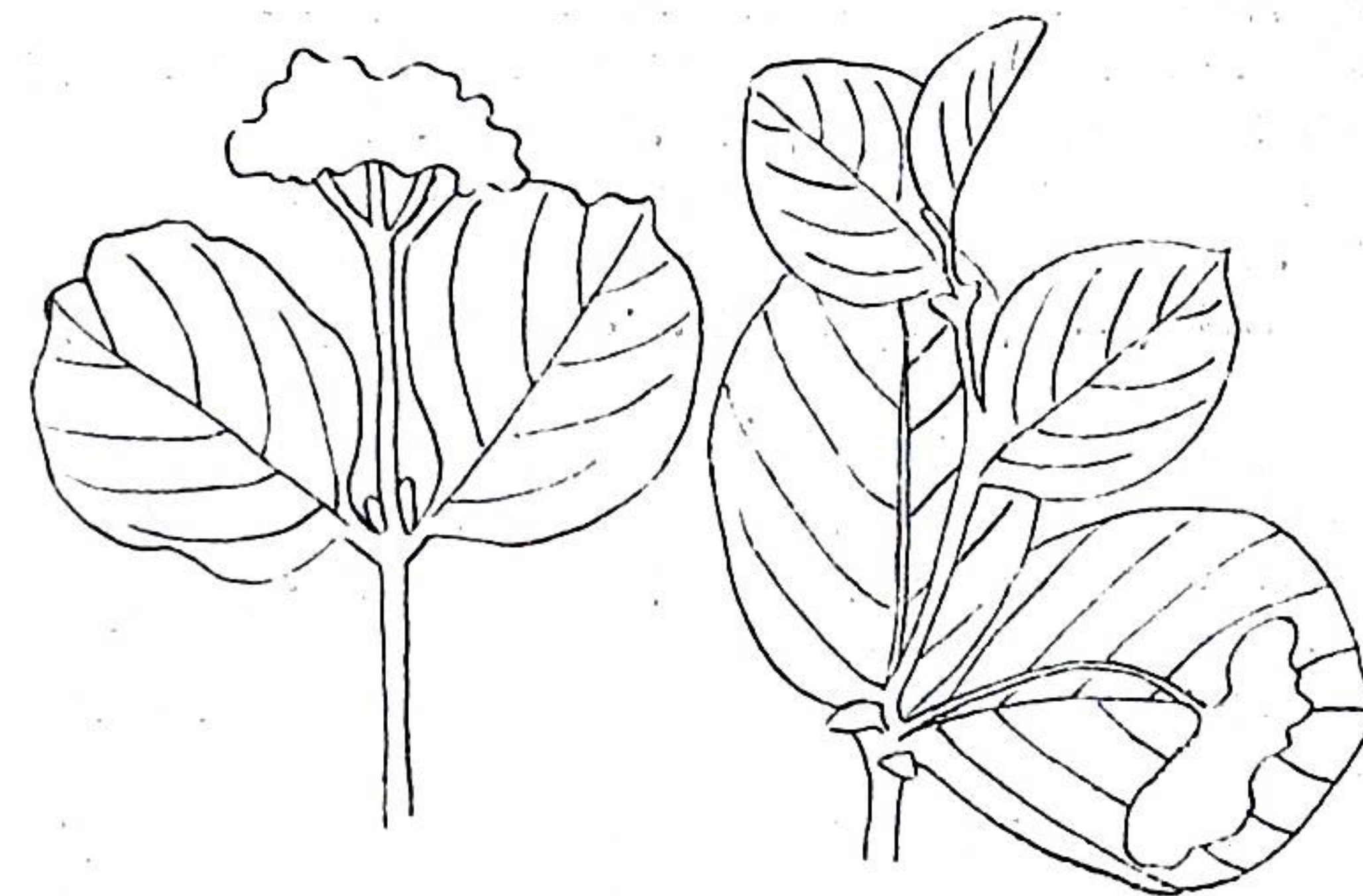
Несомненно, их вызвали какие-то резкие воздействия изменившихся условий существования, отразившиеся на обмене веществ. Это могли быть изменения как в температурном, так и в световом режиме, возникшие для виноградных в процессе их расселения (изменения температурного режима могли возникнуть и непосредственно в районах обитания виноградных вследствие изменения климата этих районов). Исторически сложившиеся у древних виноградных потребности в определенных температурах или в длительности дневного освещения, необходимых для прохождения стадий развития, могли не получить удовлетворения в измененных условиях. Это, в первую очередь, должно было отразиться на процессе развития растения — задержать переход от вегетации к плодоношению, что, естественно, вызывало усиление ростовых процессов в вегетативной сфере растения. Очень логично предположить, что осуществление последнего могло пойти по линии подавления ростовых процессов в верхушечной почке (которая потенциально у моноподиальных виноградных является плодушей) и, наоборот, раннего пробуждения боковых почек и усиления ростовых процессов у развивающихся из этих почек побегов. Такое изменение ростовых функций под влиянием изменения условий для прохождения той или иной стадии развития и могло привести к смещению в сторону верхушечной почки, которая в дальнейшем и стала давать боковое соцветие. Тенденция к замещению верхушечной почки боковой должна была усиливаться в процессе эволюции и привести в конечном счете к замене моноподиального роста столь характерным для подавляющего большинства современных виноградных — гетеротактическим ростом (чередование моноподиальных и симподиальных участков в побеге) или даже полностью симподиальным ростом побега (например, *Vitis labrusca* L.).

Мы отчетливо знаем, что у современных виноградных верхушечная точка нарастания побега сдвигается в сторону получающим преимущественное развитие бугорком ближайшей к вершине побега пазушной почки.⁵ Этот процесс привел к тому, что пазушный боковой побег заместил собою главный побег (соцветие), а соцветие стало из верхушечного роста к симподиальному не произошло, вся дальнейшая эволюция виноградных пошла бы по другому пути, и возможно, что среди них не сформировались бы одни из распространеннейших лазающих древеснистых лиан нашей планеты.

⁵ Интересно отметить, что пазушный бугорок, взявший на себя функции верхушечного конуса нарастания побега, быстро замещается в пазухе листового зачатка новым бугорком — зачатком дополнительной почки.

Среди современных *Cissus* имеются переходные формы от моноподиального типа к симподиальному, у которых в онтогенезе совершается смещение сформированного верхушечного соцветия в сторону активно развивающегося пазушного побега (к таковым Брандт относит *Cissus alnifolia* (рис. 7), *C. fugosioides* и другие родственные им виды).

На основании имеющихся палеонтологических данных нельзя заключить, когда могло произойти интересующее нас изменение закономерностей ветвления у виноградных. Мы знаем определенно одно, что симподии у винограда, как у многих других растений, произошли от моноподиев и, следовательно, моноподиальные формы являются более примитивными. Мы знаем также, что к симподиальному характеру со-



Р и с. 7. *Cissus alnifolia*. Преобразование верхушечного соцветия в боковое (по Брандту)

цветий в тот или иной период своей истории перешли все существующие сейчас роды Vitaceae и что моноподиальные формы сохранились в качестве реликтов третичной африканской флоры в крайне ограниченном числе видов в пределах одного рода *Cissus*.

3. ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СОЦВЕТИЯ В УСИК

Достигнув преобразования верхушечного соцветия в боковое, древние виноградные растения получили, как мы уже говорили, гораздо большие возможности для роста побегов в длину, но это еще не делало их лианами и не позволяло им перейти на другую арену жизни, с открытых мест в тенистые леса. Для этого у растения должен был появиться орган для лазания, благодаря которому светолюбивое растение могло бы выносить свои листья из-под полога леса на поверхность крон деревьев.

Виноградные, как известно, решили эту «проблему», выработав у себя усик в качестве органа для лазания, когда изменившаяся природная обстановка поставила их перед необходимостью приспособиться к жизни в наступающих на их открытые местообитания лесных массивах.

Этот путь приспособления был общим для всех родов Vitaceae, и подавляющее большинство видов во всех родах снабжено усиками. Безусиковые симподиальные виноградные сохранились в незначительном числе видов лишь среди ранее упоминавшихся четырех родов Vitaceae. Подобно моноподиальным видам, безусиковые симподиальные являются преимущественно реликтами африканской флоры, и лишь очень немногие из них до сих пор обитают в Южной Америке.

Подобно Passifloraceae и Sapindaceae, виноградные выработали свои усики путем преобразования из соцветий, но шли в этом отношении своим оригинальным путем. Генетическая связь соцветия винограда с усиком была установлена ботаниками еще в первой половине прошлого столетия, в том числе и Ч. Дарвином, уделявшим большое внимание лазящим растениям и написавшим классический труд «О движениях и повадках лазящих растений». Определенно высказываясь, что «не может быть и сомнения в том, что усик — видоизмененная цветочная ножка виноградной лозы», Ч. Дарвин писал: «...если бы род *Vitis* был неизвестен, то даже самый смелый приверженец учения об изменении видов никогда не предположил бы, что один и тот же растительный индивидуум в один и тот же период роста может представить всевозможные переходы между обычными цветочными ножками, служащими поддержкой цветкам и плодам, и усиками, употребляемыми исключительно для лазания. Но виноградная лоза воочию представляет нам такой именно случай, и он кажется мне самым разительным и любопытным примером перехода, какой только можно представить себе...» (Ч. Д а р в и н. Лазящие растения, 1941, т. VIII, стр. 119).

Последующие детальные морфогенетические исследования, в том числе и наши, только способствовали детализации и укреплению старой истины о гомологичности соцветия и усика у винограда.

Как могло произойти столь интересное преобразование генеративного органа в специализированный орган для лазания? У некоторых видов винограда в разных родах можно наблюдать, что их типичные соцветия обладают гаптотропизмом: при прикосновении к твердому предмету они испытывают известное раздражение и совершают гаптотропическое движение, носящее характер обхватывающего движения. Следовательно, уже в оси соцветия могло быть налицо характернейшее свойство усика — способность к движению. Далее мы можем представить себе, что часть соцветия, вернее всего нижняя веточка его, возможно, в силу недостатка питания, стерилизовалась и оказалась без цветов. Изучая онтогению соцветия у *Vitis vinifera*, мы обычно наблюдали, что зачаток первой ветви на оси соцветия не дифференцируется далее и развивается в виде простого, неветвящегося усика. Стерильная веточка, вытянувшаяся в виде усика и наделенная способностью к гаптотропическому движению, могла оказаться полезным придатком соцветия, а затем грозди, так как благодаря ей довольно тяжелая гроздь винограда (у ныне живущих диких виноградов из разных родов встречаются очень крупные и тяжелые, до 2 кг, грозди) могла гораздо лучше держаться на растении, если усик у ее основания удавалось зацепиться за какой-либо предмет. Такое полезное изменение функции было подхвачено естественным отбором, и в дальнейшей творческой эволюции процесс стерилизации мог охватывать все большую и большую часть ветвей соцветия вплоть до преобразования последнего в типичный усик, уже целиком свободный от функций размножения. Цепляясь за подпорки, усики могли поддерживать не только грозди, но и целые побеги.

Изучение развития плодущего побега у винограда показывает, что соцветия, как правило, развиваются на нижних узлах побега (например, у *Vitis vinifera* на 3—5 узлах), а на последующих узлах до самого конца побега развиваются усики. Интересно отметить, что у *Vitis* заложившееся в почке соцветие далеко не всегда реализуется как таковое. Если дифференциация его не дойдет к осени до известного предела (примерно, до заложения примордиев цветков), то из такого потенциального соцветия

вырастает типичный усик. Это перерождение соцветия в усик хорошо известно каждому виноградарю.

Представляемый нами исторический путь переходов от соцветия к усiku может быть иллюстрирован примерами из сравнительного изучения строения соцветий и усиков у видов различных родов *Vitaceae*, а также из материалов по онтогении плодущей ветви у какого-либо вида *Vitis*.

Так, среди современных видов *Vitaceae* есть такие (их очень немного), у которых соцветия лишены каких-либо приспособлений для лазания; у других само соцветие, как мы говорили, обладает раздражимостью и совершает гаптотропические движения; у третьих в пределах соцветия появляются стерильные ветви, играющие роль усиков и достигающие в некоторых родах чрезвычайно мощного развития, например, у капских *Rhoicissus*; наконец, есть виды, у которых встречаются соцветия, которые могут почти нацело преобразоваться в усики, и об их генеративной функции свидетельствует лишь небольшое количество цветов на концах веточек усика.

Знакомство со строением соцветий и гроздей по длине побега восстанавливает ту же картину. Для этого очень показателен *Vitis labrusca*, у которого, в отличие от *V. vinifera*, развивается на побеге подряд до 6 соцветий (у *V. vinifera* обычно бывает на побеге 1—2 соцветия, а дальше следуют усики). У *V. labrusca*, как правило, наблюдается такая закономерность: самое нижнее или два нижних соцветия являются только соцветиями и не имеют усиков; в следующем соцветии на боковой ветви уже значительно меньше цветов; эта ветвь вытянута и обладает способностью совершать круговые движения; в расположенном еще выше соцветии боковая ветвь нацело теряет цветы и является только усиком; еще выше мы встречаем соцветия с обеднением цветов и на главной оси. Дальше пойдут уже настоящие усики. Сказанного вполне достаточно, чтобы нарисовать убедительную картину второго знаменательного этапа в истории семейства *Vitaceae* — образования усика.

Итак, преобразование верхушечного соцветия в боковое дало возможность образовать длинные побеги за счет деятельности верхушечной меристемы; преобразование соцветия в усик обеспечило виноградным возможность удерживать свои длинные побеги в подвешенном состоянии. Вооруженные этими качествами светолюбивые растения могли выжить в борьбе за существование, когда буйно развивавшиеся благодаря влажному и теплему климату на большей части суши в течение третичного времени леса стали завоевывать все большие и большие открытые пространства и виноградные оказывались в непривычной для них стихии тенистого леса. Выжить и продолжать эволюционировать могли лишь симподиальные формы с усиками. Не приобретшие этих качеств формы в условиях лесов должны были сойти с жизненной арены. О существовании этих древних типов *Vitaceae* свидетельствуют лишь реликты, сохранившиеся в мало измененной с третичного времени природной обстановке открытых мест; сравнительно-морфологический метод также позволяет утвердительно говорить о их действительном существовании как предков виноградных лиан.

Условия леса поставили перед оказавшимися в них усиконосными виноградными новые задачи. Выжить в борьбе за свое существование могли лишь те из них, которые смогли разрешить «проблему» исключительно быстрого нарастания своих побегов, чтобы поднять свои листья выше кроны высоких деревьев, среди которых им суждено было обитать. Развитие длинных и тонких побегов требовало таких физиологических и структурных

направленных приспособительных изменений, которые обеспечили бы питательными веществами и водой, и притом в больших количествах нарастающие длинные побеги лианы. Чтобы иллюстрировать нашу мысль, укажем, что в наблюдавшихся нами зарослях дикого винограда в Средней Азии или на заброшенных виноградниках, когда предоставленные самим себе растения поднимают свои побеги на рядом растущие деревья, нередко можно было отметить, что за один вегетационный период длина побегов может достигать 25—30 м, т. е. вырасти выше очень высоких деревьев. Если даже допустить, что рост таких побегов шел равномерно в течение всего вегетационного периода (с ранней весны до осени), т. е. в течение примерно 200 дней, то растению нужно было обеспечить питанием построение 12—15 см побега ежедневно. На самом же деле и эта цифра должна быть увеличена, так как интенсивное нарастание побегов идет лишь в течение весны и первой половины лета. Кроме того, буйно нарастают не только основные побеги, но вырастает и масса пазушных побегов. В горных долинах Средней Азии можно видеть, что некоторые заросли винограда представляют собой всего лишь один сильно разросшийся куст, покрывающий своими листьями площадь чуть ли не в целый гектар. Ясно, какое большое количество питательных материалов должно вырабатываться и запасаться растением и с какой быстротой они должны доставляться к местам потребления. Обеспечить все это и было первой задачей на пути приспособительной эволюции виноградной лозы. Но большие количества питательных веществ и воды, которые должны находиться в теле растения, отяжеляли бы его. Это положение, несомненно, вступало в противоречие с требованием гонкости роста и с необходимостью жизни в подвешенном состоянии.

Тело растения лианы должно быть максимально легким. Это определяло на наш взгляд вторую особенность приспособительной эволюции Vitaceae, резко противоречащую первой. Удачное разрешение указанных противоречивых требований, поставленных перед виноградом новой экологической обстановкой, создало современный морфо-физиологический тип виноградной лианы и обеспечило семейству виноградных (во всяком случае Vitis) бесспорный биологический прогресс. Основная дифференциация рода Vitis на виды протекала в условиях лесной арены жизни континентов Северного полушария, вернее всего в миоцене и плейстоцене, если судить по многочисленным ископаемым остаткам этих времен. Условия жизни в лесах были более или менее однородные, и это определило большую близость приспособительных черт у различных видов. Структурную адаптацию лианы все виды семейства Vitaceae разрешили, не уклоняясь от нормального строения своих органов, что, как широко известно, не свойственно было многим другим древесным лианам, приобретшим аномальные структуры своих осевых органов. Шенк⁶ в своей известной работе по биологии и анатомии лиан мог указать из всего обширного семейства Vitaceae лишь единственный вид *Tetrastigma scariosa* (= *Cissus scariosa*), имеющий уклоняющуюся структуру, а именно — за положение повторных колец камбия, что, понятно, шло вразрез с указанным нами направлением приспособительной эволюции и поэтому не могло закрепиться.

У видов рода Vitis строение органов довольно единообразно. Отклонения встречаются лишь у подрода Muscadinia, включающего два наиболее

⁶ Н. Schenck. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, Jena, 1892—1893.

примитивных вида (*V. rotundifolia* Michx. и *V. Munsoniana* Sims.) и связующего род Vitis с родом Ampelopsis. Поэтому излагаемые ниже материалы по структурным показателям адаптации виноградной лозы как лианы, полученные нами в основном при изучении *V. vinifera* и *V. silvestris*, могут быть отнесены и ко всем другим видам подрода Euvitis.

4. ПРИСПОСОБЛЕНИЕ К ОБЕСПЕЧЕНИЮ ПИЩЕЙ БУЙНОРАСТУЩИХ ПОБЕГОВ ВИНОГРАДНОЙ ЛОЗЫ

Характерный для виноградной лианы буйный рост ее побегов требует, как мы уже сказали, главным образом накопления больших количеств запасных питательных веществ, быстрой и совершенной транспортировки их к местам потребления. Кроме того, в этом отношении играют роль и специфические морфогенетические особенности растения, как, например, особенности проявления полярности.

а) Приспособления для накопления больших запасов питательных веществ

Основным складом запасных питательных веществ у винограда являются корни. Почти все ткани корня живые и могут функционировать в качестве запасающих тканей. Особенно мощно развиты такие ткани, как сердцевинные и радиальные лучи. Все механические элементы корня — перегородчатый либриформ и лубяные волокна — построены из живых клеток и заполнены питательными веществами. За исключением древеснеющих сосудов, все остальные ткани корня мягкие, вследствие чего корень винограда мясистый. Такое строение корня, единственное в своем роде для древесно-кустарниковых плодовых растений нашей умеренной зоны, дает винограду возможность иметь гораздо большие запасы пластических материалов, чем у многих других растений. Корни у растения винограда, лишенного всей надземной части, могут длительное время (несколько лет) оставаться живыми.

Стебель также почти целиком построен из живых тканей и, следовательно, тоже приспособлен для хранения питательных веществ, но все же ткани стебля преимущественно выполняют роль не запасающих, а транспортирующих (даже во время зимы). Лишь огромные по своей высоте сердцевинные лучи виноградного растения, тянущиеся на протяжении даже нескольких междоузлий, являются тканью, в большей степени, чем другие ткани стебля, запасающей на зиму питательные вещества. Но хранение запасов как таковое и в этой ткани более кратковременно, чем в тканях корня. Более характерной функцией и для лучей стебля является все же функция проведения веществ в горизонтальном направлении.

Однако и в тканях стебля имеется ткань, специально запасающая. Это — диафрагма в узлах стебля. Диафрагма — ткань, замещающая сердцевину в зоне узла, оставшаяся живой под воздействием расположенных на узлах органов: листьев, усиков, а также, что, повидимому, важнее всего, — и почек. Диаметр стебля в зоне узла значительно больше, чем в междоузлии. Это утолщение шло как раз за счет жизнедеятельной ткани диафрагмы, в которой на ранних этапах происходили более длительно деления клеток. Утолщению узла способствовало и обогащение тканями, вносимыми указанными выше органами на узле. В этом отношении важнее всего то, что и лист, и глазок, и усик значительно обогащают массив

диафрагмы. Ткань, заполняющая веточную щель от почки и усика и листовую щель, по своему строению является такой же, как и ткань диафрагмы, и весь этот массив можно рассматривать как диафрагму.

Ткань диафрагмы построена по типу ткани сердцевинных лучей, ее клетки имеют в своих оболочках многочисленные простые поры. Такое строение запасавшей ткани наиболее целесообразно как для отложения в ней веществ на хранение, так и для переброски их в нужный момент, после преобразования в растворимые формы, на те участки, где идет построение тканей растущего органа.

Появление диафрагмы как запасавшей ткани у подножия глазка, несомненно, было одним из важных этапов на пути приспособительной эволюции. Обособление диафрагмы от сердцевинных междоузлий, как увидим ниже, было столь же существенным моментом и в разрешении вопроса облегчения веса тела растения.

Действительно, глазок, непосредственно связанный с диафрагмой, имеет возможность получить все необходимое для своего быстрого пробуждения в подходящий по климатическим условиям момент и быстрого нарастания. Прimitивные виды подрода *Muscadinia* еще не имеют диафрагмы, как и подавляющее большинство видов в других родах *Vitaceae*.

б) Приспособления для обеспечения быстрого передвижения воды и питательных веществ

При поглощении из почвы воды и растворенных в ней минеральных солей, как известно, большую роль играет корневое давление, особенно до распускания листьев и начала их нормальной транспирационной деятельности. Корневое давление у виноградной лозы очень велико. Широко известен весенний «плач» виноградной лозы, когда из каждого среза побега обильно выделяется вода — п а с о к а. Измерение весной корневого давления пасоки у винограда дает одну из самых высоких для изучавшихся с этой стороны видов растений цифру в 1.5 атмосферы.⁷

Корневое давление у винограда настолько велико и летом, что во влажные ночи на листьях его, в зоне зубчиков, нередко можно наблюдать выделение капель воды, т. е. явление г у т т а ц и и. Столь высокое корневое давление во многом помогает быстрому передвижению воды по телу растения.

Другим фактором всасывания воды и поднятия ее по корню и стеблю является т р а н с п и р а ц и я, главным образом через устьица пластинок листа. Она у винограда также высока. 1 м² площади листьев за летний день испаряет в процессе транспирации количество воды, равное 1000—1500 см³. Куст винограда, листья которого могут покрывать, как упоминалось, огромные площади, может пропустить через себя и испарить до 30 000 л воды за сутки на 1 га.

Поглощение и продвижение таких количеств воды на огромную высоту (вспомним, что только однолетние побеги могут достигать до 30 м длины) должно иметь в своей основе весьма совершенное строение поглощающего и проводящего аппарата. Сосуды, по которым идет ток воды, у винограда достигают весьма значительного диаметра и, следовательно, обладают большой пропускной способностью. Отдельные сосуды тянутся на боль-

⁷ Напомним, кстати, что самое явление корневого давления было открыто Гельсом в 1727 г. именно на виноградном пенъке. Им же и был установлен впервые для винограда приведенный нами показатель силы давления пасоки.

шом протяжении по стеблю. В этом можно легко убедиться. Если в стакан с водой погрузить одним концом длинный, в несколько междоузлий, отрезок стебля, а в другой конец дуть, то можно видеть обильное выделение пузырьков воздуха из конца отрезка, находящегося в воде. О ширине сосудов может свидетельствовать и просматривание на свет отрезка стебля до 0.5 см длины. Несмотря на такую значительную толщину среза, можно через многочисленные сосуды видеть не только свет, но и освещенные предметы.

Высокие показатели сосущей силы у винограда, о чем свидетельствовала и высокая цифра корневого давления, определяются, в первую очередь, высокими показателями осмотического давления клеточного сока в окружающих сосудах тканей. В теле виноградного растения все ткани, кроме сосудов, живые; притом они имеют хлорофилл и, следовательно, в той или иной степени способны к фотосинтезу. Отсюда понятно, что и в древесной паренхиме, прилегающей в качестве обкладки к сосудам (вазицентрическая паренхима), и в далее расположенных клетках перегородчатого либриформа и лучей могут создаваться условия для высокого осмотического давления.

В целом, и высокое корневое давление, и высокая транспирация, и наличие условий для поддержания на высоком уровне осмотического давления в клетках, и широкие длинные сосуды, — все эти составные звенья поглощающей и проводящей воду системы обеспечивают винограду быстрый подъем больших количеств воды и растворенных в ней минеральных веществ на большие расстояния.

Эта совершенная система служит у винограда для подъема не только воды и минеральных веществ. Анализ пасоки, выделяемой весной растением, показывает, что вверх по корню и стеблю в это время поднимаются по сосудам вместе с водой и растворимые органические вещества из запасов корня. Следовательно, к периоду максимального роста растения указанная система транспортирования воды обеспечивает быстрый и также на большие расстояния подток пластических материалов для строительства тканей и для дыхания.

Богатство сети жилок в листе винограда дает возможность не только совершенной отдачи воды в процессе транспирации, но и оттока из листа ассимилятов, создающихся в значительных количествах в процессе фотосинтеза. Для ориентировочной характеристики степени интенсивности процесса фотосинтеза можно указать, что за летний день 1 м² листовой поверхности винограда может выработать до 6—8 г крахмала.

Как показывают наблюдения, опораживание листьев винограда от ассимилятов происходит с большой быстротой: летом, к 3 часам ночи, лист уже свободен от них. Совершенству передвижения и распределения по телу растения ассимилятов, главным образом сахара, способствует опять-таки наличие во всех частях растения живых клеток. Все вместе взятое и обеспечивает виноградной лозе возможность быстрого роста побегов и совершенное снабжение их водой и питательными материалами на всех этапах жизни.

в) Особенности роста виноградной лозы.

Плоскостная полярность

Быстроте роста осевых органов у винограда способствует резко выраженная у него п о л я р н о с т ь. Полярность — общее свойство растений, но у винограда она проявляется особенно резко, что позволяет

растению избирать правильное направление в росте своих органов. Особое значение у винограда имеет плоскостная полярность.

Плоскостная полярность у винограда выражается в дорзивентральности строения всех его органов (стебель, корень, лист, усик, ножка, грозди). В стебле дорзивентральность переходит в асимметричность.⁸ На поперечном сечении стебля можно видеть, что он не округлый, а приближается к прямоугольнику с закругленными углами, причем все четыре стороны имеют различную степень развития тканей. У стебля винограда можно различить четыре стороны: более узкие — спинную и брюшную и более широкие боковые — желобчатую и плоскую.

Благодаря усиленному росту клеток на спинной стороне побег виноградной лозы, как правило, погибает своей вершиной книзу и тем сильнее, чем сильнее разница в нарастании спинной стороны по сравнению с брюшной.

Для винограда как лианы такой рост побегов имеет важное приспособительное значение. Если бы вершина побега росла прямо, нежные тургоресцентные ткани верхних междоузлий непосредственно упирались бы в ветви дерева-подпорки и при раскачивании последних от ветра постоянно подвергались бы опасности быть поломанными (каждый виноградарь знает, как ломки зеленые верхушки побегов, особенно весной). Когда же растущий побег упирается в ветви дерева-подпорки более старыми междоузлиями, в которых уже успела развиться колленхима, а вершина такого побега отклонена в сторону, опасность поломки резко снижается.

Дорзивентральность побега виноградной лозы выражается и в том, что в пазухах листьев пасыновый побег бывает сдвинут к спинной стороне, а глазок — к брюшной. Это также имеет приспособительное значение, так как обеспечивает лучшие условия роста пасынку.

Расположение ортостихов листьев по боковым сторонам побега способствует лучшему расположению листовых пластинок в отношении использования падающего света.

5. ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ДЛЯ ОБЛЕГЧЕНИЯ ВЕСА ТЕЛА ВИНОГРАДНОЙ ЛОЗЫ

Анализ структур виноградной лозы показывает, что противоречие между необходимостью иметь в целом легкий вес и наряду с этим достаточное количество тканей для отложения в запас питательных веществ и проведения их и воды разрешалось несколькими путями.

Сердцевина, достигающая в стебле значительной мощности, рано пробковеет, и ее клетки, становясь мертвыми, заполняются воздухом; следовательно, эта ткань имеет незначительный удельный вес. В то же время необходимость иметь пластические материалы в ближайших точках к местам их наибольшего потребления определила то, что не вся центральная часть побега пробковеет и отмирает, — часть ее остается в узлах в виде диафрагмы. Такой динамикой центральных тканей достигается крайне рациональное разрешение проблемы как уменьшения веса (мертвая, опробковевшая сердцевина междоузлий), так и наиболее совершенного расположения запасящей ткани (диафрагма в узлах).

⁸ Лишь в течение первых этапов жизни проростка, когда у него осуществляется монопоидальный рост и листья имеют спиральное расположение, стебель имеет типичное радиальное строение.

В специфичном для виноградной лозы раннем развитии кольцевой пробки можно видеть второй путь к облегчению веса тела растения. Действительно, довольно тяжелые ткани коровой части стебля, богатые водой и толстостенными клетками колленхимы, отрезаются пробкой, отмирают и высыхают, преобразуясь в легкую корку. Корка же на стебле рано или поздно отпадает. Кольцевая пробка может закладываться дважды за лето и тем усиливать удаление лишних тканей.

В стебле виноградной лозы, за исключением узлов, где имеется кольцо колленхимы, совершенно отсутствуют специальные механические ткани. Все имеющиеся налицо ткани могут быть названы мягкими. Типичные же специализированные склеренхимные механические ткани имеют значительный вес, и отсутствие их в стебле винограда можно связать с разрешением проблемы облегчения веса тела растения.

Центр тяжести укрепления тела растения перенесен у виноградной лозы на усики, богатые в отличие от стебля механическими тканями; но эти ткани достигают полного развития лишь в том случае, если усик удается зацепиться за подпорку, т. е. выполнить свою прямую функцию. Не зацепившийся же за подпорку усик не развивается дальше, засыхает и отваливается. И в этом можно видеть известное приспособление к облегчению веса растения.

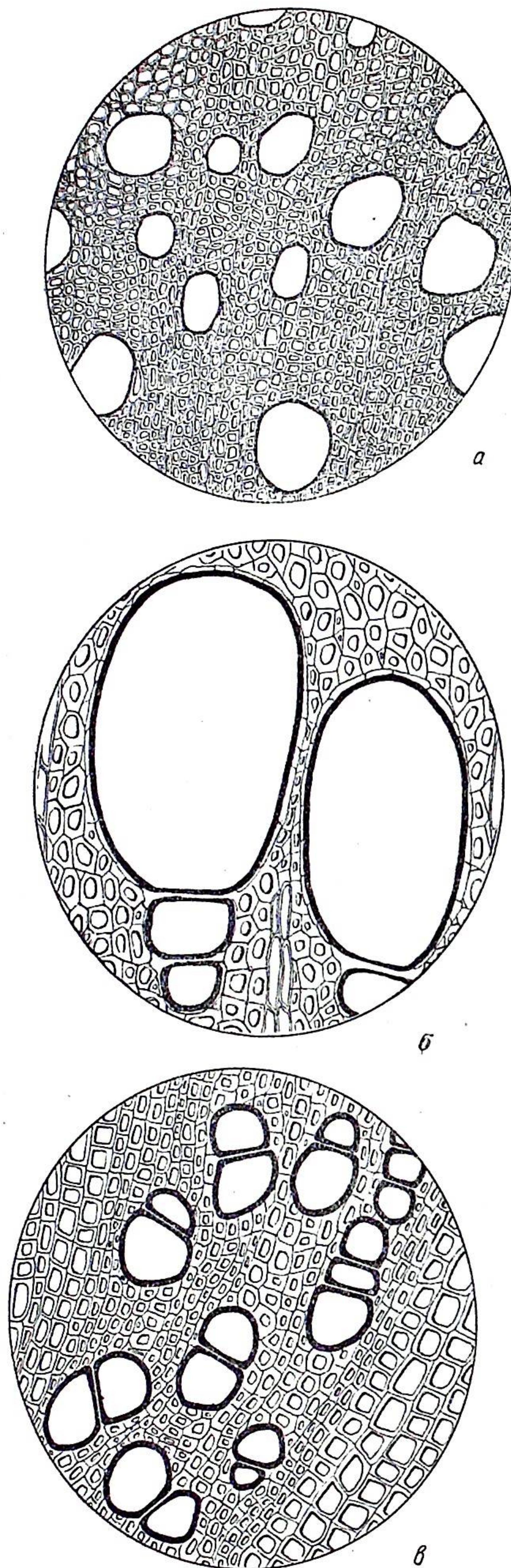
Виноградная лоза имеет довольно рыхлое строение всех тканей стебля, особенно его сердцевинных лучей, и более или менее сильно развитые межклетники. Это облегчает вес растения и способствует проникновению воздуха во внутренние ткани и газообмену, несмотря на отсутствие у винограда чечевичек. Наличие у винограда широкопросветных сосудов интересно также как приспособление к облегчению веса тела растения. Быстрая передача больших количеств воды могла бы осуществляться и через мелкопросветные, но многочисленные сосуды, как это имеет место, например, у эвкалипта (рис. 8, а), но в этом случае вес древесины, естественно, был бы значительно большим. Так, диаметр крупных сосудов у винограда превышает 200 м (рис. 8, б), в то время как у сосудов эвкалипта он около 50 м. Ясно, что с точки зрения облегчения веса тела винограда построен более рационально. Интересно отметить, что представители рода *Cissus*, не развивающие длинных побегов, имеют сосуды со значительно меньшим диаметром, чем у винограда (см. рис. 8, в).

При взгляде на лиану — виноградную лозу с ее длинными побегами, быстро выносящими на солнечный свет листья и оплетающими кроны высоких деревьев, можно убедиться, что растение удачно разрешило стоявшие перед ним задачи в перестройке своих вегетативных органов.

На этом и можно было бы закончить наш этюд о приспособительной эволюции виноградной лозы, но и более консервативная генеративная сфера растения дает весьма интересный материал для познания эволюционного процесса у винограда.

6. НАПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ ВИНОГРАДА

На данном этапе эволюции рода *Vitis* все представители его видов являются двудомными. Одни кусты имеют цветы функционально женские (с отогнутыми тычинками и стерильной пылью) (рис. 9, а), другие — функционально мужские (с редуцированным в различной степени пестиком) (рис. 9, в). Однако у культурных сортов винограда из разных видов *Vitis* встречаются цветы различных типов: у одних сортов — типично обоеполые, гермафродитные (рис. 9, б), у других (их меньшинство) —

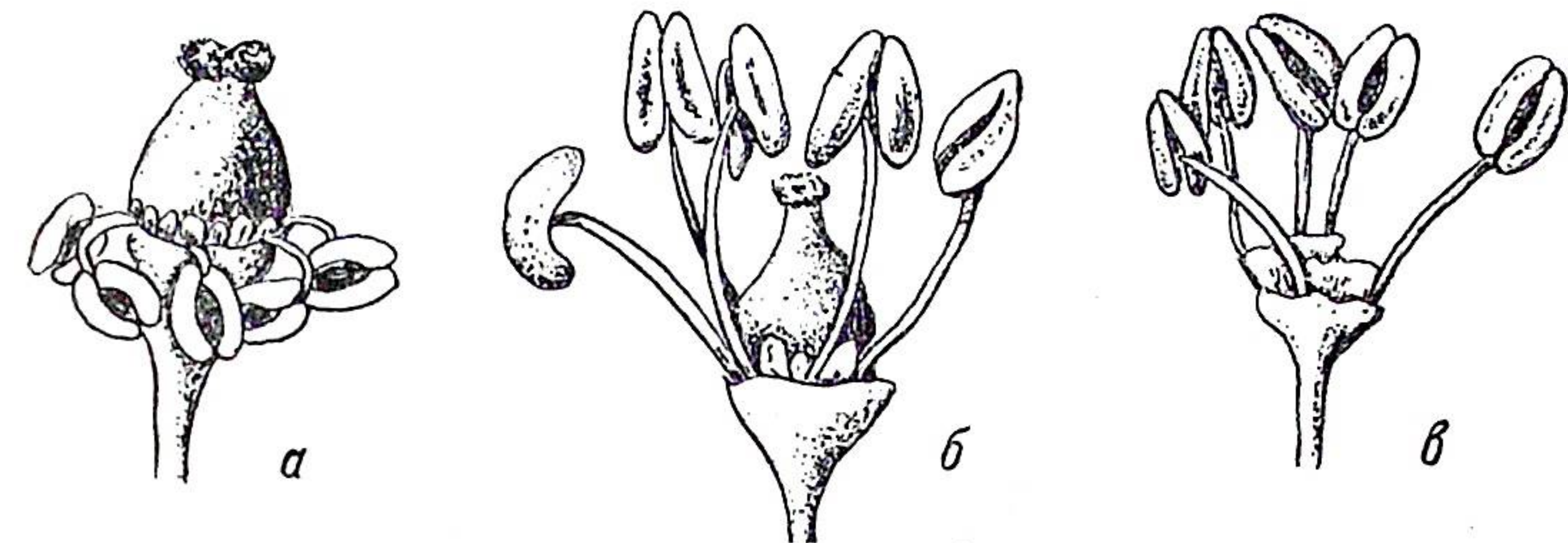


Р и с. 8. Диаметр сосудов:

а — *Eucalyptus robusta* Smith; б — *Vitis amurensis* Rupr.; в — *Cissus antarctica* Vent.

функционально женские; сортов с мужскими цветами, естественно, не встречается в культуре. Эти данные о распределении различных типов цветов у виноградных растений, несомненно, пробуждают большой интерес к вопросу о генезисе половых отношений у винограда и особенно к вопросу о происхождении гермафродитного цветка у большинства культурных сортов. Основной материал для ответа на эти вопросы дает изучение развития генеративной сферы (главным образом спорогенеза и гаметогенеза), анатомии цветка и биологии цветения.

Не имея возможности остановиться на деталях эмбриологии винограда, сошлемся на упоминавшуюся выше нашу работу «Строение виноградной лозы» и ряд более ранних работ.⁹ Здесь же отметим самое существенное для понимания разбираемого вопроса.



Р и с. 9. Типы цветов винограда:

а — функционально женский; б — обоеполый; в — функционально мужской

Женский цветок винограда мы называем функционально женским потому, что у него есть тычинки, но они имеют закручивающиеся при открывании цветка тычиночные нити, и в пыльниках содержится стерильная пыльца. Поэтому с морфологической стороны такой цветок мы имеем право называть обоеполым. Первые этапы гаметогенеза (заложение археспория, редукционное деление в материнских клетках, образование тетрад) идут нормально; процессы дегенерации ядер и плазмы происходят лишь при формировании пылинки, и это делает ее стерильной. Точно так же и мужской цветок винограда правильнее называть функционально мужским, так как у него всегда имеется пестик в той или иной степени развитости. При эмбриологическом изучении мужского цветка можно установить, что в завязи не только закладываются семязпочки, но в последних, как правило, наблюдается заложение археспория и образование макроспор, в которых и начинают разыгрываться самые ранние дегенерационные явления. Нередко они протекают и позднее. Мы встречали даже нормально сформированные зародышевые мешки в цветах на мужских лозах, а также, изредка, и вполне развившиеся ягоды.

Эти факты убедительно говорят о том, что относительная раздельнополость цветов и двудомность у винограда — приобретение сравнительно недавнего прошлого. Ближайший предок вино-

⁹ Р. Баранов. Morphologie u. Embryologie der Weinrebe. Zwitterige und typische weibliche Blüte. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1927, Bd. XLV; П. А. Баранов. К вопросу о типах цветка винограда. — Тр. Всес. съезда по ген. и сел., Л., 1929, т. III; П. Баранов и И. Райкова. Мужской цветок винограда. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Л., 1930, т. XXIV; П. А. Баранов. Стерильность у винограда и ее типы. — Тр. I Узбекист. съезда по плодов., виногр. и пчелов., Самарканд, 1929; М. И. Иванова-Паройская. Стерильность пыльцы среднеазиатских женских сортов винограда. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Л., 1930, т. XXIX.

градской лозы, несомненно, имел обоеполюе цветы. Среди ныне существующих родов семейства Vitaceae сохранилось немало видов с обоеполюми цветами (например, в роде *Cissus*).

Направление эволюционного процесса, приведшего к двудомности представителей рода *Vitis*, определялось приспособлением к перекрестному опылению. Это основное направление обогатилось направлением в сторону обеспечения энтомофилии, о чем свидетельствует существование мощных подпестичных нектарников даже в мужском цветке, несмотря на редуцированность самого пестика. Нужно

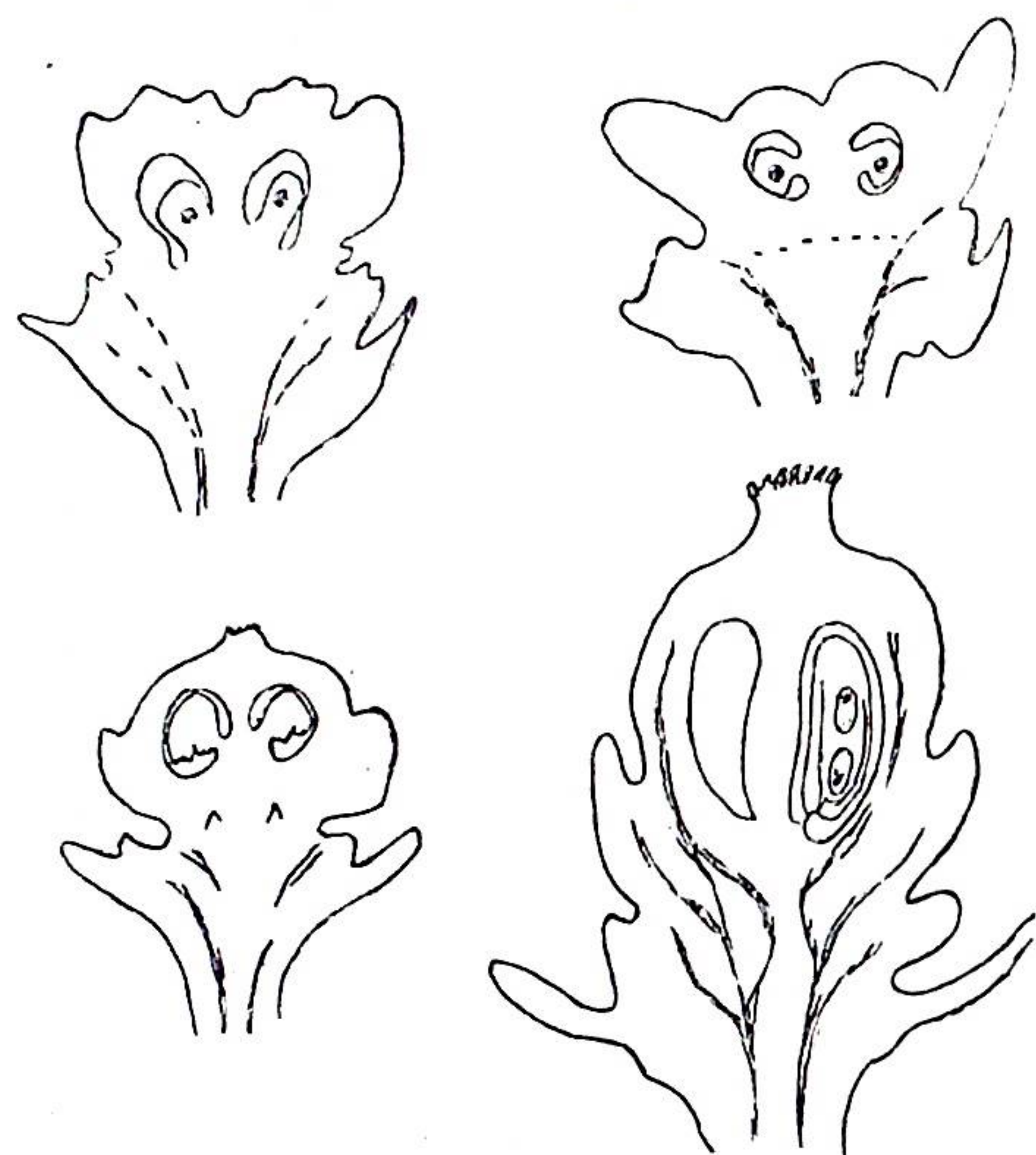


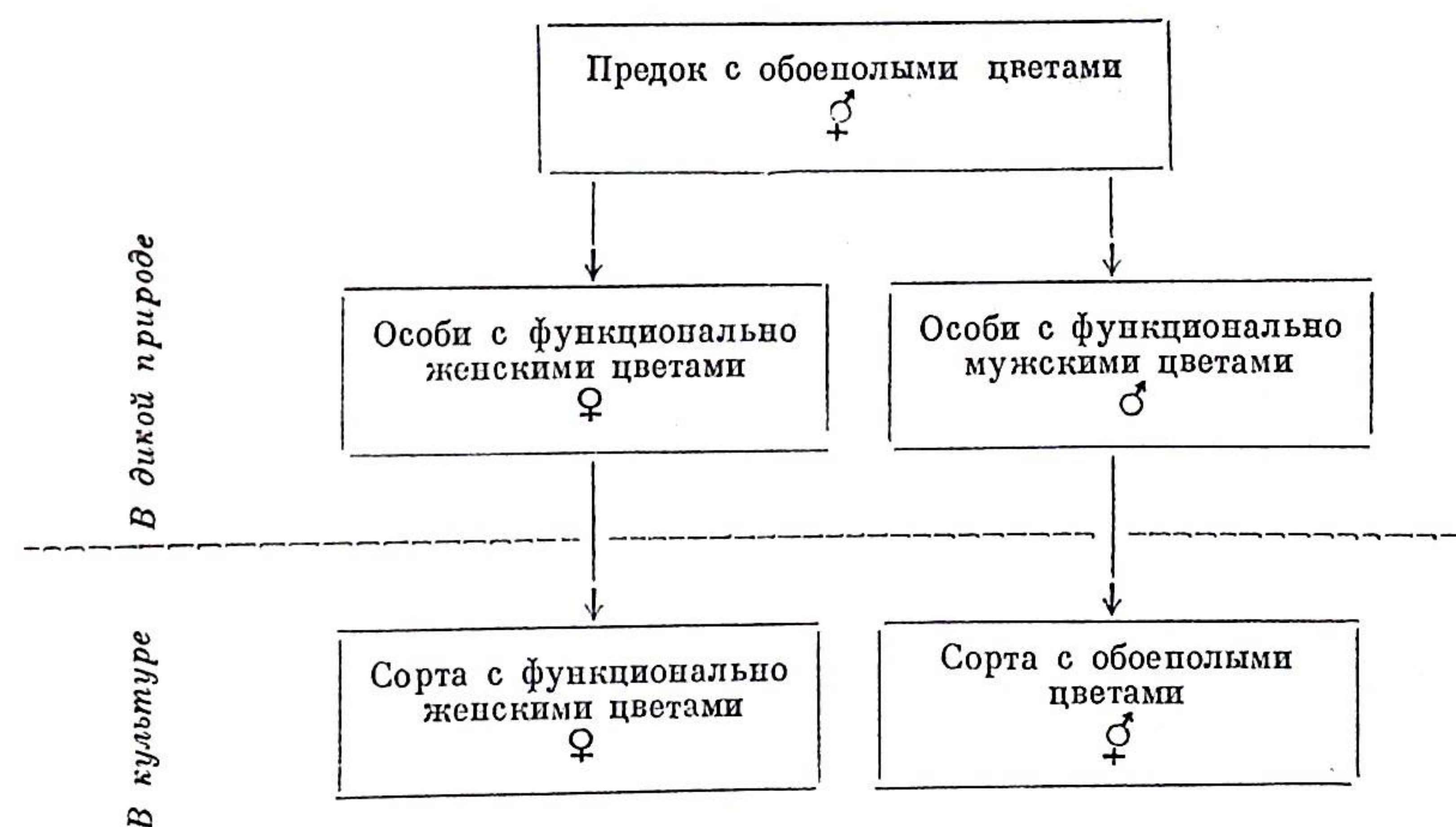
Рис. 10. Пестик в функционально мужском цветке винограда. Различная степень редукции

сказать, что, несмотря на такой показатель энтомофильности, как развитие нектарников, виноград является в основном анемофильным растением. О начальных этапах приспособления к перекрестному опылению свидетельствует отгибание пыльников в сторону от рыльца в обоеполом цветке культурных сортов благодаря соответствующему движению колена тычиночной нити под связником. Это движение пыльников оказалось также недостижимой цели — в обоеполом цветке легко осуществляется самоопыление.¹⁰ Нужно думать, что эволюционный процесс пошел в сторону стерилизации гамет, что полностью обеспечивало перекрестное опыление. Стерилизация мужских и женских гамет в соответствующих цветах не достигла, однако, одинаковой степени закрепления. Стерильность пыльцы в женских цветах — чрезвычайно стойкий признак; стерильность же в мужской генеративной сфере имеет гораздо более лабильный характер: она проявляется на самых разных фазах (от фаз макроспорогенеза до сформированного зародышевого мешка) (рис. 10). Некоторые зародышевые мешки могут даже ее избежать, и изредка на муж-

¹⁰ У винограда нередки даже явления клейстогамии. См. П. Баранов и М. Иванова-Паройская. Клейстогамия у среднеазиатских сортов винограда. — Тр. Ак-Кавакской оп.-орос. станции, Ташкент, 1927, вып. 4.

ских лозах можно встретить, как мы говорили, ягоды; такие цветы, следовательно, функционировали как обоеполюе. Это чрезвычайно важное обстоятельство для понимания происхождения обоеполюх цветов у культурных лоз. Этот тип цветка — не реликт обоеполого цветка предка. Было бы странно предположить, что из двух типов цветка, встречающихся у культурных сортов винограда, один — гермафродитный — является собой исходный тип предка, а функционально женский — выработался в процессе приспособительной эволюции. Для этого нужно было бы допустить какой-то половинчатый путь эволюции в направлении выработки приспособлений для перекрестного опыления. Путь в данном отношении мог быть один: тот, который привел к функционально женскому и функционально мужскому цветам у диких лоз многих видов *Vitis*. Откуда же взялся обоеполюй цветок у культурных сортов, *V. vinifera* и других видов? Мы считаем его приобретением культуры, результатом искусственного отбора. Он возник на диких мужских лозах, среди которых могли оказаться формы, особенно лабильные в данном отношении.¹¹ Человек подхватил это явление и закрепил его на своем винограднике. Женские же лозы перешли на виноградник, в культуру, с тем цветком, с каким они были в природе.

Таким образом, мы представляем себе эволюцию цветка винограда в дикой природе и в культуре в следующем виде:



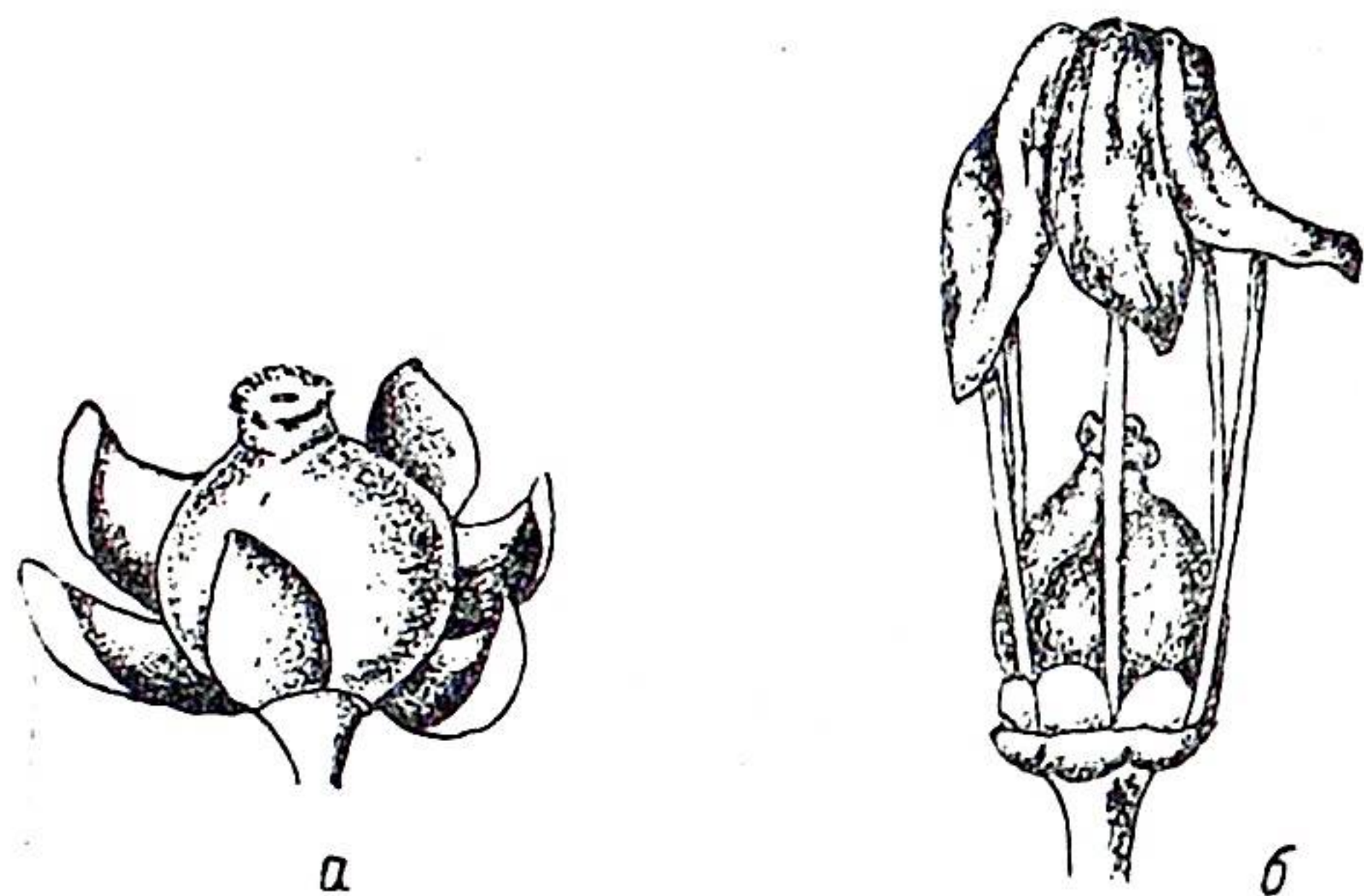
Конечно, мы не думаем, что имеющиеся сейчас в культуре обоеполюе сорта взяты человеком непосредственно из дикой природы. Мужские лозы с привлечением внимания человека хорошими качествами единичных ягод, встреченные в природе, надо думать, дали повод «одомашнить» их еще на заре виноградарства, вероятно, много тысяч лет назад. Затем эти лозы, имевшие возможность самоопыления и перекрестного опыления друг с другом, под влиянием культуры усиливали в своем потомстве тенденцию к образованию обоеполюх цветов, заложенную в их наследственной основе.

¹¹ Связь мужского цветка с обоеполюми установил Ратай. См. E. Rathay. Geschlechtsverhältnisse der Reben, Wien, 1888.

Виноградные же лозы с обоеполюми цветами были особенно ценны в культуре как дающие обеспеченный урожай, и человек, конечно, уделял им особое внимание в своей — сначала бессознательной, а потом и в сознательной селекционной работе, что и привело, в конечном счете, к созданию многочисленных культурных сортов винограда с обоеполюм цветом.

В доказательство генетической связи мужского и обоеполого цветов можно указать и на то, что «интерсексы» — растения с цветами переходного типа, выщепляющиеся при скрещиваниях, имеют цветы лишь с переходами от мужского к обоеполому, но отнюдь не от женского к обоеполому.

Что касается сортов *Vitis vinifera* с бессемянными ягодами, которые в случае истинной партенокарпии получают благодаря дегенерации



Р и с. 11. Цветы винограда:

а — истинный женский цветок, открывающийся звездочкой; б — обоеполюй цветок, открывающийся колпачком

зародышевого мешка и, следовательно, приближаются в этом отношении к мужскому цветку, есть все основания утверждать, что они произошли в культуре от обоеполюх сортов. Они ни разу не встречены ни в дикорастущем виде, ни в условиях виноградника при культуре там диких форм. Многие авторитетные исследователи проблемы происхождения бессемянных сортов винограда склоняются к выводу о том, что они произошли благодаря почковой вариации на обоеполюх сортах (например, для сорта Коринка такое происхождение принимают Кримпас, Виала и др.).

Лишь на сорте Мурвед (*V. vinifera*) был встречен истинный женский цветок винограда с полным отсутствием тычинок, детально изученный нами с эмбриологической стороны.¹² Наличие такого цветка, вернее, возможность его появления, несомненно, представляет большой теоретический интерес, вскрывая один из путей достижения предельного диморфизма пола у винограда. Растения сорта Мурвед с женскими цветами возникли скачкообразно, без всяких переходов между ними и растениями с обоеполюми цветами, типичными для данного сорта. Это изменение выводит новую форму даже за рамки рода *Vitis* благодаря открыванию ее венчика звездочкой вместо типичного для рода сбрасывания венчика-колпачка (рис. 11). Конечно, благодаря единичности наблюдения истинного жен-

¹² П. А. Баранов. Истинный женский цветок винограда. — Тр. Ак-Кавакской оп.-орос. станции, Ташкент, 1927, вып. 4.

ского цветка у *Vitis* мы не можем возводить этот цветок в ранг нового типа цветов у виноградного растения и говорить о нем как о новом этапе в эволюции половых отношений у винограда.

Описанные нами морфо-физиологические особенности виноградной лозы как лианы показывают, что, очутившись в новой жизненной обстановке леса, виды виноградных перестроили во многих отношениях свою природу. Все наши знания о роде *Vitis* позволяют утверждать, что этот род находится в настоящий период его истории в состоянии биологического прогресса.

Действительно, ареал *Vitis* крайне обширен; он охватывает умеренный, субтропический и тропический пояса Нового и Старого Света в Северном полушарии. Изменчивость представителей рода высокая, что позволило создать колоссальное разнообразие сортов, исчисляемых лишь в пределах *Vitis vinifera* тысячами.

Способность дичать и становиться адвентивным элементом различных флор, что отмечается для разных видов *Vitis* и в Европе, и в Азии, и в Америке, также свидетельствует о несомненном биологическом прогрессе рода. В этом отношении весьма показательна необычная для узкоспециализированной жизненной формы, какой является лиана, способность поселяться в условиях открытых мест, на каменистых осыпях, на склонах, т. е. в условиях, резко отличных от лесных местообитаний. В этой экологической пластичности не проявляются ли исторические корни рода, предки которого обитали на открытых знойных территориях и передали потомкам свои адаптационные качества?

Жизненная стойкость виноградной лозы поразительна. Ее мясистые корни, как уже упоминалось выше, продолжают жить в течение ряда лет после срезания надземной части растения и неожиданно могут дать отпрыски, когда о существовании лозы на данной территории успеют уже забыть. Все это бесспорные показатели биологического прогресса.

С незапамятных времен человек обратил на виноградную лозу свое внимание и в числе первых растений одомашнил ее. За многовековую культуру виноградной лозы были выработаны разнообразные приемы управления ею, направленные в значительной степени на подавление ее природы — лианы. Человеку удалось создать прекрасные сорта, удовлетворяющие самым высоким требованиям. У столовых сортов имеются крупные, сладкие ягоды с различной консистенцией мяса и с нежной, самых различных оттенков, кожицей; у винных сортов — ягоды с сочной мякотью и оптимальным соотношением сахара и кислот; у сортов для сушки — бессемянные ягоды и т. д.

Вместе с тем можно высказать мысль, что человек еще многое может сделать с этим замечательным растением. Детально изучая в течение многих лет в Средней Азии заросли одичалого винограда, мы могли убедиться, что, дичая, уходя из культуры¹³ и возвращаясь к полноценной жизни лианы, виноград не утрачивает многих черт культурной лозы: у него сохраняются крупные и сладкие ягоды, крупные грозди, т. е. все то, что является главным приобретением культуры. Один из таких «дикарей»

¹³ Например, на основании найденных нами материальных памятников винодельческой культуры в виде амфор, относимых к IX—X в. н. э., мы считаем одичалые заросли винограда в Западном Копет-Даге свидетелями когда-то процветавшей в этих местах культуры винограда у жившего в указанное время парфянского народа.

(ДК-39) из Копет-Дага благодаря своим высоким качествам выделен как сорт для размножения и производственного испытания Среднеазиатской станцией ВИРа. При культуре в траншеях в условиях знойной песчаной пустыни (Репетек в Кара-Кумах) виноград показал свою высокую приспособляемость и к этим, казалось бы, совершенно неподходящим условиям.

Широко известны успехи И. В. Мичурина в разрешении проблемы продвижения культуры винограда на север. На основе его работ вопрос о виноградарстве в Московской области уже становится сейчас широкой хозяйственной задачей.

И по линии агротехники в целях поднятия продуктивности виноградной лозы имеется еще большой простор. Много можно сделать, направляя в рациональное русло резко выраженную полярность в развитии побегов, столь совершенный признак адаптации дикой лианы и столь неприятный для виноградаря. Новой областью в агротехнике виноградарства может явиться управление заложением совершенных соцветий и создание условий, обеспечивающих задержку в перерождении соцветия в усик. Мало сделано в направлении борьбы с избыточным опадением бутонов, цветов и ягодок. Все эти стороны, вскрываемые изучением закономерностей исторического процесса становления виноградной лозы и ее биологии на современном этапе, должны двигать мысль исследователя-мичуринца, борющегося за созидание максимально продуктивного культурного растения с широчайшим ареалом его возделывания.

ВОПРОСЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ И СРАВНИТЕЛЬНАЯ БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

А. В. БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ

Попадая в не совсем оптимальные для него условия, растение, в результате своего развития, оказывается в той или иной степени приспособленным к этим условиям. Если в этой окружающей среде оно выживает и оставляет потомство, то многие факторы данной среды, будучи ассимилированы клетками растительного организма, для последующих поколений в той или иной мере становятся уже необходимостью для нормального развития.¹

Т. Д. Лысенко

Высокая задача акклиматизации и обогащения флоры Советского Союза новыми формами растений с целью поднятия производительных сил нашей родины поставлена Главным ботаническим садом Академии Наук СССР в качестве основной научной проблемы, разрешаемой с позиций мичуринского учения.

Подобная работа проводилась у нас и раньше. Акклиматизационная деятельность Никитского и Батумского ботанических садов и различных старых, русских, и новых, советских, опытных и научно-исследовательских учреждений дала нашему народному хозяйству такие ценные культуры, как чайный куст, цитрусовые, египетский и американский хлопчатник, кок-сагыз и другие каучуконосы, тунговое дерево. Однако акклиматизация этих растений сводилась главным образом к переносу растений в условия обитания, относительно близкие к условиям их родины. Попытки более решительного акклиматизационного характера были гораздо менее удачными, так как непосредственное внедрение растений в несвойственные им условия, прежде всего климатические, происходит медленно и удается лишь в редких случаях. Причины этого явления вне всякого сомнения стоят в связи с физиологическими особенностями переносимых в новые условия растений, причем эти особенности, в свою очередь, теснейшим образом связаны со всей окружающей растение природной обстановкой, под влиянием которой оно сложилось и которая является для него нормальной. Таким образом, организм растения всем ходом своего исторического развития приспособлен к обычным для него условиям обитания. Трудно представить себе элодею вне воды, солерос вне засоленных почв, пальму в тундре.

¹ Т. Д. Лысенко. Агробология, 3-е, дополненное, издание, М., 1948, стр. 207.

В связи с этим следует вспомнить, что И. В. Мичурин после ряда опытов с прямой акклиматизацией пришел к убеждению, что последняя может иметь место только в редких случаях. Иногда приходится применять длительное, постепенное продвижение как бы ступеньками. Так, например, при селекции северного абрикоса Мичурин использовал семена абрикосов, росших на самом северном краю территории распространения этой культуры (Ростовская область), и высевал их сначала на 300 км севернее. Отобрав одно наилучшее растение, Мичурин собрал с него семена и уже эти семена высевал в Козлове, где вновь был проведен жесткий отбор. «Мне посчастливилось, — писал Мичурин, — получить один выносливый сеянец». Для успешного разрешения вопросов выведения новых культур в непривычных для них условиях Мичурин предложил свои замечательные методы расшатывания консервативной природы организмов, выработки у них новых наследственных свойств, приспособленных к новым условиям обитания. Таким образом, работы Мичурина поставили перед физиологией растений во весь рост вопрос о внутренних причинах такой приспособленности и о характере биохимической перестройки растения при изменениях условий внешней среды.

Необходимо здесь же сказать, что сведения наши о внутренних причинах приспособленности к новым условиям крайне скудны: обычно этот факт отмечается как таковой и считается сам собой разумеющимся. Объяснение дается обычно чисто формальное: хинное дерево гибнет при 5° С потому, что оно приспособлено к условиям жизни лесов верхней Амазонки. Может ли такое объяснение дать что-либо для ясного представления о том, чем собственно отличается хинное дерево от магнолии в Сухуми или рябины в Москве в своем отношении к климатическим условиям? Конечно, не может. Объяснение надо искать глубже, и правильнее сказать, что хинное дерево не растет в Москве не потому, что оно приспособлено к условиям лесов верхней Амазонки, а потому, что оно не приспособлено к условиям Москвы. Все реакции, протекающие в его клетках, согласованы одна с другой по своим скоростям и положениям обратимого химического равновесия применительно к условиям жаркой и влажной родины этого растения. Всякое отклонение от этих условий влечет за собой гибель хинного дерева в неподходящих для него климатических условиях вследствие нарушения координации между отдельными процессами, протекающими в нем и составляющими в своей совокупности тот комплекс явлений, который носит название обмена веществ. В самом деле, представим совершенно гипотетически, что температура, при которой культивируется хинное дерево, падает до 5° вместо нормальных для него 25—30°. Все химические процессы внутри клеток растения в результате этого понижения температуры уменьшают свои скорости, но это уменьшение не одинаково для различных процессов. Для хинного дерева химизм совершающихся в его листьях процессов изучен пока чрезвычайно мало. Мы знаем, что это растение богато алкалоидами во всех своих частях, что в нем существуют мощные оксидазные системы и что каталаза листьев обладает чрезвычайно высокими термическими показателями, а именно скорость разложения перекиси водорода каталазой, по нашим определениям, при 25° в 3—4 раза выше, чем при 15°. При понижении температуры еще на 10° скорость реакции должна уменьшиться в еще большей степени, так как известно, хотя и не для хинного дерева непосредственно, что термические коэффициенты для данной реакции с понижением температуры увеличиваются. Так, например, нами было показано, что у табака скорость разложения перекиси водорода увеличивается между 22 и 32° в 1.21 раза, а между 15 и 25° —

в 2.38 раза; у груши для той же реакции наблюдается ускорение между 22 и 32° в 1.31 раза, между 15 и 25° — в 1.5 раза, у табака отношение для более низких температур почти в 2 раза выше, чем для более высоких, а у груши выше только в 1.14 раза. Если учесть, что хинное дерево по своему химизму стоит ближе к табаку, чем к груше, как растение, способное к образованию и накоплению алкалоидов, то можно предположительно принять, что при снижении температуры с 25 до 5° способность разлагать перекись водорода у хинного дерева уменьшается в $3.74 \times (2 \times 3.74) = 28$ раз. С другой стороны, термический коэффициент для катализируемых оксидазами окислительных процессов, при которых в качестве продукта реакции образуется перекись водорода, при понижении температуры, как показывают данные ферментологии, остается постоянным при всех промежутках температуры; если принять этот коэффициент для хинного дерева равным каталазному, т. е. 3.74, то активность оксидаз при понижении температуры с 25 до 5° должна уменьшиться только в $3.74 \times 3.74 = 14$ раз, т. е. при 5° образование перекиси водорода в тканях растения будет идти со скоростью в 2 раза большей, чем ее разрушение, а это, несомненно, будет для растения губительным.

Возникает ряд вопросов, крайне важных для понимания того, что происходит с растением при переносе его в ненормальные для него климатические условия. Прежде всего: как будет протекать обмен веществ при таких отклонениях температурных условий от нормы, которые не достигают смертельного порога? Как будут действовать нарушения нормального состояния организма растения в результате иных, нетермических влияний? Как влияют продукты ненормального обмена при их различных концентрациях на ход отдельных реакций обмена? Как влияет на характер изменений обмена систематическое положение растения? Все эти и подобные им вопросы, вне всякого сомнения, очень важны для объяснения различных биологических явлений при акклиматизации.

Высказанное нами положение о значении для процесса «привыкания» растений к необычным для них условиям определенных изменений в характере обмена веществ необходимо, конечно, подтвердить непосредственными опытами. Однако прежде всего следует обратиться к тем гигантским опытам, которые ставит сама природа, так как здесь можно яснее установить результаты влияния факторов, действующих в течение продолжительных периодов времени. Можно предположить, что скорее всего влияние ненормальных условий обнаруживается в таких областях, как высокие горы с их чрезвычайно разнообразным рельефом и обусловленными последним многочисленными вариациями микроклимата, как пустыни с их резкими температурными колебаниями, с чрезвычайной сухостью воздуха и почвы, как области засоления с ненормально высокими концентрациями отдельных солей в почве. Остановимся прежде всего на условиях, которым растения подвергаются в горных областях.

Историческая география растений одним из своих основных положений принимает (Вульф, 1944), что «род будет представлен тем большим разнообразием видов, чем разнообразнее будут как макро-, так и микроусловия обитания. Вследствие этого, горные области являются центрами сосредоточения большого разнообразия видов и форм и их эндемизма». Так, например, по мысли Краснова (1888), Тянь-Шань и, несомненно, и другие возвышенности Средней Азии были областями формирования ксерофильной флоры. Эта мысль была доказана Красновым тем, что в исследованной им части Тянь-Шаня имеется пояс с флорой, по составу родов и видов чрезвычайно сходной с флорой Арало-Каспийской низменности.

Это обстоятельство он объяснил постепенным приспособительным видоизменением третичной флоры под влиянием все усиливающейся сухости климата. Результатом этих изменений явилось возникновение ксерофильных форм, все более и более приспособлявшихся к условиям обитания и вследствие этого обнаруживших интенсивный процесс видообразования. Этими новыми видами в значительной степени были вытеснены древние третичные элементы. Спустившись с гор в низменность, эти новые виды приняли участие в формировании арало-каспийской флоры, подвергаясь действию условий пустыни и еще более изменяясь. Краснов показал этот процесс ксерофитизации на примере рода *Atraphaxis*. Описанный им вид *Atraphaxis Muschketovi* Krassn., растущий на опушках лесов в форме превышающего человеческий рост кустарника, совмещает в себе ряд общих признаков, которыми должен обладать прототип современных видов этого рода. Производные виды, сохранившие в наибольшей степени эти черты, растут в составе кустарниковых формаций Тянь-Шаня, Малой Азии, Кавказа, Греции. Наиболее же уклонившиеся формы, приобретшие под влиянием условий среды черты выраженных ксерофитов, растут на песках, на голых утесах и в составе пустынных формаций. Необходимо напомнить, что на такое участие горной флоры в образовании видового состава флоры низменной части Средней Азии было впервые обращено внимание еще Семеновым-Тянь-Шаньским (1858) при первом же знакомстве с растительностью северо-восточной окраины Средней Азии.

Краснов, основываясь на ряде своих интереснейших исследований, пришел к широкому заключению об общем изменении третичной флоры в результате вымирания ее отдельных представителей в ледниковый период вследствие повышающейся сухости климата и постепенной дифференцировки выживающих форм.

Он писал: «Не вымирать и вырождаться было суждено уцелевшим в ледниковом периоде формам, но, напротив, получать дальнейшее распространение и развитие... Мало-помалу альпийские луга и болота, леса, прерии, заросли кустарников, периодические солонцы и поемные луга становятся подчиненными формациями ксерофилов, которые делаются полными господами страны. Формации расширяются, богатеют видами, их господство обусловлено, главным образом, характером семейств, входящих в их состав. Везде в формациях ксерофилов преобладали злаки, сложноцветные, крестоцветные, мотыльковые и, отчасти, солянковые — семейства, ушедшие наиболее далеко по пути эволюции и наилучше приспособленные к сухости почвы и воздуха... Ксерофилы вытеснили гидрофилов с южного склона Тянь-Шаня, с долины Иссык-Куля и Текеса и из долины Или. Гидрофилы, будучи менее приспособлены к сухости почвы, без исключения. Известная часть гидрофилов под влиянием изменений, физиологически вызываемых в их организме действием среды, оказывалась способной выжить. Стадии изменения различных органов у таких форм, комбинируясь различным образом друг с другом, дали громадное количество полиморфных родов, вроде *Atraphaxis*, *Astragalus*, *Oxytropis*, *Eremurus*, *Eremostachys*, *Stipa*, из которых многие оказались настолько соответствующими вновь создавшимся условиям, что сделались полноправными гражданами формаций ксерофитов. Такими формами в подавляющем большинстве случаев оказались представители высокоорганизованных семейств: лилейные, мотыльковые, сложноцветные... Одни торжествуют, другие гибнут. Но гибнут не все. Те же самые условия, которые вызывают гибель большинства, вызывают у некоторых физиологически-

морфологические изменения, позволяющие жить и при этих тяжелых условиях, чтобы, нередко, впоследствии вновь занять господствующее место».

Эта длинная цитата из книги Краснова показывает, что он не только высоко оценил значение горных стран в выработке новых форм растений, но и указал, в каких семействах этот процесс новообразования идет наиболее интенсивно, а также установил связь способности выживать в измененных условиях с изменением физиологического состояния растений. Наконец, особенно ценно высказывание, что те же самые условия, которые вызывают гибель большинства, для отдельных индивидуумов являются стимулом для выработки новых признаков, помогающих им победить в борьбе за существование. Одним словом, Краснов отчетливо выявил формообразовательную роль среды в истории флоры.

Вопрос о связи со средой, о влиянии последней на онтогенетическое и филогенетическое развитие растений имеет огромную литературу. В нашу задачу не входит попытка сколько-нибудь исчерпать ее, и мы остановимся только на нескольких работах, имеющих тесное отношение к нашей теме. Так, например, Келлер (1935) писал: «...надо иметь в виду, что те условия существования, которые мы считаем неблагоприятными и от которых растения должны «защищаться», на самом деле могут входить в диалектическое единство среды и растений, давая последним в природе надлежающую жизнестойкость». Таковы пустынные солянки из семейства *Chenopodiaceae*, для которых засоление почвы является сначала стимулятором роста, а затем приводит к выработке высокого осмотического давления и к возможности вызревания в тяжелых условиях соленой пустыни. Баранов (1940) на ряде примеров показал, что культурные растения в крайних условиях высокогорий Памира перестраивают свою природу и вырабатывают ряд приспособлений как морфологического, так и физиологического характера. Коровин (1940), анализируя дифференцирующую роль условий существования в эволюции растений, относит эпоху оживленных и радикальных изменений в эволюции рода *Fregula* ко времени горообразования в пределах его ареала, когда часть низменных равнин превращается в горные высоты. На основе своих исследований он счел возможным сделать более широкое заключение и отмечает, что «обобщающий взгляд на эволюционный процесс растительного мира без труда улавливает довольно резкие переломы в постепенном ходе изменений организации растений. Они выражаются, как известно, в смене одного конструктивного типа растений другим. Эпохи, разделяющие эти фазы, характеризуются крайним расчленением соответствующих типов, их размножением и расселением по земной поверхности, т. е. и в эволюции растительных типов мы констатируем периоды бурного, ускоренного развития, сменявшиеся периодами спокойной эволюции... Причину чередования этих периодов, как подсказывает геологическая история, нужно искать в орогенических фазах и в чередовании их с эпохами тектонического затишья».

В последнее время появилась интересная работа Травина (1945) о современных областях интенсивного видообразования растений. Автор ее считает, что «центрами современного видообразования растений являются те участки земной коры, на которых в недавнем прошлом и в настоящее время наиболее мощно выражена геологическая деятельность земной коры». Эти участки приурочены в основном к главным поясам разломов земной коры, к современным геосинклиналям и геоантиклиналям. Детально анализируя географическое распространение отдельных триб семейств злаков и

учитывая относительное количество родов и видов в зонах геосинклиналей и вне их и делая такое же сопоставление для семейств бобовых, пальм, миртовых, бромелиевых, бурачниковых и ивовых, Травин приходит к выводу, что «для любого времени жизни земли районы наиболее интенсивного видообразования любого рода растений мы найдем в тех местах, где ареал этого рода пересекает зону более интенсивной геологической деятельности земной коры данного периода. Интенсивность эволюции проявляется в большом количестве видов, разновидностей и других молодых естественно-исторических форм, относящихся к данному роду. Здесь часто будут встречаться эндемичные виды, разновидности и еще более молодые естественно-исторические формы, тогда как в районах спокойной геологической деятельности, в местах, благоприятных для жизни, хотя и будет наблюдаться большое разнообразие растительности, но относительно чаще будут встречаться эндемы более старых по времени образования групп естественно-исторических форм: родов, триб, подсемейств и других, характеризующих более старые этапы процесса эволюции».

Воззрения Травина встретили резкую критику со стороны Хохлова (1947), считающего их совершенно несостоятельными и категорически утверждающего, что: «1) ни для появления изменчивости, ни для эволюционного процесса в целом изменчивость земной коры и вообще изменчивость физических факторов не имеют прямого и решающего значения; 2) изменчивость растений есть следствие перемены растениями среды жизни в процессе расселения, а общий характер эволюции, как однонаправленного процесса, реализующего тенденцию к совершенствованию, есть результат естественного отбора, который закономерно, в связи с историческим усложнением биотических условий жизни растений, все время повышает „мерило совершенства“».

Никким образом не соглашаясь с Хохловым, что эволюция растений автономна от физической среды, мы полностью разделяем точку зрения Макеева (1947), утверждающего, что одним из наиболее существенных факторов видообразования является изменение климата под влиянием подъема участков земной коры тектоническими движениями и что наиболее интенсивное видообразование, под влиянием этих причин, имеет место в климатических зонах с ясно выраженной посезонной засушливостью, т. е. в климатах пустынь умеренных широт, затем в средиземноморском и в климате саванн. Связь видообразования с горообразованием, по Макееву, несомненна, причем в отношении видообразования «вертикальные пояса пустынь умеренных широт более благоприятны, чем вертикальные пояса экваториальных влажных лесов». Макеев совершенно справедливо указывает, что «тектонические поднятия земной коры не являются обязательным следствием развития геосинклиналей. Поднятия могут быть вызваны эпейрогеническими движениями не складчатых участков земной коры, а жестких глыб типа Фенно-Скандии (такой глыбой, в частности, некоторые геологи считают Южный Памир) или подъема древней складчатой зоны, на принципе разломов земной коры, как, например, Тянь-Шань или Алтай».

Любопытная точка зрения, согласно которой горы являются областями видообразования, выдвинута Грушвицким (1947), высказавшимся в том смысле, что «долины горных рек являются топографическими центрами интенсивного видообразования». В подтверждение приводятся работы Васильева (1938) над распространением *Tilia amurensis* Kom. и похожей на нее *Tilia Taqueti* C. K. Sch. Первая из них растет в долинах горных широких рек, вторая — на горных склонах и в верховьях речек. Оба ра-

стения представляют собой два близких горно-климатических замещающих вида. Из одного прародительского вида, который, вероятно, был ближе к современной *Tilia Taqueti*, под влиянием усиления контрастности климата и суровости зим, что особенно резко проявилось в долинах, образовались постепенно по всему ареалу прародительского вида формы, способные выносить эти условия. Они в конце концов и образовали более позднюю цветную *Tilia amurensis*. Длительное постоянство неблагоприятных для жизни условий в долинах связано с тем, что по ним стекает масса холодного воздуха с более высоких гор.

Таким образом, мы можем в настоящее время утверждать, в полном соответствии с приводимой в эпиграфе мыслью Т. Д. Лысенко, что горные области, находящиеся в состоянии горообразовательного процесса и характеризующиеся ясно выраженной климатической неоднородностью, являются теми областями, в которых протекает интенсивное видообразование.

Другими областями, в которых может происходить формирование новых видов, вне всяких сомнений, являются пустынные засушливые страны. Шостваковский (1937) привел интересные доказательства в пользу этого положения, а Бьюс (Bews, 1927) обратил внимание на то, что в Африке флора влажных жарких областей старше, чем более сухих и более холодных.

Климатические условия засушливых областей таковы, что обитающие в них растения часто оказываются в условиях то крайней сухости, то сильного перегрева прямыми солнечными лучами, то резкого охлаждения, обусловленного сильным ночным лучеиспусканием. Другими словами, в областях с прогрессирующим в отношении засушливости климатом, как и в высокогорных областях, растения подвергаются все усиливающемуся и действующему в одном направлении влиянию условий внешней среды, приводящему к глубокой перестройке организма, к расшатыванию его природы, по выражению Мичурина и Лысенко, и к направленному образованию новых форм.

Не останавливаясь дальше на этой стороне вопроса, будем считать, что наиболее интенсивный процесс видообразования должен происходить в областях, где растения подвергаются таким суровым воздействиям внешней среды, что находятся на пределе своих возможностей выносить эти воздействия. Устояв в борьбе с ними, растение приспосабливается к ним, переживает неблагоприятные для него условия и, изменяя свою природу, дает начало физиологически и морфологически новой форме.

Всякий ли вид способен к такому приспособлению к новым для него и к тому же неблагоприятным условиям? Еще Краснов утверждал, что те же самые условия, которые вызывают гибель большинства, у некоторых особей приводят к физиологически-морфологическим изменениям, позволяющим им переживать эти условия. Положение Лысенко, приведенное в качестве эпиграфа к нашей статье, говорит о том, что в новых условиях одни растения выживают и изменяются, другие погибают, т. е. растения в отношении своей устойчивости к неблагоприятным условиям среды не одинаковы.

Проявления этой различной устойчивости, или, как ее иначе называют, выносливости [Гуд (Good), 1931], жизнеспособности [Энглер (Engler), 1882], многообразны: они могут выразиться в чисто морфологических признаках растений, но могут быть и более глубокими. Так, например, приспособление к ненормальным для растения температурным условиям, несомненно, связано с изменениями в протоплазме растения, зависящими от изменений энергетического уровня организма.

В ряде исследований мною и моими сотрудниками такие изменения действительно были обнаружены, и было показано, что в крайних условиях существования растения обладают более высоким энергетическим уровнем. Высоту последнего мы устанавливали, пользуясь определением качества ферментов, т. е. их способности снижать энергию активации катализуемых ими реакций. В результате исследований качества каталазы листьев у растений высокогорий и пустынь нами были получены данные, показывающие, что в крайних условиях существования растения его ферменты обладают более высокой способностью снижать энергию активации, что указывает на более высокий энергетический уровень протоплазмы, вырабатывающей эти ферменты. Так, например, Семихатова (1945) изучила качество каталазы у 24 растений Памира и нашла, что среднее значение коэффициента Аррениуса, служащего мерой качества фермента, равно для них 5400 г-кал., а для отдельных видов растений выражается следующими величинами:

μ (г-кал.)	μ (г-кал.)
<i>Oxytropis Puncinsii</i> 1300	<i>Potentilla orientalis</i> 5200
<i>Clematis tangutica</i> 1700	<i>Artemisia Skorniakowi</i> 5500
<i>Christolea pamirica</i> 2100	<i>Solenanthus kokanicus</i> 5700
<i>Artemisia pamirica</i> 2500	<i>Crepis flexuosa</i> 5800
<i>Eurotia ceratoides</i> 3200	<i>Artemisia macrocephala</i> 6000
<i>Zygophyllum obliquum</i> 3300	<i>Gypsophila pamirica</i> 6100
<i>Acantholimon Hedinii</i> 3700	<i>Oxytropis chilophylla</i> 6400
<i>Zygophyllum Rosowii</i> 4200	<i>Astragalus Muschketovii</i> 7400
<i>Stipa glareosa</i> 4700	<i>Hordeum turkestanicum</i> 8200
<i>Ephedra Fedtschenkoi</i> 5000	<i>Corydalis Gortschakowi</i> 8300
<i>Artemisia sacrorum</i> 5200	<i>Aneurolepidium dasystachys</i> 9800
<i>Halogeton glomeratus</i> 5200	<i>Clinelymus nufans</i> 13800

Страцицкий (Благовещенский, 1939) в заповеднике Джебоглы в Западном Тянь-Шане нашел для каталазы растений области альпийских лугов такие значения μ :

μ (г-кал.)
<i>Onobrychis echidna</i> 170
<i>Hedysarum</i> sp. 1200
<i>Juniperus turkestanica</i> 1500
<i>Alopecurus pratensis</i> 3700
<i>Allium</i> sp. 7100
<i>Gentiana</i> sp. 7400
<i>Waldheimia</i> sp. 11800

В среднем для этих 7 растений $\mu = 4700$ г-кал., что составляет почти ту же величину, что и для памирских растений. С другой стороны, в зоне розариев в Чимгане, в том же Западном Тянь-Шане, мною было изучено 8 видов растений, у которых среднее значение μ для каталазы было уже несколько выше, равняясь 6600 г-кал., и в то же время оно было значительно более постоянным, а именно:

μ (г-кал.)	μ (г-кал.)
<i>Astragalus Sieversianus</i> 3700	<i>Crataegus azarollus</i> 7000
<i>Rosa eglanteria</i> 5700	<i>Echinops karatavicus</i> 7900
<i>Glycyrrhiza aspera</i> 5900	<i>Rosa</i> sp. 7900
<i>Juglans fallax</i> 6100	<i>Rubus caesius</i> 8500

Эти растения собраны на высоте 1500—1600 м и по условиям обитания близки к растениям Джебоглы, живя лишь в несколько более мягкой климатической обстановке.

Растения пустынь были изучены Страцицким. Для 19 видов им была найдена средняя величина $\mu = 8200$ г-кал. Наконец для 39 растений Сухуми мною было получено среднее значение μ для каталазного расщепления перекиси водорода, равное 9800 г-кал.

Сравним эти цифры:

	μ (г-кал.)
Альпийская зона Тянь-Шаня . . .	4700
Средняя зона гор Тянь-Шаня . . .	6600
Пустыни Моюн-Кум	8200
Сухуми	9800

Значение полученных различий в величинах μ станет понятным, если вдуматься в их физический смысл. Показатель μ выражает в грамм-калориях то количество энергии, которое надо сообщить грамм-молекуле реагирующего вещества для того, чтобы реакция могла проявиться. Он бывает тем меньше, чем меньше требуется придать энергии извне или чем выше энергетический уровень трансформирующего энергию фермента. При сравнениях энергетических уровней различных ферментов необходимо учитывать, что коэффициент μ входит в показатель степени, так как число n_2 эффективных молекул, способных реагировать при соприкосновении, определяется выражением

$$n_2 = n \cdot e^{-\frac{\mu}{2T}},$$

где T — абсолютная температура, n — число всех молекул в грамм-молекуле, равное $6.06 \cdot 10^{23}$, e — основание натуральных логарифмов.

Если обратиться к приведенным выше цифрам, выражающим значение μ для каталазного расщепления перекиси водорода ферментными препаратами из растений различного происхождения, и вычислить значения $e^{-\frac{\mu}{2T}}$, то получатся весьма показательные результаты (табл. 1).

Таблица 1

Зоны исследования	μ (г-кал.)	$e^{-\frac{\mu}{2T}}$
Альпийская зона Тянь-Шаня . . .	4700	0.00021222
Средняя зона Тянь-Шаня	6600	0.00000393
Пустыня Моюн-Кум	8200	0.00000099
Сухуми	9800	0.00000002

T принято здесь $27^\circ \text{C} = 300^\circ \text{K}$ (в градусах Кельвина)

Другими словами, при одних и тех же условиях в растениях альпийской зоны Тянь-Шаня активируется в единицу времени в 10 000 раз больше молекул перекиси водорода, чем в растениях Сухуми. Каталаза первых качественно в 10 000 раз выше, так как во столько же раз выше ее энергетический уровень. Это значит, что для осуществления процесса расщепления перекиси водорода альпийские растения требуют в 10 000 раз меньше энергии извне, чем растения Сухуми, и больше приспособлены к колебаниям температуры, т. е. в величине своего коэффициента μ имеют

благоприятное условие для выживания и победы в борьбе за существование.

Нельзя, однако, ограничиться простой отметкой того, что энергетический уровень ферментов у альпийских растений выше, чем у ферментов растений из более умеренных условий обитания. Недостаточно также отметить и тот факт, что обитатели высокогорий отличаются значительно большей устойчивостью к неблагоприятным климатическим условиям, чем растения из областей обитания с умеренным, равномерным климатом. Ярким примером может служить картофель, вымерзающий в условиях Подмосквы при ничтожных морозах и безнаказанно выдерживающий значительно большие понижения температуры на высокогорьях Памира. Еще более замечательной надо считать возможность присоединения к этим явлениям других, обнаруженных в случаях, когда организм попадает в крайне неблагоприятные для него условия, и возможность сведения всех их в единую научную систему.

В 1840 г. великий русский врач Н. И. Пирогов впервые обратил внимание на то, какое огромное значение для заживления повреждений имеет излившаяся при этих повреждениях кровь, изменяющаяся и образующая вещество, действующее возбуждающе на пластическую деятельность в близлежащих областях. Это замечательное наблюдение не было своевременно оценено и прошло незамеченным большинством ученых. Через 65 лет Бир опубликовал свои наблюдения над благоприятным действием излившейся крови на заживление переломов костей. Никаких указаний на приоритет Пирогова им, конечно, сделано не было.

Не останавливаясь на изложении литературы о раневых гормонах, так как это сделано Белкиным (1947), укажу лишь на несколько интересных примеров. Понятие о раневых гормонах было введено Габерландтом (Haberlandt, 1913) в результате наблюдений над заживлением повреждений растительных тканей под влиянием нанесенной на рану кашицы из растертых клеток кольраби или картофеля. По мнению Габерландта, гормоны клеточного деления возникают при распаде клеток вследствие ранения и побуждают ткани к регенерации. Они устойчивы к нагреванию и не разрушаются даже при 100° С. Венельт (Wehnelt, 1927) установил, что раневый гормон обладает способностью вызывать появление опухолей у молодой фасоли. В работах Инглиша, Боннера и Гааген-Смита (Englisch, Bonner a. Haagen-Smith, 1939) этот гормон был получен в предельно очищенной кристаллической форме, назван травматической кислотой и при анализе оказался децен-дикарбоновой кислотой $\text{COOH} - \text{CH} = \text{CH} - (\text{CH}_2)_8 - \text{COOH}$. 0.0001 мг этого вещества вызывает деление клеток и усиленный рост тканей фасоли. В присутствии глютаминовой кислоты и тростникового сахара действие травматической кислоты сильно повышается. Она вызывает также образование перидермы на ранах, нанесенных на клубнях картофеля, и задерживает прорастание семян томатов.

Подобные же явления отмечены и у животных. Так, например, Эррусси (Erhrussi, 1931) установил, что распад плазмы при травматизации клеток тканей, находящихся в культуре, освобождает вещества, стимулирующие рост культур, усиливая обмен веществ в окружающих рану живых клетках. Эпштейн (1925) заметил, что вторичные ранения, следовавшие в сравнительно близкое время после первого ранения, очень часто заживали лучше и быстрее, несмотря на большую тяжесть, что заставило его сделать заключение, что в крови людей, перенесших травму, должны находиться особые вещества, способствующие заживлению повреждений. Другими исследователями такие вещества, образующиеся в результате

ранения и благоприятно действующие на регенерацию тканей, обнаружены не только у млекопитающих, но и в других классах животных. В частности, исследования Полежаева и Морозова (1941) установили большую интенсивность повторной регенерации по сравнению с первой и заставили предполагать, что эта стимуляция имеет источником процессы распада, наступающие вследствие ранения.

По данным Белкина, наиболее точно и весьма показательно роль продуктов распада клеток раневой ткани в процессе регенерации установлена Гирголавом (1946), доказавшим, что гибель местных тканевых элементов представляет самый важный раздражитель, обуславливающий регенерацию. Джанелидзе (1926) в клинической практике установил, что разрезы кожи и подкожной клетчатки могут приводить к заживлению язв различного происхождения. Созон-Ярошевич (1934) подтвердил значение для регенерации тканей продуктов распада и предположил, что они непосредственно воздействуют на клетки, «приводя к взрыву имеющихся в протоплазме и ядре запасов потенциальной энергии, заставляющей ядро и клетку делиться».

Исследования Мечникова (1892), Карреля (Carrel, 1921), Бурденко (1944), Хрущева (1945) и других авторов над ролью лейкоцитов при заживлении ран привели к общему выводу, что физиологическая роль лейкоцитов, постоянно присутствующих при нормальной реактивности организма в раневых очагах, заключается не только в их защитной и очистительной деятельности, но и в способности их стимулировать собственно регенерационные процессы в тканях пораженного участка путем выделения особых раневых гормонов, названных Каррелем тремофами.

В 1934 г. появилась первая работа Филатова, в которой сообщалось, что при сохранении на льду в течение нескольких дней рогаговы в ней образуются вещества, вызывающие быстрое приживание ее при пересаживании в окошечко в бельме, с одной стороны, и просветление бельма — с другой. Это открытие дало начало методу тканевой терапии, столь успешно разрабатываемому Филатовым и его сотрудниками, а также привело к созданию Филатовым учения, согласно которому организм или отдельные его ткани, стоящие на краю гибели (при ранении, инфекционном заболевании, охлаждении и т. д.), вырабатывают особые вещества, или «факторы сопротивления», противодействующие этой гибели.

Изучение биохимической природы этих веществ и характера их действия было начато мною в 1939 г. после прослушания доклада Филатова, сделанного им в Институте экспериментальной медицины. Результаты этой работы были доложены на Всесоюзном совещании по физиологии растений в 1940 г., но в печати появились только в 1946 г. (Благовещенский, 1946). В этой первой работе мною было изучено влияние временного охлаждения проросших семян огурца на активность и качество их ферментов. Было обнаружено, что значения термических коэффициентов разложения перекиси водорода каталазой сильно снижаются, если начавшие прорастать семена подвергать охлаждению до 1° в течение 48 часов. Одновременно в охлажденных участках растет активность каталазы; эта последняя, измеренная при более низкой температуре, растет сильнее, чем измеренная при более высокой. Это говорит за то, что образовавшийся при охлаждении фермент менее отзывчив на низкие температуры. Привожу соответствующие цифры (табл. 2).

Отсюда можно было сделать заключение, что в условиях охлаждения, близких к губительным для ростков огурца, в последних происходит стимуляция ферментов, соединенная с повышением их качества. Такое изме-

Таблица 2

Условия опыта	K · 10 ⁶		μ (г-нал.)
	15°	25°	
Покоящиеся семена	61	338	28500
24 часа прорастания при 22°	212	543	16100
168 часов прорастания без охлаждения	3529	5680	8100
168 часов с охлаждением	4649	5994	4200
216 часов без охлаждения	2906	5338	10100
216 часов прорастания с охлаждением	4260	6267	6600

нение характера ферментов, несомненно, должно было отразиться на обмене веществ и общем развитии ростков, что и было действительно обнаружено, так как ростки, охлаждавшиеся в течение 48 часов, на 10-е сутки от начала опыта значительно обгоняли в развитии контрольные ростки.

В 1941—1945 гг. опыты были продолжены мною и моими сотрудниками в Среднеазиатском гос. университете в Ташкенте. Прежде всего нам удалось установить, что факторы сопротивления, образующиеся при охлаждении тканей по методу Филатова, не являются ни ферментами, ни белками. Они выдерживают не только повторное кипячение, но и автоклавирование при 120° в течение 30 минут. Кроме того, они не осаждаются фосфорно-вольфрамовой кислотой в сернокислом растворе, т. е. не относятся к группе пептонов и гексоновых оснований, бетаинов и других растительных оснований. Препараты этих факторов сопротивления, или, как мы их предпочитаем называть, «биогенных стимуляторов» по их свойству стимулировать ферментные процессы и ростовые явления и по их происхождению в результате своеобразных жизненных процессов, были получены из ростков маша (*Phaseolus aureus* Roxb.), выдерживавшихся 10 дней в рефрижераторе при 2—4°. Терапевтическое действие этих препаратов было проверено Филатовым и его сотрудницей Скородинской на больных кожным лейшманиозом (пендинской язвой) и оказалось вполне эффективным.

Нет никакого сомнения, что при охлаждении тканей происходит нарушение нормального характера обмена веществ и образование чуждых организму в качественном или количественном отношении соединений. В самом деле, каждый организм всегда обладает характерным для него обменом веществ, выработанным в процессе его исторического развития. Отдельные реакции в нем строго согласованы, и в организме, находящемся в нормальных для него условиях среды, всегда встречаются одни и те же вещества в одних и тех же количественных отношениях. Иное наблюдается при резко изменяющихся условиях (поранение, действие холода, перегрев). Отдельные реакции, нормально протекающие согласованно, ускоряются или замедляются в разной степени; одних продуктов превращения веществ образуется больше, других меньше, а в некоторых случаях могут появиться вещества, вообще в данном организме не встречающиеся. Известно, какое значение для организма имеет уже небольшое изменение концентрации тех или иных веществ, например, концентрации водородных или металлических ионов. Тем более явственно может проявиться влияние веществ, совершенно чуждых данному организму. На основе богатого опыта фар-

макологии можно ожидать, что такие посторонние организму вещества в малых концентрациях будут оказывать стимулирующее действие, в более высоких — угнетать деятельность протоплазмы и даже совсем отравлять ее.

Учитывая, что в наших опытах биогенные стимуляторы не осаждались фосфорно-вольфрамовой кислотой в кислом растворе, мы предположили, что в число их могут входить как отдельные аминокислоты, встречающиеся в связанном виде в белках, но не обнаруживаемые внутри клеток в свободном виде, так и продукты их окислительного дезаминирования и дальнейшего превращения образующихся при этом оксикислот. Можно было, например, думать, что аспарагиновая кислота, которая нормально встречается в белковой молекуле в форме своего полуамида — аспарагина, как это показали работы Дамодарана (Damodaran, 1934), в своей свободной форме будет вести себя, как стимулятор. Для проверки этого предположения мы поставили ряд опытов по изучению стимулирующего действия аспарагиновой кислоты и ее производных, янтарной и фумаровой кислот, на развитие корней маша (*Phaseolus aureus*). Кроме производных аспарагиновой кислоты, мы взяли также производное фенилаланина — коричную кислоту. Исследование, проведенное Кологривовой (1945), дало отчетливые результаты. Увеличение объема 20 ростков маша, прораставших в растворах аспарагиновой и коричной кислот, по отношению к увеличению объема ростков, прораставших в дистиллированной воде, выразилось следующими цифрами (табл. 3):

Таблица 3

Примененная кислота	Концентрация	Прирост (в %)
Аспарагиновая кислота	M/1000	+ 20
»	M/2000	+ 40
»	M/6000	+110
Коричная кислота ¹	M/1000	— 60
»	M/2000	— 20
»	M/4000	— 10
»	M/6000	+ 10
»	M/8000	+ 30

При действии растворов янтарной кислоты на семена, промывке их после набухания водой и проращивании в воде при 30° длина корешков в миллиметрах выразилась цифрами, приведенными в табл. 4:

Таблица 4

Условия опыта	Концентрация	Длина корешков (в мм)	Прирост (в %)
Вода	—	23.4 ± 1.2	—
Янтарная кислота	M/3000	26.8 ± 1.2	14.5
	M/15000	29.6 ± 1.4	26.5

¹ В самое последнее время Филатову и Бибер (1948) удалось показать присутствие коричной кислоты в препарате биогенного стимулятора из алоэ.

Таким образом, наши предположения подтвердились, и, кроме того, обнаружилось любопытное явление, что наиболее эффективными из изученных концентраций оказались самые низкие. Коричная кислота в концентрациях от М/1000 до М/4000 даже угнетала развитие.

Необходимо здесь же добавить, что стимулирующее влияние на рост корней было обнаружено нашими сотрудниками и при действии на семена маша, кукурузы, хлопчатника, томатов и других растений препаратами биогенных стимуляторов из листьев алоэ, ростков хлопчатника, гороха, маша. Стимулирующее действие препарата из алоэ проявлялось не только в росте корней, но и на всем развитии растения, как это видно из данных Кокуева (1945), касающихся увеличения урожаев хлопчатника, выросшего из семян, обработанных препаратами алоэ.

Каково же действие биогенных стимуляторов по своему существу? На какие процессы они действуют и как именно действуют? Исходной точкой для работы в этом направлении послужили наши исследования с ферментами охлаждавшихся огуречных ростков, показавшие, что временное охлаждение вызывает увеличение активности и качества каталазы. Отсюда можно было сделать заключение, что биогенные стимуляторы действуют на ферменты, поскольку стойкость их к автоклавированию не позволяла считать ферментами их самих.

Чикало (1945), работая с протеолитическими ферментами (трипсином и протеазой ростков хлопчатника), и Кологривова (1945), изучившая каталазу ростков маша, одновременно установили определенное действие биогенных стимуляторов на изучавшиеся ферменты: обнаружено было и увеличение активности и повышение качества. В опыте Чикало скорость реакции расщепления пептона трипсином увеличилась под влиянием биогенных стимуляторов из ростков хлопчатника в 282 раза, а термический коэффициент снизился с 14500 до 9500 г-кал., т. е. качество фермента выросло в 2980 раз. В опыте Кологривовой биогенные стимуляторы из ростков маша добавлялись к препаратам каталазы из ростков того же маша различного возраста, но, конечно, не подвергавшихся охлаждению. Почти во всех опытах активность каталазы возрастала и при более низкой и при более высокой температурах, но при более низких это возрастание было сильнее, и в результате падали термические коэффициенты. Например, в опыте № 2 константы скорости реакции были (табл. 5):

Таблица 5

Условия опыта	К·10 ⁵		
	10°	15°	20°
Без стимулятора	842	951	1072
С биогенным стимулятором	950	1000	1132

В этом опыте значение μ для контроля равно 3900 г-кал., а для каталазы со стимулятором 2900 г-кал., т. е. налицо несомненное повышение качества фермента. В четырех других опытах были найдены следующие величины (см. табл. 6).

В работе Тощевиковой (1946) с действием фазеолаина (препарата протеиназы типа папаина из ростков маша) на фазеолин были подтверждены данные Чикало об активировании биогенными стимуляторами протеоли-

Таблица 6

Номер опыта	К·10 ⁵				μ (г-кал.)	
	Контроль		Опыт		Контроль	Опыт
	15°	25°	15°	25°		
1	631.0	1020.0	708.0	1019.0	8400	6400
2	438.2	773.3	502.2	770.5	9600	7200
3	280.8	534.2	305.0	563.0	10900	10500
4	288.5	573.9	301.7	410.3	11700	5200

тических ферментов и, кроме того, обнаружены некоторые новые особенности действия этих веществ. Оказалось, что при 24° стимулятор резко усиливает активность фазеолаина, дающего максимум расщепления уже через двое суток, тогда как без стимулятора и через четверо суток достигается только одна четверть этой величины, как это видно из табл. 7.

Таблица 7

Время от начала опыта (в днях)	Прирост аминного азота (в % от исходного)	
	Без стимулятора	Со стимулятором
1	—	86
2	24	153
4	39	135

Еще более показательно действие стимулятора при 34°, так как эта температура оказывается неблагоприятной для фермента из неохлаждавшихся ростков, испытываемого без стимулятора, и прирост аминного азота при этом меньше, чем при 24°. Добавление стимулятора оказывает на фазеолаин стабилизирующее действие, и уже через сутки расщепление белка достигает предельной величины. Данные Тощевиковой сведены в табл. 8.

Таблица 8

Продолжительность действия (в днях)	Прирост аминного азота в мг (исходное 3.93 мг)			
	Без стимулятора		Со стимулятором	
	24°	34°	24°	34°
1	—	0.56	3.39	5.13
2	0.96	0.59	6.02	6.66
4	1.56	—	5.31	—

Фазеолаин, полученный из охлажденных ростков маша, не отзывался на прибавление биогенного стимулятора усилением активности,

а, наоборот, даже снижает последнюю. В то же время эта активность вообще значительно выше, достигая по отношению к исходному значению аминного азота в 3.93 мг следующих значений (табл. 9):

Таблица 9

Продолжительность действия (в днях)	Прирост аминного азота в мг (исходное 3.93 мг)			
	Без стимулятора		Со стимулятором	
	24°	34°	24°	34°
1	2.83	4.39	3.82	4.32
3	13.50	—	12.89	—
5	—	19.76	—	18.54

Таким образом, действие биогенных стимуляторов на отдельные ферментные реакции не может вызывать каких-либо сомнений.

Остается показать, что на ферменты в том же направлении действуют и предполагаемые нами компоненты препаратов естественных биогенных стимуляторов, а именно аминокислоты и продукты их окислительно-восстановительных превращений. В этом направлении первое исследование было проведено Кологривовой (1945), получившей при действии сильно разведенных растворов янтарной, фумаровой и коричной кислот на препараты каталазы из семян маша совершенно отчетливые результаты. Испытуемые кислоты добавлялись в таких количествах, чтобы концентрация их в окончательных смесях менялась от $2.3 \cdot 10^{-6}$ до $74 \cdot 10^{-6}$ г-мол. и не менялся pH этих смесей. Для фумаровой кислоты были найдены следующие значения констант скорости реакции разложения перекиси водорода (табл. 10):

Таблица 10

Концентрация фумаровой кислоты (г-мол.)	$K = \frac{1}{t} \ln \frac{a}{a-x}$		μ (г-кал.)
	15°	25°	
$9.25 \cdot 10^{-6}$	0.004375	0.007554	8600
$18.5 \cdot 10^{-6}$	0.004829	0.007651	
$37.0 \cdot 10^{-6}$	0.004489	0.007696	
Контроль (вода)	0.004050	0.007611	10700

Янтарная кислота в концентрации $18.5 \cdot 10^{-6}$ г-мол. изменяет константы скорости при 15° с 0.004050 до 0.004716 и при 25° с 0.007611 до 0.007437, что выражается в снижении значения μ с 10 700 до 7700 г-кал. Действие коричной кислоты значительно меньше сказывается на термическом коэффициенте, но активность изменяется довольно отчетливо, особенно для более низкой концентрации (табл. 11).

Мною было изучено действие аспарагиновой и адипиновой кислот на активность и качество папаина (продажного). При действии на казеин папаина, активированного цистеином, при 25 и 35° константы скорости рав-

нялись: $K_{25} = 0.001114$ и $K_{35} = 0.003016$, т. е. значение $\mu = 22500$ г-кал. При действии адипиновой кислоты $\text{COOH} - (\text{CH}_2)_4 - \text{COOH}$ в концентрации М/5000 получены были такие величины: $K_{25} = 0.001284$, $K_{35} = 0.002382$, $\mu = 14000$ г-кал.

Таблица 11

Концентрация коричной кислоты (г-мол.)	$K = \frac{1}{t} \ln \frac{a}{a-x}$		μ (г-кал.)
	10°	25°	
$2.3 \cdot 10^{-6}$	0.002917	0.008585	12200
$4.6 \cdot 10^{-6}$	0.002512	0.008300	13700
Контроль (вода)	0.002233	0.007611	13900

При действии папаина, активированного М/2500 аспарагиновой кислотой и не активированного, на раствор пептона при температурах 22.5 и 31° прирост аминного азота в мг был за 3 часа (табл. 12):

Таблица 12

Фермент и стимулятор	Прирост аминного азота (в мг) при температуре		μ (г-кал.)
	22.5°	31°	
Папаин	3.92	7.56	13.600
Папаин + аспарагиновая кислота	6.44	10.08	9.300

Таким образом, на этих примерах видно, что ничтожно малые концентрации таких соединений, как аспарагиновая, адипиновая, фумаровая, янтарная, коричная кислоты, оказывают на ферменты такое же действие, как биогенные стимуляторы, что подтверждает наши предположения о химической природе последних.

Как же связать эти факты с теми задачами, которые мы наметили в начале нашего исследования? Способность растений приспособляться к изменяющимся условиям среды, несомненно, связана с нарушением их обмена веществ в ненормальных условиях и образованием «факторов сопротивления», или биогенных стимуляторов. Как же понять то, что разные растения различно относятся к изменяющимся условиям среды: одни приспособляются, другие нет? Интересные опыты Вишневского (1940) с устойчивостью сахарной свеклы к кагатной гнили показывают, где надо искать причины этих различий. В опытах этого исследователя оказалось, что устойчивыми к кагатной гнили являются отдельные корни с высоким качеством ферментов, неустойчивыми — с низким. Признак качества каталазы так же изменчив, как признак устойчивости, а это позволяет вести отбор устойчивых сортов, отбирая корни с низкими термическими показателями каталазы. Подобные же данные работ Гранитовой, Анисимовой и Бородулиной были опубликованы нами (1945) относительно устойчивости хлопчатника к вертициллезному и фузариозному вилтам.

Еще раньше нам (1938а) удалось связать с качеством ферментов холодоустойчивость растений, и есть все основания утверждать, что устойчивость растений к различным неблагоприятным для них условиям внешней среды тесно связана с качеством их ферментов, т. е. с таким свойством, которое определяет энергетический уровень самого растения: высокое качество ферментов обуславливает стойкость организма к изменению в неблагоприятную сторону его условий существования, обеспечивает ему победу в борьбе за жизнь. В частности, не может быть никакого сомнения, что при акклиматизации того или иного вида в чуждых для него условиях этот признак должен иметь высокое значение.

Нами было установлено (1939), что энергетический уровень отдельных видов и даже более крупных таксономических единиц растительного мира отнюдь не одинаков: такие семейства, как магнолиевые, аноновые, эйкоммиевые, подсемейство цинхоновых из семейства мареновых и другие, несомненно, обладают более низким энергетическим уровнем, чем, например, семейства розоцветных, бобовых, злаков, сложноцветных. За это говорят непосредственные определения термических показателей их ферментных реакций, а также богатство первых различными продуктами аномального обмена веществ — алкалоидами, сапонинами, смолами, каучуком, циклическими терпенами и почти полное отсутствие таких продуктов у вторых.

Неодинаков энергетический уровень того или иного растения и в течение его индивидуальной жизни. Экспериментальных данных в этом направлении пока еще очень мало, но, например, Семихатова нашла на Памире для *Bromus inermis* Leyss. такие значения коэффициента μ для каталазного расщепления перекиси водорода: во время кущения — 4800 г-кал.; во время выхода в трубку — 6300; во время колошения — 6500 г-кал.

Другими словами, энергетический уровень молодых растений в данном случае выше, чем у более взрослых. Это же наблюдалось нами и у других растений, хотя были и исключения. В связи с этим, очевидно, находится и та более высокая пластичность молодых растений, о которой неоднократно говорили Мичурин и Лысенко.

Можно ли рассчитывать на успех акклиматизации в умеренных областях Советского Союза растений таких групп, которые отличаются своим низким энергетическим уровнем? Непосредственный перенос в московские условия таких растений, как хинное дерево, погибающее при 5° и, тем более, как дерево какао, погибающее при 12°, конечно, невозможен, но не исключена возможность, что, подбирая определенные воздействия извне и действуя ими на молодые растения, удастся повысить энергетический уровень подобных растений. Опыты, проведенные за последние годы нашими сотрудниками, позволяют думать, что эта задача в той или иной степени разрешима.

В самом деле, повышение качества ферментов под влиянием обработки семян биогенными стимуляторами, ускорение развития и повышение урожайности в результате той же причины позволяют сделать предположение, что повторные действия биогенных стимуляторов из поколения в поколение постепенно снизят термические коэффициенты ферментных реакций. В результате повысится энергетический уровень организма, изменятся требования его к внешней среде, например, он станет приспособленным к резким изменениям температуры путем снижения термических коэффициентов обменных реакций. В конце концов организм получит возможность осуществить стойкое приспособление к несвойственным ему ранее суровым климатическим условиям. Другими словами, можно на-

деяться, что наука осуществит своими силами тот опыт, который природа ставит в грандиозных размерах в крайних для существования растений условиях, в частности, на тех сыртах Тянь-Шаня, где этот процесс выработки новых приспособленных форм изучался Красновым. Пути к осуществлению этого опыта намечены в замечательном наблюдении Пирогова, в методе и гипотезе Филатова, в работах Мичурина и Лысенко по получению новых сортов растений путем расщатывания их природы и направленного воспитания.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов П. А. Проблема крайних условий среды в разрешении вопросов освоения новых территорий.— Сб. АН СССР «Растение и среда», 1940.
- Белкин Р. И. Раневые гормоны, их образование и значение для регенерации.— Усп. совр. биол., 1947, т. XXIV.
- Благовещенский А. В. О факторах холодостойкости растений.— Сов. субтропики, 1938а, вып. 1.
- Благовещенский А. В. Холодостойкость растений и качество ферментов.— Природа, 1938б, № 2.
- Благовещенский А. В. Сравнительно-биохимические заметки о некоторых растениях Средней Азии.— Юбил. сб., посв. В. Л. Комарову, 1940.
- Благовещенский А. В. Биохимические факторы естественного отбора у растений.— Журн. общ. биол., 1945, т. VI.
- Благовещенский А. В. Влияние временного охлаждения тканей на качество их ферментов.— Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 1946, т. IV.
- Бурденко Н. Н. Вторичный шов как элемент восстановительной хирургии.— Тр. пленума Уч. мед. сов. при Главвоеносанупре Красной Армии. Медгиз, М., 1944.
- Васильев Я. Я. Новая для Дальневосточного края липа *Tilia Taqueti* C. K. Sch.— Вестн. Д. В. АН СССР, 1938, вып. 32(5).
- Вишневский В. П. Качество каталазы свекловичного корня и устойчивость сахарной свеклы к кагатной гнили.— Биохимия, 1940, т. V.
- Вульф Е. В. Введение в историческую географию растений, Сельхозгиз, 1932.
- Вульф Е. В. Историческая география растений, изд. АН СССР, 1944.
- Гирголав С. С. О причинных моментах регенеративных процессов при заживлении ран.— Вестн. хирургии, 1946, т. VI, кп. 24.
- Грушицкий И. В. Долины горных рек как арена видообразования.— Изв. Всес. геогр. об-ва, 1947, т. XXIX, вып. 3.
- Джанелидзе Ю. Ю. Влияние кожных разрезов на заживление язвенных процессов.— Тр. XVII съезда российских хирургов, 1926.
- Келлер Б. А. Динамическая экология.— Сов. ботаника, 1935, № 5.
- Кокоев В. И. Изучение влияния биогенных стимуляторов на развитие хлопчатника.— ДАН СССР, 1945, т. XLIX.
- Кологривова А. Ю. (и А. В. Благовещенский). Активирование каталазы биогенными стимуляторами.— ДАН СССР, 1945, т. XLVIII; е е же. О стимуляции роста корней некоторыми органическими кислотами.— Там же; е е же. Активирование каталазы продуктами дезаминирования аминокислот.— ДАН СССР, 1945, т. L.
- Коровин Е. П. Дифференцирующая роль условий существования в эволюции растений. Род *Ferula* L.— Сб. АН СССР «Растение и среда», 1940.
- Краснов А. Н. Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. Зап. Русс. геогр. об-ва, 1888, т. XIX.
- Макеев П. С. К вопросу о закономерностях местоположения современных центров интенсивного видообразования растений.— Бот. журн. СССР, 1947, т. XXXII.
- Мечников И. И. Лекции по сравнительной патологии воспаления, СПб., 1892.
- Мичурин И. В. Итоги полувековых работ по выведению новых сортов плодовых и ягодных растений, 1929—1932, т. I—II.
- Пирогов Н. И. Цит. по Белкину Р. И.
- Полежаев Л. В. и Морозов И. И. Новый метод продления регенерационной способности конечностей у бесхвостых амфибий.— ДАН СССР, 1941, т. XXX.
- Семенов П. П. Первая поездка на Тянь-Шань, или Небесный хребет, до верховьев системы р. Яксарта или Сыр-Дарьи.— Вестн. Русск. геогр. об-ва, 1858, ч. 22, отд. II.

- Семенов-Тянь-Шанский П. П. Путешествие в Тянь-Шань в 1856—1857 гг., 1946.
- Семихатова А. А. (п А. В. Благовещенский). Качество каталазы у растений Памира.— Бюлл. Ср.-Аз. гос. ун-та, 1945, вып. 23.
- Созон-Ярошевич Ю. А. О роли вегетативной нервной системы и продуктов распада тканей в процессах регенерации.— Вестн. хирургии, 1934, т. XXXV.
- Травин И. С. Современные центры интенсивного видообразования растений, Бот. журн. СССР, 1945, т. XXX.
- Тощевикова А. Г. Влияние биогенных стимуляторов на протениазу растений. ДАН СССР, 1946, т. LIII.
- Филатов В. П. Роговица трупа как материал для пересадки.— Сов. вестн. офтальмол., 1934, т. IV.
- Филатов В. П. Оптическая пересадка роговицы и тканевая терапия, М., 1945; его же. Тканевая терапия, Ташкент, 1948.
- Хохлов С. С. Центры происхождения или географические фокусы видообразования.— Бот. журн. СССР, 1947, т. XXXII.
- Хрущов Г. К. Об источниках лейкоцитарных трефонов.— Бюлл. эксп. биол. и мед., 1945, т. XVIII.
- Чикало И. И. Активизирование протеолитических ферментов биогенными стимуляторами.— Бюлл. Ср.-Аз. гос. ун-та, 1945, вып. 23.
- Шостаковский С. А. Ксерофилия и видообразование.— Сов. ботаника, 1937.
- Эпштейн М. Ю. Регенерационные вещества в крови и сыворотке, способствующие заживлению повреждений и ран, их теоретическое и практическое значение.— Новый хирург. архив, 1925, т. VI.
- Bews J. W. Studies in the ecological evolution of the angiosperms, London, 1927.
- Cargel A. Cicatrization of wounds. XII. Factors initiating regeneration. J. Exper. Med., 1921, v. XXXIV.
- Damodaran M. Цит. по кн.: А. В. Благовещенский. Биохимия растений, М., 1934.
- Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, 1882.
- English J., Bonner J. a. Haagen-Smith A. The wound hormones of plants. II. The isolation of a crystalline active substance.— Proc. Nat. Acad. Sci., 1939, v. XXV; IV. Structure and synthesis of a traumatin.— J. Amer. Chem. Soc., 1939, v. LXI.
- Ephrussi B. Action de l'extrait embryonnaire sur la vitesse de régénération des cultures de tissus.— C. R. de Soc. de Biologie (Paris), 1931, v. CVI.
- Flahault M. Цит. по Вульф Е. В., 1932.
- Good D. O. A theory of Plant Geography.— The New Phytologist, 1931, v. XXX.
- Haberlandt G. 1913. Цит. по Haberlandt G. Zur Physiologie der Zellteilungen, 6 Mitt. Über Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone.— Sitzungsber. d. Preuss. Akad. d. Wissensch., 1921, Bd. VIII.
- Wehnelt B. Untersuchungen über das Wundhormon der Pflanzen.— Jahrb. für wissensch. Botanik, 1927, v. LXXI.

ЭФЕМЕРОВАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КАК ЗОНАЛЬНЫЙ ТИП ПУСТЫННОЙ ЗОНЫ

М. В. КУЛЬТИАСОВ

Кто видел хоть раз ранней весной изумрудную сочную зелень травянистого ковра растительности, покрывающей в эту пору подгорные лёссовые равнины Тянь-Шаня и Памиро-Алая или предгорные лёссовые холмы Копет-Дага, тот никогда не забудет их чарующей прелести.

Яркие лучи солнца заливают своим светом все вокруг; еще не жарко, выпадают дожди, прохладен и влажен воздух. Но вскоре дожди прекращаются, воздух становится сухим, а температура все более и более высокой. Растения отцветают, прекращают вегетацию и постепенно приобретают соломенно-желтый цвет. Все выгорает. Сочную зелень сменяет пустынный ландшафт. Жизнь пробуждается лишь глубокой осенью при выпадении осенних дождей, повышении влажности воздуха и понижении температуры. Тогда снова зазеленеют лёссовые равнины и предгорья и такими уходят в зиму. Зимой температура низка и задерживает рост и развитие растений до наступления теплых весенних дней.

Так, кажется, проста и ясна картина последовательных смен жизни растительного покрова лёссовых равнин и предгорий Средней Азии в течение года.

Эти картины не раз описывались исследователями Средней Азии [Спрыгин и Попов (1915), Коровин (1934а, б, в), Культиасов (1925, 1927), Спридонов (1921), Прозоровский (1940, 1941), Советкина (1934) и др.]. В литературе имеется немало материалов по исследованию растительного покрова лёссовых равнин и предгорий Средней Азии. Но далеко еще не ясны его ботанико-географические особенности и не сделан еще надлежащий анализ.

Одни исследователи понимают растительность лёссовых равнин как формацию пустынного типа под названием «эфемерная пустыня», «глинистая пустыня», другие называют ее «эфемерными лугами», «жаропокрывающимися лугами», трактуя эту формацию как луговой тип растительности.

Но если эти луга сочетаются с полыньей, то их относят уже к пустынному типу растительности, что мы можем видеть на карте «Растительность СССР» и в пояснительном к ней тексте, изданном Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР в 1941 г.

Не вдаваясь сейчас в критику и разбор этих понятий, мы только констатируем тот факт, что вопрос о ботанико-географической сущности растительного покрова лёссовых пустынь и предгорий Средней Азии

далеко еще не решен и поэтому нельзя считать излишними новые данные для их характеристики.

Коровин (1934а, б, в) дает интересный очерк эфемеровой растительности не только с точки зрения флористического состава, но и биологических и экологических черт растений, его слагающих. Им приводятся некоторые данные наблюдений в природе для Катта-Кургана (по данным Якимовой).

В окрестностях Катта-Кургана прорастание эфемеров начинается поздно осенью и зимой. Самое раннее прорастание для зимних месяцев отмечено в середине февраля, когда средняя месячная температура воздуха равняется 2°, а температура почвы на глубине 10 см равна 3°. Но большая часть видов растений-эфемеров начинает трогаться в рост лишь в конце февраля или в середине марта, а иногда и в апреле, что видно из следующих данных:

<i>Ranunculus orthoceras</i>	15/II	<i>Echinosperrum microcarpum</i>	15/III
<i>Leptaleum filifolium</i>	18/II	<i>Astragalus filicaulis</i>	23/III
<i>Euclidium syriacum</i>	20/II	<i>Koelpinia linearis</i>	25/III
<i>Roemeria rhoediflora</i>	25/II	<i>Trigonella Noëana</i>	28/III
<i>Papaver pavoninum</i>	27/II	<i>Cryptospora falcata</i>	3/IV
<i>Echinosperrum echinophorum</i>	15/III	<i>Arnebia cornuta</i>	15/IV

Коровин высказывает правильное соображение, что осень мало благоприятна для прорастания эфемеров в северных провинциях и более благоприятна в Таджикистане и особенно в Туркмении. Как видно будет дальше, наши наблюдения над развитием растительности эфемеровой пустыни в Туркмении подтверждают это предположение.

Дальнейший рост и развитие эфемеров протекают очень быстро, что видно по данным наблюдений Якимовой в Катта-Кургане (табл. 1).

Ход вегетации эфемеров в Катта-Кургане

Таблица 1

Растения	Стадии развития				Продолжительность вегетации (в днях)
	Прорастание	Цветение	Начало плодоношения	Начало созревания	
<i>Poa bulbosa</i>	14/XII	20/IV	28/IV	10/V	ок. 150
<i>Carex pachystylis</i>	10/II	8/IV	18/IV	8/V	88
<i>Ranunculus orthoceras</i>	15/II	30/III	8/IV	25/IV	70
<i>Gagea reticulata</i>	18/II	10/III	18/IV	28/IV	71
<i>Euclidium syriacum</i>	20/II	28/IV	3/V	15/V	85
<i>Gagea ova</i>	20/II	15/III	20/IV	1/V	71
<i>Allium Tschulpia</i>	25/II	1/V	13/V	15/V	80
<i>Ranunculus linearilobus</i>	25/II	18/IV	3/V	3/VI	98
<i>Roemeria rhoediflora</i>	25/II	10/IV	5/V	15/IV	80
<i>Papaver pavoninum</i>	27/II	1/V	8/V	15/V	77
<i>Echinosperrum echinophorum</i>	15/III	28/IV	15/V	5/VI	81
<i>Leptaleum filifolium</i>	18/III	13/IV	25/IV	25/V	73
<i>Astragalus filicaulis</i>	23/III	15/IV	28/IV	28/V	63
<i>Koelpinia linearis</i>	25/III	25/IV	18/V	28/V	64
<i>Trigonella Noëana</i>	28/III	28/IV	3/V	3/VI	66
<i>Euphorbia turkesatnica</i>	1/IV	1/V	15/V	20/V	50
<i>Cryptospora falcata</i>	3/IV	23/IV	13/V	1/VI	59
<i>Arnebia cornuta</i>	15/IV	28/IV	4/V	15/VI	60

Некоторые дополнения к этим данным можно получить из наблюдений над производительностью пастбищ. Так, Амелин (1939) приводит схему смены фенотипов эфемеровой пастбищ для Нишана (Узбекистан, низовья р. Кашка-Дарья, 1935—1936 гг.):

Первая половина декабря — январь. Зимний аспект. Спорадическая вегетация эфемеров (главным образом осоки и особенно мятлика), иногда с заметным отрастанием их.

Первая половина февраля. Начало весны. Начало более или менее постоянной вегетации эфемеров, зазеленение пастбищ.

Вторая половина февраля. Цветение гусиного лука (*Gagea Olga*), полсе зазеленение пастбищ (издали видна яркая зелень).

Март. Середина весны. Цветение гусиного лука, колошение и цветение осоки, колошение мятлика.

Первая половина апреля. Вторая половина весны. Наибольшее развитие эфемеров.

Вторая половина апреля. Стебление катрана (*Cousinia Spiridonovii*), засыхание большей части эфемеров.

Первая половина мая. Конец весны — начало лета. Окончательное засыхание эфемеров.

Вторая половина мая. Начало лета. Цветение катрана.

Июнь. Начало обламывания и развевания эфемеров. Засыхание катрана.

Июль. Середина лета. Засыхание побегов *Acanthophyllum*, усиленный рост сеты (*Salsola carinata*).

Август. Вторая половина лета. Плодоношение сеты. Частичное обламывание стеблей катрана.

Сентябрь — первая половина октября. Конец лета. Постепенное засыхание *Ceratocarpus*.

Вторая половина октября. Засыхание сеты, обламывание ветром стеблей сеты и катрана.

Ноябрь — первая половина декабря. Отсутствие всякой вегетации. Частичное разложение растительных остатков.

Вторая половина декабря. Начало зимы. Появление вегетативных всходов мятлика, часто и осоки.

Всходы злаков эфемеров (однолетних) появляются обычно в декабре после осенних дождей, а также в течение всей зимы до первых чисел февраля. То же самое, вероятно, наблюдается и у других эфемеров (из двудольных однолетников). Полюнь же начинает вегетацию в начале февраля или даже с осени.

Самое раннее развитие свойственно эфемерам: *Gagea*, *Leptaleum*, *Meniocus*, *Holosteum*, а самое позднее — *Eremopyrum*, *Bromus*, *Astragalus*, *Trigonella*, *Aphanopleura*. Среднее положение занимают *Streptoloma*, *Euclidium*, *Hypocotum*, *Ceratocephalus*.

Так, по данным Амелина, цветение у первой группы эфемеров протекало (в Мубареке в 1936 г.) во второй половине марта, а у второй — в первой и второй половине апреля. Позже всех вегетируют *Eremopyrum*, *Arnebia*, *Boissiera*. Особое положение занимают солянки (*Salsola carinata*, *S. lanata*, *Halimocnemis villosa*, *Gamanthus gamocarpus*). Их всходы появляются в феврале — марте, цветение происходит с конца мая до середины июля, созревание плодов — с конца сентября до начала и середины октября. Выделяется *Salsola lanata*, которая засыхает только после заморозков.

В Нишане цветение и другие фенотипы некоторых эфемеров протекают на 5—10 дней раньше, чем в Мубареке. Амелин приводит (1939,

Температура в 1 час дня достигала на глубине 1 см + 11.5°; 2—3 см + 7°; 5 см + 2.5°; 10 см + 3.5°. Температура воздуха на солнце на высоте 5 см от поверхности почвы была + 11°, в тени + 3°.

Очень интересные данные были получены 29 ноября 1942 г. по зимнему развитию некоторых растений в Западном Копет-Даге, близ Каракала, в местности Алтыбай, в ущелье, где произрастает *Mandragora turcomanica*.

В вершине ущелья — заросль *Phragmites communis*, вокруг, по периферии пятна тростника, неширокой полосой (в несколько метров) развиты густые заросли ежевики, держи-дерева, вяза, граната. Под их покровом растет *Mandragora*. Она только еще начала появляться из-под слоя опавшей сухой листвы. Листья ее розетки этиолированы, сложены, еще не расправились. Температура почвы на глубине 3 см + 11°, на глубине 10 см + 9°.

К периферии ущелья заросли редкют. Ежевика, вяз, гранат быстро исчезают. Остается держи-дерево, добавляются *Ephedra equisetina* f. *glauca*, *Rubus*. Склон мягкий. Почва покрыта сплошным зеленым ковром из мятлика и костера однолетнего, т. е. злаков эфемерного типа. Здесь *Mandragora* более развита. Листья расправились и образовали розетку диаметром 32 см; температура почвы здесь выше, чем в предыдущем местопребитании: на глубине 3 см было + 18.5°, на глубине 10 см + 11°. Склон западный.

Еще выше, по южному мягкому склону, среди зарослей держи-дерева найден еще 1 экземпляр *Mandragora*, также с развитой розеткой. Здесь температура почвы на глубине 3 см равнялась + 20°, на глубине 10 см + 11°.

Таковы немногие данные наблюдений над зимним развитием растений. Более подробные наблюдения над развитием эфемеров растительности были поставлены весной 1943 г. на лёссовых холмах близ Ашхабада, где в плакорных условиях была заложена для этого соответствующая площадка размером 25 м².

Наблюдения были начаты 30 марта 1943 г., когда зеленый ковер растительности сменился желтым от массового цветения гусяного лука (*Gagea Olga*). Это было заметно издали: даже из Ашхабада был виден этот ярко-желтый цвет холмов.

Но это не первое растение, зацветающее весной на холмах. Немного раньше цветет *Merendera robusta*. На выделенных площадках велись наблюдения над ходом вегетации растений, урожаем массы, изменением процента содержания воды по отношению к сухой массе отдельных видов, над температурой и влажностью почвы. Все эти данные для удобства обозрения сведены в таблицы 4, 5, 6, 7.

Для обозначения приняты условные значки, рекомендуемые Алексеевым (табл. 4).

Из таблицы видно, что далеко не все растения эфемерного покрова дружно и сразу развиваются. В составе их мы находим и такие, которые за весенний период не доходят до стадии цветения (*Salsola sclerantha*) или в середине мая едва начинают цвести (*Diarrhodon vesiculosus*); многие начинают цветение поздно, но период цветения их очень краток, и они быстро проходят цикл своего развития (*Bromus tectorum*, *Papaver pavoninum*, *Gentiana Olivieri*, *Agropyrum squarrosus*, *Ziziphora tenuior*).

Резко отличны от них такие растения, как, например, *Merendera robusta*, *Gagea Olga*. Они зацветают раньше других, и весь цикл развития их проходит всего в какие-нибудь 10 дней или и того менее.

Таблица 4

Динамичность смены аспектов растительного покрова эфемеровой пустыни (лёссовые холмы близ Ашхабада)

Растения	Сроки наблюдений												
	30/III	5/IV	7/IV	9/IV	12/IV	15/IV	20/IV	23/IV	26/IV	30/IV	3/V	6/V	9/V
<i>Merendera robusta</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Gagea Olga</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Leptaleum filifolium</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Carex pachystylis</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Poa bulbosa</i> v. <i>vivipara</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Poa bulbosa</i> v. <i>florida</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Ranunculus Sewerzoi</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Astragalus filicaulis</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Ixiolirion tataricum</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Papaver pavoninum</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Allium rubellum</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Bromus tectorum</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Koeleria linearis</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Lallemantia Royleana</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Ziziphora tenuior</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Agropyrum squarrosus</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Gentiana Olivieri</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Onobrychis pulchella</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Arnebia orientalis</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Malcolmia africana</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Allium scabriscapum</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Diarrhodon vesiculosus</i>	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●

○ растение в полном цвету;
● растение дает основной аспект;
● начало аспекта;
● конец аспекта;

○ растение зацветает;
● растение отцветает;
● растение отцвело;

○ растение в полном цвету;
● растение дает основной аспект;
● начало аспекта;
● конец аспекта;

○ растение в полном цвету;
● растение дает основной аспект;
● начало аспекта;
● конец аспекта;

Из табл. 4 ясно видна и смена аспектов и их динамичность. Динамичность смены аспектов — отличительная черта растительности эфемерово-пустыни.

Интересные цифры получены по учету травяной массы (1943 г.). У подавляющего большинства растений уже весной ясно видно быстрое падение содержания воды (*Alyssum desertorum*, *Carex pachystylis*, *Gagea Olgae*, *Leptaleum filifolium*, *Poa bulbosa*). В то же время у многих других растений содержание воды остается высоким (*Allium rubellum*, *Astragalus filicaulis*, *Echinospertum echinophorum*, *Salsola sclerantha*). Но цифры общего содержания воды, как абсолютного, так и относительного, быстро снижаются, особенно резко в начале мая. Быстрый темп развития растительности виден и в этих цифрах, так как с ними связано состояние растений (табл. 5).

Таблица 5

Травяная масса на площади 1 м² и содержание воды в ней

Растения	6/IV, квадрат № 1				25/IV, квадрат № 2				4/V, квадрат № 3			
	Сырой вес (в г)	Абсолютно сухой вес (в г)	Вес воды (в г)	Количество воды (в %)	Сырой вес (в г)	Абсолютно сухой вес (в г)	Вес воды (в г)	Количество воды (в %)	Сырой вес (в г)	Абсолютно сухой вес (в г)	Вес воды (в г)	Количество воды (в %)
<i>Allium rubellum</i>	0.50	0.02	0.48	96.0	3.0	0.4	2.6	86.6	3.40	0.70	2.70	79.4
<i>Alyssum desertorum</i>	4.15	1.00	3.15	75.9	1.8	0.8	1.0	55.5	0.10	0.08	0.02	20.0
<i>Astragalus filicaulis</i>	0.35	0.08	0.27	77.1	—	—	—	—	1.70	0.40	1.30	76.4
<i>Carex pachystylis</i>	31.50	12.00	19.50	61.2	41.8	17.0	24.8	59.4	19.10	13.70	5.40	28.2
<i>Echinospertum echinophorum</i>	0.10	0.03	0.07	70.0	4.7	0.9	3.8	80.3	11.40	2.20	9.20	80.7
<i>Gagea Olgae</i>	32.40	8.70	23.70	73.1	16.3	4.3	12.0	73.6	1.80	1.5	0.22	13.2
<i>Koelpinia linearis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0.28	0.09	0.19	68.0
<i>Leptaleum filifolium</i>	14.10	2.70	11.40	80.8	34.7	10.0	24.7	71.7	16.70	8.30	8.40	50.3
<i>Poa bulbosa</i>	38.30	13.00	25.30	66.0	83.5	32.2	51.3	61.4	36.30	21.10	15.20	41.9
<i>Salsola sclerantha</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1.17	0.17	1.00	85.4
Р всего	121.4	37.53	83.87	—	185.8	65.6	120.2	—	91.95	48.32	43.63	—
Средний %	—	—	—	75.0	—	—	—	69.7	—	—	—	54.3

Температура почвы с течением времени тоже быстро возрастает, захватывая все более и более глубокие горизонты, что видно из цифр, приведенных в табл. 6.

В Голодной степи температура почвы в весеннее время не достигает такой высоты, как на лёссовых холмах в предгорьях Копет-Дага, близ Ашхабада, что видно из табл. 7, по данным Советкиной (по Коровину, 1934).

Наблюдения показали, что абсолютная влажность почвы, определяемая до глубины 20 см, находится все время на пределе использования почвенной влаги растением. Она близка к двойной максимальной гигроскопичности, которую для этих почв можно принять в пределах 3—4.5. Это видно из табл. 8.

К периоду наименьшего содержания влаги в почве растения заканчивают свою вегетацию.

Таблица 6

Температура почвы и воздуха (в °C) на лёссовых холмах близ Ашхабада

Положение термометра	Сроки наблюдений									
	2/IV 15 час.	6/IV 16 час.	13/IV 16 час.	16/IV 16 ч. 30м.	20/IV 15 час.	26/IV 16 ч. 45м.	1/V 15 час.	2/V 15 час.	6/V 15 час.	6/V сев.-зап. склон, 17ч.
На поверхности почвы в тени	24.0	29.0	31.0	15.0	37.0	30.0	43.0	41.0	41.0	39.0
То же на солнце	28.5	31.0	38.0	17.0	41.5	32.5	49.0	52.0	54.5	40.0
На глубине (в см) 1—2	25.0	30.0	36.0	16.0	39.0	37.0	54.5	49.5	53.0	41.0
3	—	—	31.0	17.5	35.0	27.5	37.0	34.5	38.5	30.0
5	21.0	26.0	28.0	18.0	33.0	26.0	35.0	32.5	36.0	28.5
7—8	18.0	25.0	27.5	18.0	31.5	25.0	33.5	31.5	32.5	27.0
10	16.0	23.0	27.0	18.0	29.0	24.0	31.0	28.0	32.5	26.0
15	14.0	19.0	21.0	17.0	26.0	22.5	27.0	26.0	30.0	24.0
20	11.0	16.0	20.0	16.0	22.5	21.0	24.5	24.0	27.5	22.0
Над почвой на высоте 5 см, в тени	20.0	26.0	29.0	—	31.0	24.0	—	28.0	—	—
То же на солнце	21.5	28.0	30.0	13.0	33.0	25.0	—	30.0	—	36.0

Примечание. 16/IV было облачно, иногда выпадал дождь; в ночь с 19 на 20/IV был сильный дождь, как и с 30/IV на 1/V (дул сев.-зап. ветер, прерывистая облачность); 15/V — легкая облачность.

Таблица 7

Температура почвы (в °C) под эфемеровой растительностью в Голодной степи

Положение термометра	Сроки наблюдений													
	20/IV	22/IV	24/IV	26/IV	28/IV	30/IV	2/V	4/V	6/V	8/V	10/V	12/V	14/V	16/V
На поверхности	26	31	30	26	18	35	35	30	37	42	43	39	38	50
На глубине 5 см	20	28	22	28	25	30	31	27	29	34	36	30	31	40
» » 10 »	19	21	20	19	19	23	24	22	22	25	27	25	25	29

Таблица 8

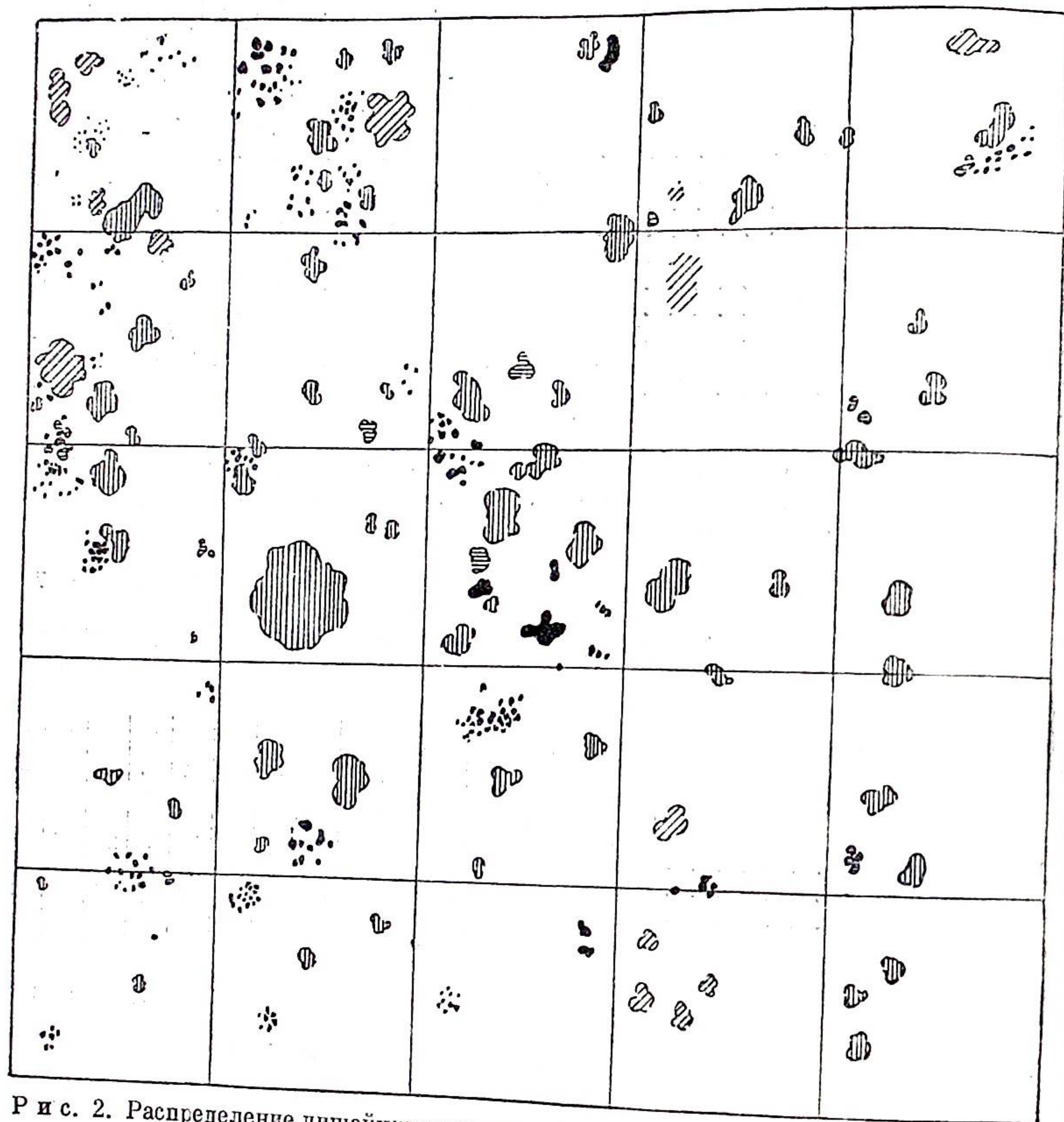
Абсолютная влажность почвы в % к абсолютно сухому весу на лёссовых холмах близ Ашхабада

Глубина разреза почвы (в см)	Сроки наблюдений						
	16/IV	20/IV	26/IV	1/V	2/V	6/V	6/V (сев.-зап. склон)
0—1	18.66	1.00	0.92	1.08	1.30	0.92	0.70
2—3	14.18	4.09	4.07	2.65	2.09	1.38	3.02
4—5	13.68	5.39	5.00	3.07	3.51	2.51	3.34
10—11	6.32	5.17	5.54	4.47	4.53	3.88	3.79
15—16	7.43	7.89	6.27	4.88	4.52	4.86	4.50
20—21	8.20	7.65	6.89	4.94	5.33	4.71	3.01

Примечание. 20/IV вечером и ночью с 20 на 21/V был дождь; дождь шел в ночь с 30/IV на 1/V.

На почве сильно развит лишайниковый покров из почвенных лишайников. Они в некоторых случаях покрывают более 50% поверхности почвы (рис. 2).

Итак, весной процесс развития растений эфемеровой пустыни идет настолько быстро, что аспекты из цветущих растений различных видов следуют один за другим день за днем. Одни цветущие растения, как



Р и с. 2. Распределение лишайников на поверхности почвы. Холмы близ г. Ашхабада

кратковременные вспышки разного цвета огней, сменяются другими в течение немногих дней. За 45 весенних дней в эфемеровой пустыне на холмах предгорий Копет-Дага близ Ашхабада (Кеши) 9 видов растений своим тесно следующим одно за другим цветением слагают сменяющие друг друга аспекты.

Эфемеровая пустыня на холмах предгорий Копет-Дага близ Ашхабада изменяет свой облик изо дня в день. Если внимательно взглянуть в таблицу феноспектров, составленную нами, то можно видеть, что через каждые 2 дня происходят изменения, которые необходимо отмечать в спектре. Здесь с полным правом можно сказать, что «вчера не похоже на сегодня».

Такова динамичность развития растительного покрова, состоящая из особенностей ритма входящих в состав эфемеровой пустыни видов растений, которые с экологической стороны должны быть подразделены на несколько групп жизненных форм, но все объединяются особенностью ритма, быстротой прохождения стадий развития весной и скороспелостью.

Отличительной чертой эфемеровой пустыни южных пределов ее распространения надо считать сильное проявление зимней вегетации, когда, например, холмы близ Ашхабада покрыты сплошным зеленым ковром и нередко можно найти цветущие экземпляры растений того или иного вида. Это факт первостепенного значения.

Такая быстрая смена аспектов не свойственна другим типам растительного покрова пустынь Средней Азии и Казахстана. Не свойственна она и степям Евразии, где нет столь резко выраженного летнего перерыва вегетации, как и проявления ее в зимнее время. Это можно видеть из сравнения с ходом вегетации в степи заповедника Чапли (Украина).

Наблюдения за ходом вегетации в самых южных пределах степной зоны этого заповедника дают основание выделить до 6—7 фаз фенологических смен (Шалыт, 1930):

1) осенняя фаза, когда наблюдается позеленение от проростков озимых однолетников (*Veronica verna*, *Myosotis arenaria*, *Ranunculus oxyspermus* и др.) и от появления новых зеленых листьев в дерновинах ковыля и мятлика (*Poa bulbosa*). Затем все покрывается снегом;

2) фаза ранней весны (март и первая половина апреля) с цветением видов гусиного лука, однолетников-эфемеров (*Erophila verna*, *Veronica verna*, *Androsace elongata*, *Myosotis arenaria*, *Cerastium ucrainicum* и др.);

3) фаза весенняя (вторая половина апреля), когда зацветают тюльпаны и ирисы, выбрасывает метелку *Poa bulbosa* и цветет *Carex uralensis*;

4) фаза раннелетняя (май и первая половина июня), когда цветут перистые ковыли и типчак и зацветают некоторые двудольные (будяк, коровяк). В конце мая и начале июня дерновинные злаки отцветают, начинают желтеть, а многие двудольные расцветают;

5) среднелетняя фаза (вторая половина июня и первая половина июля) отличается угасанием жизни в степи, когда продолжают вегетировать и цветут лишь немногие двудольные растения. Степь желтеет, выгорает;

6) в позднелетнюю фазу цветет тырса (*Stipa capillata*) и некоторые поздноцветущие двудольные (полынь, астра), а также отдельные виды лука.

Таким образом, в весенние фазы развития растительная масса складывается из мятлика (*Poa bulbosa*), отчасти из осоки (*Carex uralensis*); некоторое значение начинает приобретать типчак. Полного перерыва вегетации летом нет. Следует отметить, что *Carex uralensis* генетически и биоморфологически тесно связана с *Carex pachystylis* (Культиасов, 1946, стр. 209). Южные степи поздней осенью зеленеют от проростков однолетников и появления новых листьев у дерновинных злаков.

В северных степях наблюдается иная картина. Для Стрелецкой степи под Курском Алехин (1910 и 1934) отмечает предвесеннюю фазу, когда вегетация в степи еще не началась; степь выходит из-под снега, покрытая остатками прошлогодней травы. Лишь в конце апреля или начале мая зацветают горичвет-адонис, гиацинт, осока жесткая, прострел. И только в мае степь зеленеет, зацветают ирисы, белая ветреница, а в конце мая и первых числах июня цветут незабудки, лютик, некоторые злаки, выбрасывает перистые ости ковыль Иоанна. Появление все новых и новых растений

в аспекте продолжается вплоть до самой осени. Летний перерыв вегетации в северных степях не выражен, наблюдается только зимний.

Таким образом, на юге в степном типе растительности мы видим признаки эфемеровой пустыни: многие эфемеры и эфемероиды цветут и заканчивают вегетацию ранней весной; в южных степях еще ясно выражено начало вегетации осенью, еще можно выделить, хотя и неполный, летний перерыв вегетации. В южных пределах эфемеровой пустыни растительный покров начинает вегетацию осенью, продолжает ее всю зиму и вступает при общем подъеме ее в весну. Эти сравнения дают нам возможность сделать ряд определенных выводов.

Южные степи типа степей заповедника Чапли представляют сильно обедненный тип коебельных степей, особый по своему ритму, с рядом типичных полупустынных растений (ромашник, кермеки, полыни) и растений-эфемеров. Наличие солонцовых пятен, разреженность покрова, появление полукустарничков (ромашник, полынь) роднят эти южные ксерофитные степи со степями того же типа — крымскими, северокавказско-донскими, заволжскими и степями, простирающимися далее на восток, через Западную Сибирь, до верхнего течения Иртыша. Это особый тип в зоне степей, а потому Лавренко (1940) с полным основанием выделяет их в особый подтип опустыненных степей, в подзону полынно-типчаково-кочебельных степей на каштановых и отчасти на светлокаштановых почвах.

Далее к югу протягивается полоса полупустынь, для которых, как известно, характерно распространение в плакорных (нормальных, эдафически средних) условиях полукустарничков эуксерофитов (Прозоровский, 1940). Но не надо забывать, что здесь же одновременно получают все большее и большее выражение различные виды эфемеров и эфемероидов. Это отмечается и Прозоровским в только что упомянутой работе.

Основываясь на своих наблюдениях во время работ в Юго-Западной Туркмении и на исследованиях других авторов, Прозоровский отмечает исчезновение полукустарничков из состава эфемеро-полынных пустынь, именно исчезновение полыни. В районе Ашхабада, в аналогичных условиях, говорит Прозоровский, исключительное господство имеют осоково-эфемеровая растительность (у Ашхабада) и эфемеровые группировки с господством *Eremopyrum orientale* (на Зерике). Он пишет (1940): «Сопоставляя указанные факты с ничтожной ролью полукустарничков на той же широте с восточной стороны Копет-Дага, у подножья Бадхыза и Карабилий, получаем картину зонального распространения эфемеровых и эфемероидовых ассоциаций, сменяющих около 38° с. ш. полукустарничковые пустынные группировки».

Но в дальнейшем Прозоровский, отступая от логики фактов и вступая с ними в противоречие, говорит, что «все указанные моменты заставляют выделять наиболее южные районы Советской Средней Азии из пустынной области. Зональным типом здесь, очевидно, следует считать ассоциации эфемероидов (*Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*)». И далее: «... отнесение этих ассоциаций к пустынным (как это делает Е. П. Коровин) невозможно, исходя из изложенных выше соображений (иная, чем в пустынях, жизненная форма доминантных растений), тем более что по ряду данных, характерных для них растений, эфемероиды *Poa bulbosa* и *Carex pachystylis* являются типичными мезофитами, в отличие от бореальных луговых растений, имеющих период покоя не в холодное, а в жаркое (и сухое) время года».

Следуя классификационным принципам А. П. Шенникова, эти ассоциации надо отнести к эфемероидным лугам. Таким образом, в пределах

СССР пустынная область около 38° с. ш. сменяется областью эфемероидных лугов или эфемеровой... Эфемероидовые луга появляются в зоне южных пустынь, где они встречаются отдельными участками на лёссовых шлейфах среднеазиатских горных стран и достигают широкого развития в эфемеровой области, являясь ее зональным типом» (Прозоровский, 1940).

Надо сказать, что эфемеровые пустыни без полыни занимают большие пространства на лёссах в подгорных равнинах Западного Тянь-Шаня и Памиро-Алая.

Коровин (1934в) высказывал соображения также в пользу отнесения эфемерового покрова к своеобразным «эфемерным лугам».

«Луговой характер эфемерного покрова, — говорит Коровин, — характеризуется в задерненности почвы, густом травостое, наконец, в построении и положении дерновин мятлика».

Кроме того, основным растением в покрове является представитель влаголюбивого рода осок (*Carex*).

Влажные условия существования кладут печать на характер растений, повторяющих особенности луговых трав-мезофитов: мягкие травянистые побеги, тонкие листовые пластинки листьев, остающиеся долго на растениях живыми, и др. Вынутые из почвы растения быстро увядают, что говорит за легкую отдачу ими влаги в воздух.

По определению Культиасова, эфемерный покров испаряет в конце апреля третью часть всей испаряющейся поверхностью влаги.

Все это говорит за то, что эфемерная растительность является луговой; это — своеобразный тип эфемерного луга, развитие которого имеет свои предпосылки в пустынном климате Средней Азии.

Понятие «луг» — одновременно понятие теоретическое и хозяйственное. Говоря о луге, мы не можем не вспомнить ряд его особенностей, с которыми связано представление о практических сторонах данного кормового угодья и именно о густом покрове, о мягких по консистенции травах, об обильном содержании в растениях влаги и т. д.

Всеми этими чертами обладает эфемерный покров в весеннюю фазу развития».

Таким образом, Коровин один из первых высказал мысль об отнесении оригинальной растительности типа эфемеровой пустыни к луговому. Впрочем, в приложенной к монографии «Растительность Средней Азии и Южного Казахстана» (1934в) карте растительности Коровин выделяет «формацию эфемеров» в типе пустынь, рассматривая ее как зональное явление.

В том же сборнике (1934а), где помещена цитируемая статья Коровина, напечатана статья Радкевич (1934), в которой автор дает характеристику некоторых эфемеров пустынь Кара-Кума, имеющих много общего с эфемерами нашей эфемеровой пустыни. Радкевич не склонна без оговорок относить эфемеры к мезофитам, отмечая в них ряд интереснейших приспособлений структурного и биохимического порядка, позволяющих им существовать в ксеро-мезофильных условиях. Эфемеры обладают признаками ксеро-мезофитов. Благодаря содержанию масла в паренхиме центрального цилиндра корневища осока (*Carex physodes*) может выдерживать пребывание в сухом песке, нагретом до 50°. Отложение жирных и дубильных веществ способствует удержанию влаги и вегетации в сухих условиях.

Радкевич отмечает, что наряду с мезофитными признаками эфемеров следует отметить «признаки ксерического характера, обеспечивающие существование вида в мае в условиях уже сухой атмосферы и высокой

температуры. К таким признакам относятся: опущение, накопление дубильных веществ, образование кристаллов и жирных масел и частичная склерофикация, что характерно для растений, входящих в состав эфемеровой пустыни. Аналогичные данные находим в работах Янишевского (1937).

Попытка Прозоровского (1940) применить к полупустынной и пустынной растительности принципы определения и классификации лугов с разделением типа последних на два подтипа — холодопокоящихся и жаропокоящихся, или эфемероидных лугов, неубедительна для использования ее с классификационными целями. К холодопокоящимся лугам Прозоровский относит своеобразные чиевые (с *Lasiagrostis splendens*) и волоснецовые (с *Aneurolepidium angustum*) «луга». Эти «луга» в своем составе «могут» даже иметь *Stipa capillata*, *Atriplex cana*, *Artemisia maritima*. Выделяется галофитный вариант лугов. Все это говорит о неосновательности такой классификации и неправильности отнесения этих своеобразных ассоциаций к луговому типу.

Можно лишь отметить, что наличие *Artemisia maritima* и полукустарников вообще в составе растительности «холодопокоящихся лугов» не смущает авторов, тогда как сочетание полукустарниковой полыни с эфемеровой растительностью заставляет их отнести этот случай в рубрику пустынного типа, а та же самая эфемеровая растительность, но без полукустарниковой полыни, должна быть отнесена к типу лугов. Такая классификация явно страдает непоследовательностью и не может быть признана удовлетворительной даже на уровне и в соответствии с теми фактическими данными, какие мы имеем на сегодня в отношении эфемеровой растительности.

Приведенные выше фактические данные и сопоставления позволяют прийти к заключению, что эфемеровая растительность должна рассматриваться как пустынный зональный тип, развивающийся на лёссовидных суглинках в плакорных условиях подгорных равнин Средней Азии и Казахстана, т. е. зонально эфемеровая пустыня к югу сменяет полупустынный тип.

Генетически основа флористического элемента эфемеровой пустыни связана с мезофильными корнями бореальной флоры Голарктики (Культиасов, 1946).

Эфемеровая пустыня заходит в своем распространении в Афганистан и Закавказье. Но дальше к югу, где уже сильнее сказывается этезиальный климат средиземноморского типа, эфемеровая пустыня не идет. В южных пределах ее распространения, в предгорьях Копет-Дага, сказывается влияние этезиального климата в ясно выраженной зимней вегетации растений эфемеровой пустыни, когда идут дожди и зима еще достаточно тепла для жизненных процессов растений. Наши наблюдения над температурой убедительно говорят об этом.

Вопросы ботанико-географической оценки эфемеровой пустыни и признание ее за пустынный зональный тип влекут за собой и ставят на решение новые задачи и, в первую очередь, вопрос о том, что считать характерным для зонального пустынного типа растительности. Следуя ряду авторов, Прозоровский (1940) характеризует пустынную область распространением в плакорных условиях ассоциаций полукустарниковых эуксерофитов. Таким образом, травянистая растительность выпадает из характеристики. Едва ли это можно считать последовательным, когда степи характеризуются распространением ассоциаций с преобладанием дерновинных злаков. Прозоровский (1940) цитирует работы Келлера (1907,

1920), в которых указывается, что «в ряде постепенных переходов от полупустынного типа растительности к пустынному мы условились... считать последний начиная с тех ассоциаций, в составе которых ... злаки степного характера играют лишь небольшую роль и на первый план выступают сухолюбивые полукустарники». Это определение в отношении травянистой растительности использует лишь негативный признак. Какая же травянистая растительность может и должна являться основой при определении пустынного типа?

Ответ может быть только один: эфемеровая. Это фактически так и есть. И потому искусственное разделение пустынного типа на луговой (т. е. эфемеровый без полукустарников) и на пустынный (когда полукустарники сочетаются с травянистой эфемеровой растительностью) не может считаться правильным и последовательным.

Эфемеровый тип должен считаться нормальным зональным пустынным типом растительности, так же как сероземы являются нормальным типом пустынного почвообразования. С ботанико-географической стороны его характеризуют, помимо флористического состава, и все те признаки, о которых говорилось выше: ритм, динамичность аспектов, состав жизненных форм, ход вегетации и др.

То, что называют песчаной, солончаковой и каменистой пустыней, представляет собой аazonальные типы растительности пустынной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е х и н В. В. Очерки растительности и ее последовательной смены на участке «Стрелецкая степь» под Курском.— Тр. СПб. об-ва естествоисп., 1909, т. XI, вып. 1 (отд. бот.).
- А л е х и н В. В. Казахская степь Курского уезда в связи с окружающей растительностью.— Тр. СПб. об-ва естествоисп., 1910, т. XLI, вып. 3 (отд. бот.).
- А л е х и н В. В. Центрально-черноземные степи, 1934.
- А м е л и н И. С. Производительность в связи с фенологией некоторых типов каракулеводческих пастбищ.— Сб. «Освоение пустынь, полупустынь и высокогорий», М., 1939.
- Д и м о Н. А. Роль и значение термитов в жизни почв и грунтов Туркестана.— Почв. экспедиция в басс. рек Сыр-Дарьи и Аму-Дарьи, 1916, вып. 2.
- К е л л е р Б. А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Очерки экологические и фитоценологические. Введение. Общая часть.— Тр. Гос. солонч.-мелиор. ин-та. Воронеж, 1923, т. I, вып. 1.
- К о р о в и н Е. П. Экологические типы пустынь Средней Азии и Казахстана в перспективах их хозяйственного освоения.— Сб. «Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана», 1934а.
- К о р о в и н Е. П. Эфемерная растительность как производительная сила пустынь Средней Азии.— Там же, 1934б.
- К о р о в и н Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана.— Там же, 1934 в.
- К у л ь т и а с о в М. В. Материалы по изучению испарения и корневой системы сообщества весенних эфемеров.— Бюлл. Ср.-Аз. гос. ун-та, 1925, № 10.
- К у л ь т и а с о в М. В. Вертикальные растительные зоны в Западном Тянь-Шане.— Бюлл. Ср.-Аз. гос. ун-та, 1927, № 14, 15.
- К у л ь т и а с о в М. В. Этюды по формированию растительного покрова жарких пустынь и степей Средней Азии.— Мат. по истории флоры и растительности СССР, изд. АН СССР, 1946, т. II.
- Л а в р е н к о Е. М. Степи СССР.— «Растительность СССР», 1940, т. II.
- П р о з о р о в с к и й А. В. Полупустыни и пустыни СССР.— «Растительность СССР», 1940, т. II.
- П р о з о р о в с к и й А. В. Геоботанический очерк юго-западной Туркмении, 1941.
- Р а д к е в и ч О. Н. Материалы по анатомии псаммофитов пустыни Кара-Кума.— Сб. «Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана», 1934.
- С о в е т к и н а М. М. Материалы к оценке производительности эфемерового покрова Средней Азии.— Там же, 1934.

- С п и р и д о н о в М. Д. Голодная степь Самаркандской области.— Тр. Гл. бот. сада, 1921, т. XXXV.
- С п р ы г и н И. И. и П о п о в М. Г. Ботанико-географические исследования в Туркестане.— Почвен. экспед. в басс. рек Сыр-Дарьи и Аму-Дарьи, изд. мин. землед. (Отд. зем. улучшений), М., 1915, вып. 1.
- Ш а л ы т М. С. Геоботанический очерк Гос. степн. заповедника Чапли, б. Аскании-Нова.— Бюлл. фитотехн. станции Степн. ин-та Чапли, 1930, т. I.
- Я н и ш е в с к и й Д. Е. К характеристике осок засушливых областей Союза ССР.— Сов. ботаника, 1937, № 4.

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТЕРРИТОРИИ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА АКАДЕМИИ НАУК СССР

М. А. ЕВТЮХОВА

ОБЩИЕ ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ТЕРРИТОРИИ

Территория Главного ботанического сада находится в Останкине, в северной части г. Москвы. На юго-востоке она граничит с Всесоюзной сельскохозяйственной выставкой, на юге — с парком культуры и отдыха им. Дзержинского, на севере — с Окружной ж. д., на западе — с Октябрьской ж. д., на востоке — с землями колхоза Леоново.

В восточной части территории протекает р. Яуза. Ее приток р. Лихоборка прорезывает северо-восточную часть Сада, другой приток — р. Каменка — проходит по его южной границе.

Территория Сада по рельефу и другим природным условиям разделяется на три части: западную, центральную и восточную. Западная часть представляет собой водораздельное плато, сложенное красно-бурыми валунными суглинками среднего механического состава. Плато имеет хорошо выраженный микрорельеф. Преобладающие почвы — сильноподзолистые; по замкнутым понижениям и в местах с затруднительным стоком — подзолисто-глееватые и подзолисто-глеевые.

Центральная часть лежит на восточном склоне плато, спускающегося к древней песчаной террасе. Ближе к Окружной ж. д., в северной части территории Сада, склон покатый, в южной — пологий. Склон прорезан тремя неглубокими, хорошо задернованными и облесенными лощинами. Как и плато, центральная часть территории Сада сложена валунными суглинками, но с поверхности они покрыты более легким пылеватым суглинистым наносом в 25—30 см мощностью.

Застоя поверхностных дождевых вод здесь почти не наблюдается.

Почвы центральной части — среднеподзолистые и лишь в немногих местах — по тальвегам и верховьям лощин — подзолисто-глееватые. По сравнению с почвами западной части Сада они имеют большее содержание гумуса, меньшую кислотность и вследствие этого обладают лучшими лесорастительными свойствами.

Восточная часть Сада по рельефу более разнообразна. Она лежит на древней песчаной террасе, глубоко прорезанной долинами Яузы и Лихоборки и низовьями впадающих в последнюю лощин.

Терраса сложена средне- и мелкозернистыми песками, на которых лежит неглубокий покров супеси (30—50 см).

Почвы преобладают слабо- и скрытоподзолистые супесчаные; в устьях лощин и по самому берегу Лихоборки — подзолисто-глееватые, подзо-

Помимо использования под вырубку, пастьбу скота и покосы, Голыцинская роща служила местом для гуляний, сбора орехов, ягод и грибов. Никаких сведений о посадках в роще деревьев не имеется.

ФЛОРА ТЕРРИТОРИИ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Флора территории Сада насчитывает 485 видов, относящихся к 69 семействам. Наиболее богаты видами следующие семейства: Compositae — 51 вид, Gramineae — 49, Rosaceae — 40 видов.

Во флоре территории можно выделить 4 группы: дикie растения Московской области, одичавшие культурные растения (яблоня, груша, красная смородина), заносные растения (*Galinsoga* и др.), растения посаженные (посадки тополей, лиственницы).

Первая группа наиболее многочисленна — в нее входят 460 видов, во вторую — 10, в третью — 5, в четвертую — 10.

Флора территории сохранила много лесных элементов и, что особенно интересно, целый комплекс дубравных видов. Преобладающая древесная порода здесь дуб, отдельные экземпляры которого достигают возраста свыше 200 лет. В небольшом количестве дубу сопутствуют другие широколиственные породы: липа, клен, два вида вяза. Под пологом дуба всюду встречается орешник, очень обычна дикая яблоня, а в травяном покрове много типичных дубравных растений. К числу их принадлежат:

<i>Aegopodium podagraria</i> L.	<i>Ficaria verna</i> Huds.
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.
<i>Asarum europaeum</i> L.	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.
<i>Brachypodium silvaticum</i> (Huds.) P. B.	<i>Mercurialis perennis</i> L.
<i>Bromus Benekeni</i> (Lge.) Trin.	<i>Milium effusum</i> L.
<i>Carex pilosa</i> Scop.	<i>Poa nemoralis</i> L.
<i>C. silvatica</i> Huds.	<i>Pulmonaria obscura</i> Dum.
<i>Corydalis Halleri</i> Willd.	<i>Ranunculus cassubicus</i> L.
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	<i>Stellaria holostea</i> L.
	<i>Viola mirabilis</i> L.

В Останкинской дубраве найден *Sanicula europaea* L. — характерное растение западноевропейских широколиственных лесов, встречающееся не часто в Московской области.

Дубравные растения господствуют на территории Сада. Лишь изредка встречаются ель и ее спутники. Из характерных растений елового леса отмечены: *Juniperus communis* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. Schmidt, *Oxalis acetosella* L., *Picea excelsa* Link, *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis idaea* L., *Veronica officinalis* L., и только в одном месте найдены *Pirola rotundifolia* L. и *Trientalis europaea* L.

Помимо лесных, во флоре территории много растений, обычных для суходольных лужаек. К ним относятся:

<i>Achillea millefolium</i> L.	<i>Festuca rubra</i> L.
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.
<i>Alchimilla hirsuticaulis</i> Lindb. fil.	<i>Lathyrus pratensis</i> L.
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.
<i>Briza media</i> L.	<i>Poa pratensis</i> L.
<i>Campanula glomerata</i> L.	<i>Ranunculus acer</i> L.
<i>Carum carvi</i> L.	<i>Vicia cracca</i> L.
<i>Centaurea jacea</i> L.	<i>Viscaria viscosa</i> (Scop.) Aschers.
<i>Cynosurus cristatus</i> L.	

Лесные и лугово-лесные растения преобладают во флоре территории. Их насчитывается больше 300 видов. Водных и болотных растений мало,

что обусловливается незначительностью водоемов. Помимо рек Лихоборки и Каменки в их нижнем течении и небольшого отрезка р. Яузы, на территории Сада, в северо-западном углу, находится несколько небольших старых карьеров. В 40-х годах прошлого столетия из них брали глину для кирпичного завода. Карьеры неглубокие. На них можно проследить все стадии заболачивания водоема: от чистого водного зеркала до сфагнового болота.

По Лихоборке очень обычны: *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., *Digraphis arundinacea* (L.) Trin., *Sparganium ramosum* Huds., *Scirpus lacustris* L.

Сорная флора территории представлена 82 видами, что составляет 17% всего числа видов. Из них 47 видов — сорняки полей и 35 — рудеральные и придорожные сорняки.

Полевые сорняки:

<i>Agropyrum repens</i> (L.) P. B.	<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill.
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	<i>Plantago intermedia</i> Gilib.
<i>Barbarea arcuata</i> Rehb.	<i>P. major</i> L.
<i>Brassica campestris</i> L.	<i>Polygonum convolvulus</i> L.
<i>Bromus arvensis</i> L.	<i>P. persicaria</i> L.
<i>Capsella bursa pastoris</i> (L.) Medic.	<i>P. tomentosum</i> Schrank
<i>Cerastium caespitosum</i> Gilib.	<i>Raphanus raphanistrum</i> L.
<i>Chenopodium album</i> L.	<i>R. sativus</i> L.
<i>Ch. glaucum</i> L.	<i>Rumex acetosella</i> L.
<i>Ch. polyspermum</i> L.	<i>Senecio vulgaris</i> L.
<i>Ch. rubrum</i> L.	<i>Sinapis arvensis</i> L.
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	<i>Solanum nigrum</i> L.
<i>C. setosum</i> M. B.	<i>Sonchus arvensis</i> L.
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill
<i>Crepis tectorum</i> L.	<i>S. oleraceus</i> L.
<i>Echinochloa crus galli</i> (L.) Roem. et Schult.	<i>Setaria glauca</i> (L.) P. B.
<i>Equisetum arvense</i> L.	<i>S. viridis</i> (L.) P. B.
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Herit.	<i>Spergula sativa</i> Boenn.
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	<i>Spergularia rubra</i> (L.) Presl
<i>G. speciosa</i> Mill.	<i>Stachys palustris</i> (L.)
<i>G. tetralix</i> L.	<i>Stellaria media</i> L. Cyvill.
<i>Lamium purpureum</i> L.	<i>Thlaspi arvense</i> L.
<i>Lappula echinata</i> Gilib.	<i>Urtica urens</i> L.
<i>Matricaria inodora</i> L.	

Рудеральные и придорожные сорняки:

<i>Arcium tomentosum</i> Mill.	<i>Lactuca scariola</i> L.
<i>Artemisia absinthium</i> L.	<i>Leonurus villosus</i> Desf.
<i>A. campestris</i> L.	<i>Lepidium ruderae</i> L.
<i>A. vulgaris</i> L.	<i>Lolium perenne</i> L.
<i>Atriplex nitens</i> Schkuhr	<i>Matricaria discoidea</i> DC.
<i>A. patula</i> L.	<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke
<i>Berteroia incana</i> (L.) DC.	<i>Poa annua</i> L.
<i>Bromus mollis</i> L.	<i>Polygonum aviculare</i> L.
<i>Carduus crispus</i> L.	<i>P. neglectum</i> Bess.
<i>Chelidonium majus</i> L.	<i>Potentilla impolita</i> Whlbg.
<i>Cichorium intybus</i> L.	<i>P. intermedia</i> L.
<i>Cirsium lanceolatum</i> (L.) Scop.	<i>Ranunculus repens</i> L.
<i>Descurainia Sophia</i> (L.) Webb et Berth.	<i>Sagina procumbens</i> L.
<i>Erigeron acer</i> L.	<i>Silene latifolia</i> (Mill.) Rendle et Britt.
<i>E. canadensis</i> L.	<i>Sisymbrium officinale</i> (L.) Scop.
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	<i>Taraxacum officinale</i> Web.
<i>Euphorbia esula</i> L.	<i>Urtica dioica</i> L.
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	

Наиболее распространенные сорняки территории: *Chenopodium album* L., *Sonchus arvensis* L. и *Taraxacum officinale* Web.

На экспериментальном участке отдела флоры в 1947 г. были очень назойливы мятлик однолетний (*Poa annua* L.) и сеянцы осины. В первой половине лета появились в массе *Capsella bursa pastoris* (L.) Medic., к концу лета — *Senecio vulgaris* L. и *Solanum nigrum* L.

Самым тяжелым сорняком для возделываемых участков Сада может стать пырей *Agropyrum repens* (L.) P. B., встречающийся в настоящее время единично. Необходимо приложить все усилия к тому, чтобы не допустить его размножения.

Рудеральные сорняки встречаются преимущественно в северо-восточной, наиболее нарушенной части территории. Из них наиболее обычны: *Cirsium lanceolatum* (L.) Scop., *Arctium tomentosum* Mill., *Leonurus villosus* Desf.

Одичавших на территории растений всего 10 видов. Это в большинстве деревья и кустарники:

<i>Amelanchier rotundifolia</i> Dum.	<i>Malus domestica</i> Borkh.
<i>Bellis perennis</i> L.	<i>Pirus communis</i> L.
<i>Crataegus sanguinea</i> Pall.	<i>Prunus domestica</i> L.
<i>Dianthus barbatus</i> L.	<i>Ribes vulgare</i> Lam.
<i>Duchesnea indica</i> (Andrews) Focke	<i>Sambucus racemosa</i> L.

Одичавшая яблоня встречается преимущественно в восточной, более нарушенной части территории, в то время как дикая обычна для центральной, дубравной части.

Груша и слива найдены на месте прежнего жилья. Красная смородина нередко попадает под пологом леса; реже встречается боярышник.

Интересно нахождение *Duchesnea indica* (Andrews) Focke — индийской земляники родом из Индии и Китая. Встречается в одичалом состоянии на юге Европейской части СССР; в средней полосе найдена впервые. Возможно, что она культивировалась раньше в шереметевских теплицах, имевших в конце XVIII столетия большой набор декоративных растений (найдена Е. В. Юдинцевой в 1945 г. в центральной части территории, в редком дубняке).

Ranunculus bulbosus L., неизвестный в средней полосе Европейской области СССР нигде, кроме Останкина (в литературе указывался луг перед с. Останкиным), в 1946 г. найден В. Н. Ворошиловым и на территории Сада. Вероятно, это тоже одичавшее растение. Вряд ли можно рассматривать его местонахождение на описываемой территории как реликтовое. В качестве дикорастущего *Ranunculus bulbosus* встречается во всей Западной Европе, на западе и северо-западе Европейской части СССР, на Кавказе и в Иране. Довольно обычен он и как сорное. Вероятнее всего, что подобно *Duchesnea* он культивировался в шереметевском Останкине. На территории Сада найден в нескольких пунктах на светлых, хорошо задернованных лесных лужайках.

Заносных растений 5 видов. Два из них — *Lepidium latifolium* L. и *Salvia verticillata* L. — дикорастущие растения черноземной полосы. *Salvia verticillata* L. нередко встречается в Московской области по железнодорожным насыпям и в различных нарушенных местообитаниях. *Lepidium latifolium* L. найден на плотине Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева, т. е. недалеко от территории Сада. Остальные три вида — *Amaranthus albus* L., занесенный из Америки в 80-х годах прошлого столетия, злостный сорняк на юге СССР, продвинулся совсем недавно до Московской области; два вида *Galinsoga* — южноамериканские сорняки, единичные местонахождения которых в Московской области были из-

вестны с 90-х годов прошлого столетия. За последние годы *Galinsoga* сильно размножилась в Москве и ее окрестностях, но все же ее нельзя считать таким полноправным членом московской флоры, какими стали американские пришельцы *Erigeron canadensis* L., *Elodea canadensis* L. и *Matricaria discoidea* DC.

В посадках на территории встречается главным образом сосна, растущая здесь и в диком состоянии. Посадки сосны двух возрастов: около 60 и около 20 лет. В восточной части имеются посадки лиственницы — *Larix sibirica* Ledb. в возрасте около 20 лет. Вдоль некоторых дорог посажены американский клен, ясень, тополь, спирея.

Растения, имеющиеся в посадках на территории Сада к началу ее освоения, следующие:

<i>Acer negundo</i> L.	<i>Populus balsamifera</i> L.
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	<i>P. nigra</i> L.
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	<i>P. suaveolens</i> Fisch.
<i>Larix sibirica</i> Ledb.	<i>Spiraea chamaedryfolia</i> L.
<i>Populus albus</i> L.	<i>S. salicifolia</i> L.

Флору территории Сада можно считать достаточно богатой. 460 дикорастущих видов ее составляют больше одной трети всей московской флоры, которая насчитывает около 1200 дикорастущих видов.

Соседство останкинских садов и парка обогатило флору территории рядом одичавших растений, из которых два, как было уже упомянуто, неизвестны больше нигде во всей средней полосе Европейской части СССР (*Duchesnea indica* и *Ranunculus bulbosus*).

ОБЩИЙ СПИСОК ВИДОВ ТЕРРИТОРИИ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА Древесные и травянистые растения

Отдел Archegoniatae
Подотдел Pteridophyta
Класс Filicales
Сем. Polypodiaceae

<i>Athyrium filix femina</i> (L.) Roth	<i>Dryopteris Linnaeana</i> Christ.
<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	<i>D. phegopteris</i> (L.) Christ.
<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray	<i>D. spinulosa</i> (Müll.) O. Ktze.
<i>D. filix mas</i> (L.) Schott	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn

Сем. Ophioglossaceae

Botrychium multifidum (Gmel.) Rupr.

Класс Equisetales

Сем. Equisetaceae

Equisetum arvense L.
E. hiemale L.
E. palustre L.

Equisetum pratense Ehrh.
E. silvaticum L.

Класс Lycopodiales
Сем. Lycopodiaceae

Lycopodium clavatum L.

Отдел Embryophyta — Siphonogama
Подотдел Gymnospermae
Класс Coniferales
Сем. Pinaceae

* *Larix sibirica* Ledb.
Picea excelsa Link

Pinus silvestris L.

Сем. Cupressaceae

Juniperus communis L.

Подотдел Angiosperme
Класс Monocotyledoneae
Сем. Typhaceae

Typha latifolia L.

Сем. Sparganiaceae

Sparganium minimum Fr.
S. ramosum Huds.

Sparganium simplex Huds.

Сем. Potamogetonaceae

Potamogeton pusillus L.

Сем. Alismataceae

Alisma plantago L.

Sagittaria sagittifolia L.

Сем. Hydrocharitaceae

Hydrocharis morsus ranae L.

Сем. Gramineae

Agropyrum caninum (L.) P. B.

Deschampsia caespitosa (L.) P. B.

A. repens (L.) P. B.

Digraphis arundinacea (L.) Trin.

Agrostis canina L.

Echinochloa crus galli (L.) Roem. et

A. gigantea E. Mey.

Schult.

A. stolonifera L.

Festuca gigantea (L.) Vill.

A. stolonizans Bess.

F. ovina L.

A. tenuis Sibth.

F. pratensis Huds.

Alopecurus aequalis Sobol.

F. rubra L.

A. geniculatus L.

Glyceria fluitans (L.) R. Br.

A. pratensis L.

G. maxima (Hartm.) Holmb.

Anthoxanthum odoratum L.

G. plicata Fries.

Avena pubescens Huds.

Hierochloë odorata (L.) Wahlbg.

Brachypodium silvaticum (Huds.) P. B.

Lolium perenne L.

Briza media L.

Melica nutans L.

Bromus arvensis L.

Milium effusum L.

B. Benekeni (Lge.) Trin.

Nardus stricta L.

B. inermis Leyss.

Phleum pratense L.

B. mollis L.

Poa annua L.

Calamagrostis arundinacea (L.) Roth

P. compressa L.

C. epigeios (L.) Roth

P. nemoralis L.

C. lanceolata Roth

P. palustris L.

Catabrosa aquatica (L.) P. B.

P. pratensis L.

Cynosurus cristatus L.

P. remota Forseilles

Dactylis glomerata L.

P. trivialis L.

Setaria glauca (L.) P. B.

S. viridis (L.) P. B.

Сем. Cyperaceae

Carex acuta L.

Carex leporina L.

C. caespitosa L.

C. pallescens L.

C. canescens L.

C. pilosa Scop.

C. diandra Schrank

C. silvatica Huds.

C. digitata L.

C. spicata Huds.

C. ericetorum Poll.

C. vesicaria L.

C. flava L.

Heleocharis eupalustris Lindb. fil.

C. gracilis Curt.

Scirpus lacustris L.

C. hirta L.

S. radicans Schkuhr

C. inflata Huds.

S. silvaticus L.

Сем. Araceae

Calla palustris L.

Сем. Lemnaceae

Lemna minor L.

L. trisulca L.

Spirodella polyrrhiza (L.) Schleid.

Сем. Juncaceae

Juncus alpinus Vill.

Juncus lamprocarpus Ehrh.

J. bufonius L.

J. tenuis Willd.

J. compressus Jacq.

Luzula campestris (L.) DC.

J. effusus L.

L. pallescens (Wahlbg.) Bess.

J. filiformis L.

L. pilosa (L.) Willd.

Сем. Liliaceae

Allium oleraceum L.

Majanthemum bifolium (L.) F. Schmidt

Convallaria majalis L.

Paris quadrifolia L.

Gagea minima (L.) K-Gawl.

Polygonatum officinale All.

G. lutea (L.) K-Gawl.

Сем. Orchidaceae

Listera ovata (L.) Rich.

Orchis latifolia L.

Neottia nidus avis (L.) Rich.

Platanthera bifolia (L.) Rich.

Orchis Fuchsii Druce

Класс Dicotyledoneae

Сем. Salicaceae

**Populus alba* L.²

Salix cinerea L.

**P. balsamifera* L.

S. dasyclados Wimm.

**P. nigra* L.

S. fragilis L.

**P. suaveolens* Fisch.

S. livida Wahlbg.

P. tremula L.

S. nigricans Sm.

Salix alba L.

S. pentandra L.

S. aurita L.

S. triandra L.

S. caprea L.

Сем. Betulaceae

Alnus glutinosa (L.) Gaertn.

Betula verrucosa Ehrh.

A. incana (L.) Moench.

Corylus avellana L.

Betula pubescens Ehrh.

Сем. Fagaceae

Quercus robur L.

Сем. Ulmaceae

Ulmus laevis Pall.

U. scabra Mill.

Сем. Moraceae

Humulus lupulus L.

Сем. Urticaceae

Urtica dioica L.

U. urens L.

Сем. Aristolochiaceae

Asarum europaeum L.

Сем. Polygonaceae

Polygonum amphibium L. v. *terrestris* Leyss.

Polygonum persicaria L.

P. aviculare L.

P. tomentosum Schrank

P. bistorta L.

Rumex acetosa L.

P. convolvulus L.

R. acetosella L.

P. dumetorum L.

R. aquaticus L.

P. hydropiper L.

R. confertus Willd.

P. minus L.

R. maritimus L.

P. neglectum Bess.

R. obtusifolius L.

P. nodosum Pers.

R. thyrsiflorus Fingerh.

² Звездочкой помечены растения культурного происхождения, посаженные на территории Сада до ее освоения.

Сем. Chenopodiaceae

Atriplex hastifolia Salisb.
A. nitens Schkuhr
A. patula L.
Chenopodium album L.

Chenopodium Bonus Henricus L.
Ch. glaucum L.
Ch. polyspermum L.
Ch. rubrum L.

Сем. Amaranthaceae

Amaranthus albus L.

Amaranthus retroflexus L.

Сем. Caryophyllaceae

Cerastium caespitosum Gilib.
Coronaria flos cuculi (L.) A. Br.
Dianthus barbatus L.
D. deltoides L.
D. Fischeri Spreng.
Melandrium album (Mill.) Garcke
Moeringia trinervia (L.) Clairv.
Myosoton aquaticum (L.) Moench
Sagina procumbens L.

Silene latifolia (Mill.) Rendle et Britt.
Spergula sativa Boenn.
Spergularia rubra (L.) Presl
Stellaria graminea L.
S. holostea L.
S. media (L.) Cyrill.
S. nemorum L.
S. palustris Ehrh.
Viscaria viscosa (Scop.) Aschers.

Сем. Ranunculaceae

Aconitum excelsum Rehb.
Anemone ranunculoides L.
Caltha palustris L.
Ficaria verna Huds.
Myosurus munimus L.
Ranunculus acer L.
R. auricomus L.
R. bulbosus L.

Ranunculus cassubicus L.
R. flammula L.
R. polyanthemus L.
R. repens L.
R. scleratus L.
Thalictrum angustifolium L.
T. aquilegifolium L.
Trollius europaeus L.

Сем. Papaveraceae

Chelidonium majus L.

Corydalis Halleri Willd.

Сем. Cruciferae

Barbarea arcuata Rehb.
Berteroa incana (L.) DC.
Brassica campestris L.
Bunias orientalis L.
Capsella bursa pastoris (L.) Medic.
Cardamine amara L.
C. impatiens L.
C. pratensis L.
Descurainia Sophia (L.) Webb et Berth.
Erysimum cheiranthoides L.
Lepidium latifolium L.
L. ruderales L.

Raphanus raphanistrum L.
R. sativus L.
Roripa amphibia (L.) Bess.
R. anceps (Wahlbg.) Grossh.
R. palustris (R. Br.) Bess.
Sinapis arvensis L.
Sisymbrium Loeselii L.
S. officinale (L.) Scop.
Thlaspi arvense L.
Turritis glabra L.

Сем. Crassulaceae

Sedum acre L.

Sedum telephium L.

Сем. Saxifragaceae

Chrysosplenium alternifolium L.
Ribes nigrum L.

Ribes pubescens Hedl.
R. vulgare Lam.

Сем. Rosaceae

Agrimonia eupatoria L.
Alchimilla acutangula Buser³
A. cymatophylla Juz.
A. gibberulosa Lindb. f.
A. glabricaulis Lindb. f.
A. hebesens Juz.

Alchimilla heptagona Juz.
A. hirsuticaulis Lindb. f.
A. micans Buser
A. minor Huds.
A. nebulosa G. Sam.
A. pastoralis Buser.

³ Манжетки собраны и определены В. Н. Ворошиловым.

Alchimilla propinqua Lindb. f.
A. sarmatica Juz.
A. semilunaris Alech.
A. subcrenata Buser
** Amelanchier rotundifolia* Dum.
Comarum palustre L.
Crataegus sanguinea Pall.
Duchesnea indica (Andrews) Focke
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.
Fragaria moschata Duch.
F. vesca L.
Geum intermedium Ehrh.
G. rivale L.
G. urbanum L.
Malus domestica Borkh.

Malus praecox (Pall.) Borkh.
Padus racemosa (Lam.) Gilib.
Pirus communis L.
Potentilla anserina L.
P. erecta (L.) Hampe
P. Goldbachii Rupr.
P. impolita Wahlbg.
P. intermedia L.
Prunus domestica L.
Rosa cinnamomea L.
Rubus idaeus L.
R. saxatilis L.
Sorbus aucuparia L.
** Spiraea chamaedryfolia* L.
** S. salicifolia* L.

Сем. Leguminosae

** Caragana arborescens* Lam.
Lathyrus pratensis L.
L. silvester L.
L. vernus (L.) Bernh.
Lotus corniculatus L.
Medicago falcata L.
M. lupulina L.
Melilotus albus Desr.
M. officinalis (L.) Desr.
Trifolium arvense L.

Trifolium hybridum L.
T. medium L.
T. montanum L.
T. pratense L.
T. repens L.
T. spadicum L.
T. strepens Crantz
Vicia eracca L.
V. sepium L.
V. silvatica L.

Сем. Geraniaceae

Erodium cicutarium (L.) L'Herit.
Geranium palustre L.

Geranium pratense L.
G. silvaticum L.

Сем. Oxalidaceae

Oxalis acetosella L.

Сем. Linaceae

Linum catharticum L.

Сем. Polygalaceae

Polygala amarella Crantz
P. comosa Schkuhr

Polygala vulgaris L.

Сем. Euphorbiaceae

Euphorbia esula L.

Mercurialis perennis L.

Сем. Callitrichaceae

Callitriche verna L.

Сем. Celastraceae

Evonymus verrucosus Scop.

Сем. Aceraceae

** Acer negundo* L.

Acer platanoides L.

Сем. Balsaminaceae

Impatiens noli tangere L.

Impatiens parviflora DC.

Сем. Rhamnaceae

Rhamnus frangula L.

Сем. Tiliaceae

Tilia cordata Mill.

Сем. Guttiferae

Hypericum perforatum L.

Hypericum quadrangulum L.

Сем. Violaceae

Viola canina L.
V. collina Bess.
V. epipsila Ledeb.
V. hirta L.

Viola mirabilis L.
V. rupestris Schmidt
V. tricolor L.

Сем. Thymeleaceae

Daphne mezereum L.

Сем. Lythraceae

Lythrum salicaria L.

Peplis portula L.

Сем. Onagraceae

Chamaenerium angustifolium (L.) Scop.
Epilobium hirsutum L.
E. montanum L.
E. nervosum Boiss. et Buhse

Epilobium palustre L.
E. parviflorum Schreb.
E. roseum Schreb.

Сем. Umbelliferae

Aegopodium podagraria L.
Angelica silvestris L.
Anthriscus silvestris (L.) Hoffm.
Carum carvi L.
Chaerophyllum aromaticum L.
Cicuta virosa L.

Heracleum sibiricum L.
Oenanthe aquatica (L.) Poir.
Pastinaca sativa L.
Pimpinella saxifraga L.
Sanicula europaea L.
Selinum carvifolia L.

Сем. Pirolaceae

Pirola rotundifolia L.

Сем. Ericaceae

Vaccinium myrtillus L.

Vaccinium vitis idaea L.

Сем. Primulaceae

Androsace filiformis Retz.
Lysimachia nummularia L.
L. vulgaris L.

Naumburgia thyrsiflora (L.) Rehb.
Primula officinalis (L.) Jacq.
Trientalis europaea L.

Сем. Oleaceae

* *Fraxinus excelsior* L.

Сем. Gentianaceae

Menyanthes trifoliata L.

Сем. Convolvulaceae

Convolvulus arvensis L.

Cuscuta europaea L.

Сем. Boraginaceae

Lappula echinata Gilib.
Myosotis arvensis (L.) Hill
M. caespitosa Schultz
M. palustris (L.) Hill

Pulmonaria obscura Dum.
Strophostoma sparsiflora (Mikan) Turcz.
Symphytum officinale L.

Сем. Labiatae

Ajuga reptans L.
Betonica officinalis L.
Brunella vulgaris L.
Clinopodium vulgare L.
Galeobdolon luteum Huds.
Galeopsis bifida Boenn.
G. tetralix L.
G. speciosa Mill.
Glechoma hederacea L.
Lamium album L.

Lamium maculatum L.
L. purpureum L.
Leonurus villosus Desf.
Lycopus europaeus L.
Mentha austriaca Jacq.
Origanum vulgare L.
Salvia verticillata L.
Scutellaria galericulata L.
Stachys palustris L.
S. silvatica L.

Сем. Solanaceae

Solanum dulcamara L.

Solanum nigrum L.

Сем. Scrophulariaceae

Euphrasia stricta Host.
E. tenuis (Brenn.) Wettst.
Melampyrum nemorosum L.
M. pratense L.
Rhinanthus crista galli L.
R. major Ehrh.
Scrophularia nodosa L.

Veronica anagallis L.
V. beccabunga L.
V. chamaedrys L.
V. longifolia L.
V. officinalis L.
V. scutellata L.
V. serpyllifolia L.
V. teucrium L.

Сем. Plantaginaceae

Plantago intermedia Gilib.
P. lanceolata L.

Plantago major L.
P. media L.

Сем. Rubiaceae

Asperula aparine M. B.
Galium aparine L.
G. boreale L.
G. mollugo L.

Galium palustre L.
G. uliginosum L.
G. verum L.

Сем. Caprifoliaceae

Lonicera xylosteum L.
Sambucus racemosa L.

Viburnum opulus L.

Сем. Adoxaceae

Adoxa moschatellina L.

Сем. Valerianaceae

Valeriana exaltata Mikan

Сем. Dipsacaceae

Knautia arvensis (L.) Coult.

Succisa praemorsa (Gilib.) Aschers.

Сем. Campanulaceae

Campanula cervicaria L.
C. glomerata L.
C. latifolia L.
C. patula L.
C. persicifolia L.

Campanula rapunculoides L.
C. rotundifolia L.
C. trachelium L.

Сем. Compositae

Achillea millefolium L.
Antennaria dioica (L.) Gaertn.
Arctium tomentosum Mill.
Artemisia absinthium L.
A. campestris L.
A. vulgaris L.
Bellis perennis L.
Bidens cernua L.
B. tripartita L.
Carduus crispus L.
Centaurea jacea L.
C. phrygia L.
C. scabiosa L.
Cichorium intybus L.
Cirsium arvense (L.) Scop.
C. heterophyllum (L.) Hill
C. lanceolatum (L.) Scop.
C. oleraceum (L.) Scop.
C. setosum M. B.
Crepis paludosa (L.) Manch
C. tectorum L.

Erigeron acer L.
E. canadensis L.
Galinsoga hispida Hieron.
G. parviflora Cav.
Gnaphalium silvaticum L.
G. uliginosum L.
Hieracium auricula Lam. et DC.
H. florentinum All.
H. pilosella L.
H. pratense Tausch
H. umbellatum L.
Inula britannica L.
Lactuca scariola L.
Lapsana communis L.
Leontodon autumnalis L.
L. hispidus L.
Leucanthemum vulgare Lam.
Matricaria discoidea DC.
M. inodora L.
Picris hieracioides L.
Plarmica cartilaginea Ldb.

Senecio vulgaris L.
Solidago virgaurea L.
Sonchus arvensis L.
S. asper (L.) Hill

S. oleraceus L.
Tanacetum vulgare L.
Taraxacum officinale Web.
Tragopogon orientalis L.
Tussilago farfara L.

Мхи и печеночники

Класс Bryophyta
 Подкласс Hepaticae

Marchantia polymorpha L.

Подкласс Musci
 Порядок Bryales

Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb. *Climacium dendroides* (L.) W. et M.
C. stramineum Kindb. *Dicranum scoparium* Hedw.
Catharinea undulata (L.) W. et M. *Mnium affine* Bland.
Ceratodon purpureus Brid. *Polytrichum commune* L.
Rhytidiadelphus squarrosus Warnst.
Thuidium Philibertii Limpr.

Порядок Sphagnales

Sphagnum squarrosum Pers.

Sphagnum subsecundum Nees.

Приведенный список не претендует на полноту, так как специальных сборов брйофлоры не производилось. Мхи определены Н. В. Самсель.

Растительность территории

Большая часть территории Главного ботанического сада покрыта лесом. Весь центр занимает дубрава, располагаясь на плато и по слабому восточному склону. Общая площадь дубравы — 117,7 га.

Растительный покров территории в течение длительного времени подвергался интенсивному воздействию человека. В Голицынской роще (территория Сада) происходили частые рубки, после которых коренные породы заменялись временными. Пастьба скота мешала возобновлению леса, вследствие чего образовались безлесные поляны.

И все же Останкинская дубрава хорошо сохранилась. Вряд ли где-нибудь еще под Москвой можно встретить такие старые дубы, такой густой полог орешника, такое количество типичных дубравных трав.

В большинстве дубравных ассоциаций дуб достигает возраста свыше 100 лет. Дуб семенной и порослевый; возобновление его хорошее. Выход дуба при переводе на гектар — 6000—16 800, подрост (возраста 3—10 лет) значительно меньше. Среди дуба изредка встречаются ели в возрасте до 80 лет. Чаще к дубу примешиваются осина и береза.

Везде в дубраве хорошо развит подлесок из орешника. В меньшем количестве, но очень часто, встречается рябина, козья ива и яблоня. Второй ярус подлеска образован жимолостью и крушиной; значительно реже в него входят калина, бересклет, шиповник и волчье лыко.

В травяном покрове дубравы присутствует вся свита дубравного широколиственного леса — типичных для дубового леса травянистых растений, как: *Asarum europaeum*, *Bromus Benckeni*, *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura* и др.

Моховой покров в дубраве отсутствует или развит очень слабо. Чаще всего отдельными дернинками встречаются *Catharinea undulata* и *Mnium affine*. Мертвая подстилка из слабо разложившихся листьев дуба развита хорошо.

Останкинская дубрава лежит вне области сплошного распространения широколиственных лесов. Для нее характерно, наряду с дубравным широколиственным, присутствие ряда растений зоны хвойных лесов: *Luzula pilosa*, *Ajuga reptans*, *Succisa praemorsa*, *Crepis paludosa*.

По многочисленным тропинкам, пересекающим дубраву во всех направлениях, постоянно встречаются: *Plantago major*, *Poa annua*, *Ranunculus repens*.

В литературе мало описаний северных дубрав. Алехин (1936), характеризуя эти дубравы, дает описание ассоциации *Quercus* — *Corylus* — *Pulmonaria* + *Galeobdolon* из дубравы в Останкине. Коновалов, описывая типы леса Погано-Лосино-острова, выделяет ассоциации *Quercetum galeobdolosum* и *Quercetum caricosum pilosae*, очень близкие к останкинским дубравным ассоциациям.

Основной дубравной ассоциацией на территории Сада является зеленчуковая дубрава (*Quercetum galeobdolosum*), характерная для западной половины Европейской части СССР. Меньшую площадь занимает дубрава с волосистой осокой, часто трудно отграничиваемая от первой. В северной части по склону к пойме Лихоборки располагается ассоциация дубравы с пролеской (*Q. megarhizosum*) и в южной части территории сохранился участок дубравы с медуницей (*Q. pulmonariosum*). Перечисленные ассоциации относятся к первичным дубравным ассоциациям.

Там, где дубрава подвергается сильному выпасу, исчезает подлесок и в травяном покрове дубравные элементы сменяются лугово-лесными и луговыми. Часто здесь господствует щучка (*Deschampsia caespitosa*) или же развивается низкий и плотный дерн с преобладанием манжеток и мятлики луговой. Эти вторичные дубравные ассоциации, пестрые по составу травяного покрова — от небольшого содержания дубравного элемента до полного его исчезновения, объединены нами в сборную ассоциацию — дубраву травянистую (*Quercetum herbosum*). В некоторых случаях можно проследить происхождение этих ассоциаций из первичных, в других это не удастся.

Приводим описания дубравных ассоциаций.

Дубрава с зеленчуком [*Quercetum galeobdolosum* (*Quercus* — *Corylus* — *Galeobdolon*)] расположена на плато и по восточному склону к древней террасе.

В первом ярусе господствует дуб диаметром до 70 см; в южной части контура к нему примешиваются отдельные крупные ели диаметром 50—60 см. Здесь же много осины диаметром 20—30 см. В северо-западной части встречаются единичные старые березы. Во втором ярусе — осина и молодые дубы. Иногда во втором ярусе встречается и рябина, но чаще она входит в состав подлеска. Хорошо развит подлесок из орешника; под ним — следующий ярус, образованный чаще всего жимолостью, крушиной и калиной. В меньшем количестве в него входят бересклет, шиповник, яблоня и бузина.

Травянистый ярус отчетливо подразделяется на верхний — сильно разреженный, сложенный из высоких трав: *Bromus Benckeni*, *Brachypodium silvaticum*, *Festuca gigantea*, и нижний, составленный травами средней величины: *Galeobdolon luteum*, *Carex pilosa*, *Convallaria majalis* и др. Мертвая подстилка из слабо разложившихся листьев дуба; мощность ее до 1 см.

Пробная площадка (I) в 100 м² заложена в западной части контура, на плато, среди старого дубового леса. В первом ярусе на ней 5 дубов диаметром 15—30 см, во втором ярусе — 5 рябинок диаметром 5 см.

Сомкнутость крон дубов 0.8. Полог орешника довольно густой; под ним — жимолость и единично бересклет и яблоня. В травяном покрове преобладает зеленчук (*Galeobdolon luteum*). Мертвая подстилка из слабо разложившихся листьев дуба развита хорошо. На площадке встречен один полусгнивший березовый пенек.

Деревья и кустарники: первый ярус — *Quercus robur*. Подлесок: первый ярус — *Corylus avellana*; второй — *Lonicera xylosteum*, единично *Evonymus verrucosus*, *Malus praecox*. Молодые побеги *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Viburnum opulus*. Список травянистых растений приведен в сводной таблице описаний пробных площадок (см. стр. 83 графа I).

Дубрава с волосистой осоккой [*Quercetum caricosum* (*Quercus* — *Corylus* — *Garex pilosa*)] занимает середину центральной части территории, располагаясь на средней и нижней части пологого восточного склона.

В первом ярусе — дуб диаметром (в среднем) около 40 см. Единичные дубы диаметром до 70 см. Изредка крупные березы. Во втором ярусе — осина диаметром 10—20 см, изредка рябина. В подлеске доминирует орешник. Среди орешника отдельные деревца рябины и черемухи. Второй ярус подлеска состоит из более низких кустарников: крушины, жимолости, калины и шиповника. Первый травянистый ярус образован высокими травами: *Bromus Benekeni*, *Agropyrum caninum*, *Festuca gigantea*, *Brachypodium silvaticum*; второй ярус состоит из трав средней величины, главным образом из *Carex pilosa*; третий — из прикорневых розеток некрупных трав (*Ajuga reptans*) и стелющихся по земле растений (*Asarum europaeum*, *Lysimachia nummularia*). Моховой покров почти отсутствует. Мертвая подстилка выражена слабо, образована мало разложившимися листьями дуба. Часто встречаются незадернованные голые участки почвы.

По краям пробной площадки (II) в 100 м² стоят 3 дуба диаметром 70, 60 и 40 см. Во втором ярусе 5 рябинок диаметром 5—7 см и 1 сухая осинка. В подлеске — орешник, маленькие осинки (диаметром 1—2 см), жимолость, черемуха, шиповник, крушина. Сомкнутость крон деревьев — 0.5.

В травяном покрове наиболее аспертивна *Carex pilosa*. Мертвая подстилка из слабо разложившихся листьев дуба, очень рыхлая, незначительной мощности (меньше 1 см).

Деревья и кустарники: первый ярус — *Quercus robur*, второй ярус — *Populus tremula*. Подлесок: первый ярус — *Corylus avellana*, *Padus racemosa*, *Sorbus aucuparia*; второй — *Lonicera xylosteum*, *Rosa cinnamomea* и слабо развитые *Betula pubescens*, *Malus praecox*, *Rhamnus frangula*, *Ribes pubescens*, *Salix caprea* и *Sambucus racemosa* по одному экземпляру. Список травянистых растений приведен в сводной таблице описаний пробных площадок (графа II).

Дубрава с пролеской [*Quercetum mercurialisum* (*Quercus* — *Corylus* — *Mercurialis*)]. Эта ассоциация — одна из наименее нарушенных на территории Главного ботанического сада. Занимает небольшую площадь в средней и нижней частях восточного склона к древней террасе.

Первый ярус составляют старые дубы 50—70 см в диаметре, а также единичные старые ели до 70 см и березы 30—40 см. Второй ярус образован ива; изредка — рябина. В подлеске густой полог орешника высотой до 3 м. Следующий ярус состоит из более низких кустарников — жимолости и крушины. Изредка встречается волчье лыко. В травяном покрове вы-

деляется *Mercurialis perennis*, почти не встречающийся в других дубравных ассоциациях. Куртинки *Mercurialis* жмутся к самым дубам, прячутся под кусты орешника, подальше от тропинок. Мертвая подстилка развита довольно хорошо.

На пробной площадке (III) в 100 м² отмечен один старый дуб диаметром 75 см. Подлесок густой, образован орешником. Под пологом орешника жимолость, черемуха, крушина, калина и подрост дуба. Травяной покров развит хорошо. Преобладает *Mercurialis perennis*; много *Rubus saxatilis*, *Galeobdolon luteum*. Мертвая подстилка очень рыхлая, не покрывает сплошь почву; оставляя много голых пятен.

Деревья и кустарники: в первом ярусе — *Quercus robur*; в подлеске — *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum* и единично *Betula verrucosa*, *Evonymus verrucosus*, *Picea excelsa*, *Rhamnus frangula*, *Rosa cinnamomea*, *Salix caprea*, *Viburnum opulus*. Список травянистых растений приведен в сводной таблице описаний пробных площадок (графа III).

Дубрава с медуницей [*Quercetum pulmonariosum* (*Quercus* — *Corylus* — *Pulmonaria*)] расположена по слабому юго-восточному склону к р. Каменке. Ярус дуба достигает в этой ассоциации наибольшей чистоты. Сомкнутость крон — 0.7—0.8. Диаметр дуба до 70 см. Чаше, чем в других ассоциациях, здесь встречаются суховершинные дубы. Второй ярус редкий. В него входит осина, единично липа. В подлеске — орешник, достигающий 4 м высоты при диаметре ствола до 4 см. В следующем ярусе довольно много жимолости, меньше крушины и бересклета. Травяной покров местами сильно нарушен. Дубравные элементы не везде создают фон. На тропинках и по полянам много вторичных влаголюбивых элементов.

На пробной площадке (IV) в 100 м² встречены два дуба диаметром 60 см. Полог орешника редкий. Дубравные элементы сохранились только под кустами орешника. Много молодых всходов дуба. Мертвая подстилка развита слабо.

Деревья и кустарники: первый ярус — *Quercus robur*. Подлесок: *Corylus avellana*, реже *Padus racemosa* и *Salix caprea*; под ними *Lonicera xylosteum*, *Rhamnus frangula*, единично *Viburnum opulus*. Список травянистых растений приведен в сводной таблице описаний пробных площадок (графа IV).

Ближайшими производными от дубрав являются осинники (*Tremuletum*), возникающие на месте вырубленных дубрав.

В соответствии с этим осинники могут иметь параллельные дубравам ассоциации, отличающиеся главным образом составом древесного яруса и сохраняющие тот же подлесок и травяной покров.

Осинники занимают небольшую площадь на территории Сада — всего 26.7 га. Нами выделены следующие ассоциации осинников: осинник с волосистой осоккой [*Tremuletum caricosum* (*Populus tremula* — *Corylus* — *Carex pilosa*)], осинник с зеленчуком [*Tremuletum galeobdolosum* (*Populus tremula* — *Corylus* — *Galeobdolon*)], осинник травянистый (*Tremuletum herbosum*) и осинник с елью (*Piceeto* — *Tremuletum herbosum*).

Первые две ассоциации являются производными от соответствующих дубравных ассоциаций. Осинник травянистый может возникнуть как из дубравы травянистой (вследствие вырубки дуба), так и из двух первых ассоциаций (в результате пастбы). Четвертая ассоциация осинника занимает особое положение. В первом, сильно изреженном ярусе здесь

преобладает ель, единично дуб. Второй ярус составлен из осины. В травяном покрове много дубравных элементов.

Приводим описание одной ассоциации — о с и н н и к а т р а в я н и с т о г о (*Tremuletum herbosum*), расположенного у северной части территории отдельными пятнами, прерываемыми дубравными ассоциациями. В первом ярусе преобладает осина диаметром 15—20 см, единично дуб и ель.

Кустарниковый ярус низкий, с господством орешника. В травяном покрове дубравные элементы мало заметны, доминируют луговые травы; много сорняков, появляются спутники елового леса — черника, брусника, *Veronica officinalis*, *Luzula pilosa*. Делается заметным моховой покров, в нем порядочно *Polytrichum commune*. Мертвая подстилка развита слабо.

Пробная площадка (V) в 100 м² заложена в западном контуре этой ассоциации. На ней 5 осин и 3 дубка диаметром 15 см. Много мелкой порослевой осины диаметром 1—2 см.

В подлеске — орешник, жимолость, крушина, кустик волчьего лыка. Травяной покров с преобладанием щучки (*Deschampsia caespitosa*).

Деревья и кустарники: первый ярус — *Populus tremula*, *Quercus robur*; подлесок — *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, единично *Betula verrucosa*, *Daphne mezereum*, *Rhamnus frangula*, *Rosa cinnamomea*, *Viburnum opulus*. Список травянистых растений приведен в сводной таблице описаний пробных площадок (графа V).

Вторая группа дериватов дубравы — б е р е з н я к и (*Betuletum*). Березняки расположены в западной и восточной частях территории. Общая площадь их — 44,9 га. Березняки восточной половины — большей частью молодые, порослевые, сохранившие в подлеске и травяном покрове незначительное количество дубравных элементов. В них входят единичные, более старые, чем береза, дубы и ели. Местами примешивается сосна, иногда в значительной степени осина, кое-где ольха. Подлесок присутствует всегда. В нем редкий орешник, крушина, жимолость, калина. Этот сложный состав восточных березняков позволяет выделить их в группу ассоциаций — б е р е з н я к и с л о ж н ы е (*Betuletum compositum*).

Пробная площадка (VI) в 100 м², заложена в частом молодом березняке между двумя лощинами, впадающими в Лихоборку. Береза диаметром 3—5 и до 10 см, с примесью осины того же диаметра. Отдельные дубы диаметром 30—40 см. В подлеске редкий орешник, жимолость, черемуха, крушина. Травяной покров сомкнут. Мертвая подстилка почти не выражена.

На площадке 17 молодых берез, 5 осин, 1 дуб, несколько всходов дуба, 1 небольшая сосна и 1 ель.

Деревья и кустарники: первый ярус — *Betula verrucosa*, *Populus tremula*, *Quercus robur*. В подлеске — *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, *Rhamnus frangula*, *Sorbus aucuparia*, единично *Pinus silvestris*, *Betula pubescens*, *Salix caprea*. Список травянистых растений приведен в сводной таблице описаний пробных площадок (графа VI).

В западной части территории береза образует чистые насаждения — Березовую рощу. Береза достигает возраста около 50 лет, диаметр ее — 20—25 см. Подлесок отсутствует. В травяном покрове преобладают злаки: *Deschampsia caespitosa*, *Anthoxanthum odoratum*, *Poa pratensis*.

В Березовой роще в течение ряда лет производился интенсивный выпас, что привело к исчезновению подлеска и сильно сказалось на травяном покрове. В 1946 г. пастьбу прекратили, и злаковый покров в этом году

был развит очень хорошо. Ассоциацию *Betuletum herbosum* оказалось возможным разделить на более мелкие по преобладанию различных злаков.

Наибольшую площадь занимает ассоциация б е р е з ы с щ у ч к о й [*Betuletum deschampsiosum* (*Betula* — *Deschampsia caespitosa*)].

Приводим описание пробной площадки (VII) в 100 м² в этой ассоциации.

Деревья и кустарники: первый ярус — *Betula verrucosa* — 2 березы диаметром 25 см. В подлеске — 1 небольшой куст дуба, 1 куст можжевельника и 2 куста крушины. Травяной покров высокий и густой. Фон дает *Deschampsia caespitosa*, образуя первый ярус травяного покрова высотой 75 см; второй ярус состоит из *Anthoxanthum* и *Agrostis tenuis* — 55 см, третий образован *Brunella vulgaris*, *Trifolium repens* и листьями злаков. Дубравные элементы отсутствуют здесь совершенно. Список травянистых растений приведен в сводной таблице описаний пробных площадок (графа VII).

В пойме р. Лихоборки и по низовьям впадающих в нее лощин располагаются о л ь ш а н и к и (*Alnetum*), занимающие площадь 4,8 га. Ольшаник — совершенно своеобразный тип растительности. Попадая в него, невольно поддаешься очарованию этого дикого, даже в условиях Останкина, уголка природы. Высокие, частые светлосерые стволы ольх обвивает хмель. На сырой перегнойно-торфяной почве раскинулись мощные травы. Пышные метелки таволги поднимаются почти в рост человека. Между ними высокие злаки: *Diglyphis arundinacea*, *Festuca gigantea*. Среди сочной зелени выделяются крупные орнаментальные листья *Cirsium oleraceum*. В самой низкой части поймы развита ассоциация — к р у п н о т р а в н ы й о л ь ш а н и к [*Alnetum filipendulosum* (*Alnus* — *Filipendula ulmaria*)]. Древесный ярус здесь образован крупной ольхой, высоко очищенной от сучьев. Подлесок редкий — из черемухи, местами в него входит черная смородина. В травяном покрове высокие травы, образующие густую заросль. Это — *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*, *Cirsium oleraceum*; массами встречается *Impatiens noli tangere*, изредка — *Symphytum officinale*. Часто крупные злаки — *Festuca gigantea* и *Diglyphis arundinacea*.

В нижнем травяном ярусе много *Cardamine amara*, *Glechoma hederacea* и *Ranunculus repens*. Среднюю и нижнюю части склонов к пойме Лихоборки занимает ассоциация — о л ь ш а н и к с м а л и н о й (*Alnetum rubosum*). В этой ассоциации хорошо развит подлесок из черемухи, жимолости и бузины. Под ними много малины.

В травяном покрове характерны: *Chaerophyllum aromaticum*, *Aegopodium podagraria*, *Stachys silvatica*, *Campanula latifolia*. В нижнем травяном ярусе много *Asarum europaeum*.

По верхней части склонов к пойме Лихоборки и по склонам лощин располагается ассоциация — о л ь ш а н и к с б е р е з о й (*Betuleto* — *Alnetum herbosum*). Эта ассоциация выше граничит с березняками.

Древесный ярус здесь образован молодой ольхой и березой диаметром 10—15 см, встречается ольха и до 20 см. Единично попадаются более старые ели и дубы. В подлеске редкий орешник, крушина, жимолость, бузина. В травяном покрове местами незначительное количество дубравных элементов, чаще преобладают лугово-лесные: *Deschampsia caespitosa*, *Brunella vulgaris*, *Ajuga reptans*, *Geum rivale* и др.

Пробная площадка (VIII) в 100 м² в ассоциации *Alnetum filipendulosum* находится в устье лощины, впадающей в Лихоборку (Березовая

лощина). На площадке 7 деревьев ольхи диаметром 10—15 см, 1 береза, 2 небольшие черемухи и поросль тонких ольх.

Деревья и кустарники: первый ярус — *Alnus incana*, *Betula verrucosa*; подлесок: первый ярус — *Padus racemosa*, *Populus tremula*, *Salix nigricans*; второй ярус — *Rhamnus frangula*, *Sambucus racemosa*, *Lonicera xylosteum*. В травяном покрове выделяется ярус высоких трав: *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*, *Cirsium oleraceum*; второй травянистый ярус состоит из листьев *Festuca gigantea*, *Aegopodium podagraria* и злаков. Третий ярус — напочвенный; он образован стелющимися стеблями *Glechoma hederacea*. Список травянистых растений приведен в сводной таблице описаний пробных площадок (графа VIII).

По верховьям лощин расположены и вняки (*Salicetum*). В них входят преимущественно кустарниковые влаголюбивые виды: *Salix cinerea*, *S. nigricans*. В виде отдельных деревьев тут же встречается *Salix pentandra*, очень декоративная: летом — с блестящими темнозелеными листьями, поздней осенью — вся в шелковистых сережках. Ниже к ивам примешивается ольха (*Alnus incana*), и ивняки переходят в ольшаники.

Травяной покров в ивняках образован болотными травами: *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *Scirpus silvaticus*, *Juncus lamprocarpus*, *J. effusus*, *Myosotis palustris*. Ивняки окаймляют также узкой полосой ольшаники по Лихоборке. К *Salix nigricans* и *S. cinerea* здесь примешивается *Salix dasyclados*.

В западной и восточной частях территории находятся сосняки (*Pinetum*). Большей частью эти насаждения искусственные. Естественное насаждение сосны имеется только на высоком правом берегу Лихоборки. Это ассоциация — сосняк сложный (*Pinetum compositum*). Его образует высокоствольная сосна диаметром до 70 см. Во втором ярусе — дуб и ольха. В подлеске — орешник, рябина, крушина, бузина, козья ива. Это насаждение самое сложное по своему составу. Здесь на площади 0.25 га встречается половина всей древесной и кустарниковой флоры территории Сада.

Насаждение сильно нарушено. Много прогалин. В подлеске встречается в большом количестве бузина. В травяном покрове — пестрый набор дубравных, луговых, сорных и, в меньшем количестве, боровых элементов.

Описанная Коноваловым ассоциация *Pinetum quercetosum-oxalidosum*, по всей вероятности, была бы близка к *Pinetum compositum* территории Сада, если бы эта последняя ассоциация не была так нарушена. Почвенный покров и условия рельефа обеих ассоциаций сходны (Коновалов, 1929).

На пробной площадке (IX) в 100 м² в первом ярусе — 2 большие сосны, во втором — 1 дуб, 4 ольхи, 1 ива. В подлеске — редкий орешник, бузина, рябина, яблоня, жимолость, шиповник, малина. Травяной покров сплошной, с преобладанием злаков.

Деревья и кустарники: в первом ярусе — *Pinus silvestris*, во втором — *Alnus incana*, *Quercus robur*, *Salix caprea*. В подлеске — *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia*, *Sambucus racemosa*, *Betula verrucosa*. Под ними — *Lonicera xylosteum*, *Rhamnus frangula*, *Rosa cinnamomea*, *Rubus idaeus*. Список травянистых растений приведен в сводной таблице описаний пробных площадок (графа IX).

В западной части территории все сосновые насаждения — искусственные. Они сильно пострадали от пастьбы скота. Подлесок в них отсутствует или развит очень слабо.

Сводная таблица описаний пробных площадок

Названия растений	№ площадок								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Achillea millefolium</i> . . .	—	—	—	—	—	—	sol.	—	sp.
<i>Aegopodium podagraria</i> . . .	sp.	—	sp.	sol.	—	sp.	—	cop.	sol.
<i>Agropyrum caninum</i> . . .	un.	sol.	sp.	sol.	—	—	—	—	—
<i>Agrostis tenuis</i>	—	—	—	—	sp.	—	cop.	—	sp.
<i>Ajuga reptans</i>	sol.	sp.	sol.	sol.	sp.	sp.	sol.	—	—
<i>Alchimilla acutangula</i> . . .	—	—	sol.	sol.	sol.	sp.	sol.	—	sp.
<i>Angelica silvestris</i>	—	sol.	sol.	—	sp.	sp.	—	—	sol.
<i>Anthoxanthum odoratum</i> . . .	—	—	—	—	sp.	—	cop.	—	—
<i>Asarum europaeum</i>	—	sp.	—	sp.	—	—	—	sol.	—
<i>Athyrium filix femina</i> . . .	sol.	sol.	sp.	sol.	—	sol.	un.	—	—
<i>Betonica officinalis</i>	sol.	—	—	—	sp.	sp.	sol.	—	sp.
<i>Brachypodium silvaticum</i> . .	sp.	sp.	sp.	sol.	—	—	—	—	—
<i>Bromus Benekeni</i>	sol.	sp.	sp.	sol.	—	—	—	—	—
<i>Brunella vulgaris</i>	sol.	—	sol.	—	sol.	sol.	sp.	—	sp.
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	sp.	sol.	—	—	sp.	sol.	—	—	—
<i>Campanula patula</i>	—	—	—	—	un.	—	—	—	—
<i>C. trachelium</i>	—	un.	—	—	—	—	—	sol.	—
<i>Carex caespitosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. hirta</i>	—	—	—	—	—	—	sol.	—	—
<i>C. leporina</i>	—	—	—	—	—	—	sol.	—	—
<i>C. pallescens</i>	sol.	—	—	—	sp.	sol.	sol.	—	—
<i>C. pilosa</i>	sol.	cop.	sp.	sol.	sol.	—	—	—	—
<i>C. silvatica</i>	—	sol.	—	—	—	—	—	—	sol.
<i>Centaurea jacea</i>	—	—	—	—	—	—	sol.	—	sol.
<i>Cerastium caespitosum</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	sp.	—
<i>Cirsium oleraceum</i>	—	—	—	—	—	sol.	—	—	—
<i>Clinopodium vulgare</i>	—	—	sol.	—	—	—	—	—	—
<i>Convallaria majalis</i>	sp.	sp.	sol.	un.	sp.	sp.	sol.	—	—
<i>Coronaria flos cuculi</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Crepis paludosa</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	sp.	sol.	sol.	un.	sol.
<i>Dactylis glomerata</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	cop.	sol.	soc.	un.	sp.
<i>Deschampsia caespitosa</i> . . .	sp.	sp.	sp.	sol.	—	—	—	—	—
<i>Dryopteris filix mas</i>	—	sol.	sp.	sol.	sol.	sol.	—	un.	—
<i>D. spinulosa</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—	—	—
<i>Epilobium montanum</i>	—	—	—	sol.	—	—	—	sol.	—
<i>E. roseum</i>	—	—	—	—	—	—	—	sol.	—
<i>Equisetum palustre</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>E. pratense</i>	—	—	sol.	—	—	—	—	sol.	—
<i>Festuca gigantea</i>	sol.	sol.	sol.	sp.	—	sp.	—	—	sp.
<i>F. ovina</i>	—	—	—	—	—	—	sol.	—	sp.
<i>F. pratensis</i>	—	—	—	—	—	—	sol.	—	—
<i>F. rubra</i>	—	—	—	—	—	—	—	cop.	—
<i>Filipendula ulmaria</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	sp.
<i>Fragaria vesca</i>	sp.	sp.	sol.	—	sp.	sp.	—	—	sol.
<i>Galeobdolon luteum</i>	cop. ²	sp.	cop.	sol.	—	—	—	sol.	—
<i>Galeopsis tetrahit</i>	—	sol.	—	sol.	—	sol.	sol.	—	sp.
<i>Galium mollugo</i>	—	—	—	—	—	—	—	un.	—
<i>Geranium palustre</i>	—	—	sol.	—	—	—	—	—	sp.
<i>G. silvaticum</i>	sol.	—	sol.	—	sol.	—	—	sol.	—
<i>Geum rivale</i>	sol.	sol.	sp.	sol.	—	sol.	—	—	sp.
<i>G. urbanum</i>	—	—	—	—	—	—	—	gr.	sp.
<i>Glechoma hederacea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	sol.
<i>Gnaphalium silvaticum</i>	—	—	—	—	sp.	sol.	sol.	—	—
<i>Hieracium pratense</i>	—	—	—	—	sol.	—	sol.	—	—
<i>H. umbellatum</i>	—	—	—	—	sol.	sol.	sol.	—	sol.
<i>Hypericum quadrangulum</i> . .	sol.	—	sol.	sol.	—	—	—	—	sp.
<i>Lamium maculatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lathyrus pratensis</i>	sol.	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. vernus</i>	—	sol.	sp.	—	—	—	—	—	—

Продолжение

Название растений	№ площадок								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Leontodon autumnale</i> . . .	—	—	—	—	—	—	sol.	—	sp.
<i>Leucanthemum vulgare</i> . .	—	—	—	—	sol.	—	sol.	—	sp.
<i>Luzula campestris</i>	—	—	—	—	—	—	sol.	—	—
<i>L. pilosa</i>	un.	un.	sol.	sol.	sp.	sol.	sol.	—	sol.
<i>Lysimachia nummularia</i> . .	sol.	—	sp.	sol.	sol.	sol.	sp.	sol.	sp.
<i>L. vulgaris</i>	—	—	—	—	sol.	—	—	sol.	—
<i>Majanthemum bifolium</i> . . .	sol.	sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Melampyrum nemorosum</i> . .	sol.	—	sol.	—	sol.	—	—	—	—
<i>Melica nutans</i>	sol.	sol.	sp.	sol.	sp.	sp.	—	—	—
<i>Mercurialis perennis</i> . . .	—	—	cop.	—	—	—	—	—	—
<i>Myosotis palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	sol.	—
<i>Oxalis acetosella</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	sol.
<i>Paris quadrifolia</i>	sp.	sp.	un.	sol.	—	—	—	—	—
<i>Phleum pratense</i>	—	—	—	—	—	—	sol.	—	—
<i>Plantago lanceolata</i> . . .	—	—	—	—	—	—	sol.	—	sp.
<i>P. major</i>	un.	—	—	sol.	—	—	sol.	—	sp.
<i>Poa annua</i>	—	—	—	sol.	—	—	—	—	sp.
<i>P. nemoralis</i>	sp.	sp.	sp.	un.	sol.	sol.	sol.	cop.	sp.
<i>P. pratensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	sp.
<i>P. trivialis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	sp.
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	sol.	sol.	sol.	—
<i>Primula officinalis</i>	—	—	—	—	sol.	sol.	sol.	—	sp.
<i>Pulmonaria obscura</i>	—	—	—	sp.	—	—	sp.	—	—
<i>Ranunculus acer</i>	—	—	sol.	—	sol.	sol.	sol.	—	sol.
<i>R. auricomus</i>	—	—	—	—	—	—	sol.	—	—
<i>R. cassubicus</i>	sp.	sp.	sp.	sol.	sol.	sol.	—	sol.	sol.
<i>R. repens</i>	—	—	sol.	cop.	sol.	sol.	sp.	sol.	sp.
<i>Rubus saxatilis</i>	sp.	sp.	sp.	sol.	sol.	sol.	—	—	sp.
<i>Rumex obtusifolius</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	sp.
<i>Scrophularia nodosa</i>	—	—	—	sol.	—	—	un.	—	sp.
<i>Scutellaria galericulata</i> . .	—	—	—	—	—	—	—	un.	—
<i>Solidago virgaurea</i>	—	—	—	—	—	—	—	un.	—
<i>Stellaria holostea</i>	sol.	sol.	sol.	—	sol.	sol.	sol.	—	—
<i>S. nemorum</i>	—	—	—	—	sol.	sp.	—	—	—
<i>Succisa praemorsa</i>	un.	—	un.	—	—	—	—	sp.	—
<i>Taraxacum officinale</i> . . .	—	un.	—	—	sp.	sol.	sol.	—	—
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> . .	un.	sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trifolium medium</i>	—	—	—	—	sol.	sol.	—	—	—
<i>T. repens</i>	—	—	—	—	—	—	sp.	—	—
<i>Urtica dioica</i>	—	—	—	un.	—	—	—	sp.	sol.
<i>Vaccinium vitis idaea</i> . . .	—	—	—	—	sol.	—	—	—	sp.
<i>Valeriana exaltata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	sp.
<i>Veronica chamaedrys</i> . . .	sol.	sp.	sol.	sol.	sol.	—	—	un.	—
<i>V. officinalis</i>	sol.	—	—	—	sol.	—	sol.	sol.	sp.
<i>V. serpyllifolia</i>	—	—	—	—	—	—	sol.	—	sol.
<i>Vicia sepium</i>	—	—	sol.	—	—	—	sol.	—	—
<i>Viola canina</i>	—	—	—	—	sol.	—	—	—	—
<i>V. mirabilis</i>	—	sp.	sp.	—	—	—	sol.	—	—

Ассоциация сосняк травянистый (*Pinetum herbosum*), так же как «травянистые» ассоциации дубрав и осинников, — сборная ассоциация. Скорее всего, сосну сажали на месте вырубленного дуба или березы. Следы дубравы сохранились в этой ассоциации в виде отдельных дубков и кустов орешника. В травяном покрове преобладают злаки: *Deschampsia caespitosa* и *Calamagrostis epigeios*. Сосняк травянистый за Владыкинским шоссе и физиономически и по видовому составу очень близок к описанной ассоциации. Следует отметить в нем наличие дуба.

К сосняку травянистому примыкает сосняк с белоусом (*Pinetum nardosum*). Это сильно разреженный сосняк, лишенный подлеска. В травяном покрове преобладает *Nardus stricta*. Много *Agrostis tenuis*. С поверхности почва избыточно увлажнена. Среди белоуса располагаются пятна осочников (*Caricetum*). Местами много кочек с кукушкиным льном (*Polytrichum commune*).

Сосняк с белоусом и кукушкиным льном (*Pinetum nardoso-polytrichosum*) расположен между ассоциациями *Pinetum nardosum* и *Pinetum herbosum*. Это небольшой участок кочкарника. Между кочками выступает вода. Кочки образованы дернинами белоуса и кукушкина льна. В небольших количествах встречается брусника и *Potentilla erecta*.

* * *

Насаждения территории Главного ботанического сада естественные, за исключением занимающих незначительную площадь посадок сосны и лиственницы.

Большую часть площади занимает дубрава и ее дериваты — осинники и березняки. Дубрава располагается почти на всей центральной части территории и вклинивается в западную, примыкая к Березовой роще.

Флористический состав и сложение дубравных ассоциаций описываемой территории убеждают в их первичности. Исторические данные свидетельствуют о более широком распространении дуба под Москвой в прежние века. Палеоботанические данные говорят о значительно более далеком продвижении на север широколиственных лесов в теплый субатлантический период. Останкинская дубрава является их реликтом.

Дубравы в Московской области не часты. Дубрава под Москвой, почти в самом городе, представляет особую ценность. Она должна быть сохранена.

Главный ботанический сад выделяет в качестве заповедника лучшую часть Останкинской дубравы площадью 56 га. Дубравные ассоциации заповедника послужат объектом для научно-исследовательской работы. Остальные участки дубравы и все лесные насаждения территории Сада будут преобразованы в соответствии с проектом строительства Сада.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е х и н В. В. Флора и растительность Московского края, изд. «Новая Москва», 1925.
 А л е х и н В. В. Атлас Московской области, изд. Мособлисполкома, 1934.
 А л е х и н В. В. Растительность СССР в основных зонах, Биомедгиз, 1936.
 В а д к о в с к а я О. А. Почвы территории Главного ботанического сада АН СССР. В печати.
 В ы с о ц к и й Г. Н. Почвенно-ботанические исследования в южно-тульских засеках. — Тр. оп. лесничеств, 1906, вып. 4.
 К о ж е в н и к о в А. В. Степные элементы и дубравы в районе р. Беспуты. — Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. биол., 1932, т. XLI, № 3—4.

- К о ж е в н и к о в А. В. К фито-социол. характеристике липовой части 38 квартала Погано-Лосино о-ва.— Тр. по лесному опытному делу, 1925, вып. 4.
- К о н о в а л о в Н. А. Типы леса подмосковных опытных лесничеств.— Тр. по лесному опытному делу, 1929, вып. 5.
- Л а в р е н к о Е. М. История флоры и растительности СССР.— «Растительность СССР», 1938, т. I.
- М а л и н о в с к и й А. Из биологии дуба в южной части Московской области.— Лесоведение и лесоводство, 1929, вып. 6.
- М а ч и н с к и й А. С. О расах дуба.— Лесоведение и лесоводство, 1937, вып. 4.
- М о ч а л и н С. А. Село Останкино. История землевладения (рукопись).
- С м и р н о в П. А. Флора и растительность Центрально-промышленного района, изд. Моск. об-ва исп. прир., 1940.
- Сборник «Сорные растения СССР», изд. АН СССР, 1934. Под ред. акад. Б. А. Келлера, А. И. Мальцева и др.
- С у к а ч е в В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники, Гослестехиздат, 1934.
- С ы р е й щ и к о в Д. П. Определитель растений Московской губернии, изд. Об-ва изуч. Моск. губ., 1917.

К ПРОИСХОЖДЕНИЮ КАЗАЦКОЙ ДУБРАВЫ

Ф. С. ЛЕОНТЬЕВ

Ботанико-географическая сущность заповедной дубравы Главного ботанического сада может быть вскрыта путем сопоставления ее с другими дубравами Европейской части Советского Союза, и данная работа является первым звеном подобного сопоставления.

Казацкий лес является особым типом молодой лесостепной дубравы, которая на данном историческом этапе отличается одноярусностью, отсутствием на плакорных пространствах развитого подлеска. В Казацком лесу, на плакорах, отсутствует орешник, встречаясь кое-где только в экстразональных условиях — по склонам логов.

В условиях же бореальной зоны, на примере нашей заповедной дубравы в Останкине, как одной из северных в СССР, мы имеем типично выраженную дубраву, в которой древостой имеет два-три яруса; под пологом дуба единично встречаются липа, дикая яблоня, рябина; хорошо развитый подлесок представлен не только орешником, но и другим, более низким ярусом кустарников: бересклета, жимолости, крушины, калины, шиповника.

В нашем заповеднике, на водораздельных пространствах, спутниками дуба и орешника является типичная свита дубравного широколиственного леса. Сюда относятся: костер Бенекена, овсяница высокая, коротконожка лесная, осока лесная, сныть обыкновенная, колокольчик крапиволистный, пролеска многолетняя, зеленчук желтый, копытень европейский, мятлик боровой, звездчатка ланцетолистная, осока волосистая, фиалка удивительная. Здесь же обитают и весенние эфемероиды: ветреница лютиковая, хохлатка Галлера, гусиный лук желтый, чистяк весенний.

На плакорах Казацкой дубравы неморальных элементов флоры очень мало, да и вообще типично лесные виды играют здесь незначительную роль, это подчеркивает молодость еще не вполне сформировавшейся дубравы. Но, несмотря на это, Казацкий лес имеет интересную специфическую особенность, которая выражается в своеобразии его лесостепной флоры, что обусловлено соседством леса с Казацкой степью красочного разнотравья.

Под пологом древостоя и особенно на лесных прогалинах растительный покров отличается своими сменяющимися во времени красочными физиономическими картинами-аспектами, начиная с желто-лилового (весеннего), создаваемого весенним адонисом, сон-травой, опушенной фиалкой, лекарственным первоцветом, медуницей; продолжая летним лиловым аспектом из цветущего лугового шалфея, белым (в конце июня) — из цветущего нивяника, таволги шестилепестной, ломоноса, земляники и желтым (июльским) — из цветущего подмаренника.

На степных опушках леса необычайно эффектны во время цветения кустарниковые заросли бобовника (миндаля) и степной вишни с примесью русского ракитника, терна и розы. Тут же развеваются ветром султаны ковылей (перистого и узколистного). Выделяется светложелтыми цветами в крупных корзинках василек русский. Очень привлекательны отдельные пятна лесной незабудки и вяза разноцветного. Запечатлеваются в памяти пурпуровый козелец, белая лапчатка, лекарственная спаржа и сизоватые дерновины желобчатой овсяницы.

На плакорах Казацкого леса отмечена одна растительная ассоциация: дуб — ломонос — сныть, в то время как в соответствующих условиях заповедной дубравы Главного ботанического сада количество растительных ассоциаций гораздо больше; различаются, например: дуб — орешник — зеленчук, дуб — орешник — осока лесная, дуб — орешник — пролеска, дуб — орешник — копытень европейский и другие.

Таким образом, имеется целый ряд существенных отличий Казацкой дубравы от заповедной дубравы Главного ботанического сада. Поэтому представляет интерес более подробное освещение растительного покрова Казацкой дубравы.

Казацкий лес, занимающий территорию свыше 500 га, расположен в 25 км юго-восточнее Курска, на наиболее возвышенной части водораздела между реками Полная и Млодать, притоками Сейма. Междуречное пространство, часть которого занимают Казацкий лес и степь, находится в пределах юго-западной окраины Средне-Русской возвышенности и в отношении рельефа представлено широкими увалами с мягкими округлыми очертаниями. Характерной особенностью этого рельефа является его чрезвычайная изрезанность логами. И территория, занимаемая Казацким лесом, отражает типичные черты общего рельефа.

Изрезанность рельефа обусловлена тем весьма важным обстоятельством, что в период максимального оледенения местность эта не была покрыта ледником, а, следовательно, не подвергалась его нивелирующему воздействию.

Коренные породы на территории Казацкого леса представлены главным образом мергелем и мелом верхнемелового возраста. Непосредственно на них располагаются почвообразующие породы, представляющие собой четвертичные отложения лёссовидных суглинков мощностью 2.5 м. Почвы Казацкого леса — слабо деградированный тяжелосуглинистый чернозем на плакорных пространствах, деградированный суглинистый чернозем на склонах и сильно деградированный суглинистый чернозем на дне логов.

Казацкий лес на плакорных пространствах представляет собой насаждение, состоящее исключительно из дуба. Дуб — порослевого происхождения, молодой, почти одновозрастный (до 30—35 лет). Лишь в северо-западной части леса на небольшом пространстве встречаются единичные деревья 40—45-летнего возраста; дубы более старые отсутствуют вовсе. Повидимому, лес очень пострадал от рубок, особенно в восточной и южной частях, по соседству со степью и пос. Стрелица.

Порослевые гнезда дуба встречаются на плато единично или группами. В последнем случае, будучи скучены, они образуют островки сомкнутых порослевых дубов. Такие куртинные островки леса площадью 100—1500 м² окружены полянами, покрытыми весьма остепненной флорой, причем степные растения заходят и в тенистую часть островков леса, встречаясь даже у основания стволов деревьев, но тяготеют все же к освещенным местам под «окнами» в пологе дубов.

Величина лесных полей различна (от 100 до 1000 м²), причем некоторые поляны, особенно в западной и центральной частях леса, распаханы посевами дуба, особенно в восточной части леса. Остальные ненарушенные поляны используются под сенокос.

Казацкий лес на плато представляет растительную ассоциацию *Quercus robur* — *Clematis recta* — *Aegopodium podagraria*. Эту основную ассоциацию, преобладающую повсюду в тенистой части леса, составляет древостой порослевого одноярусного дуба. Степень сомкнутости крон 0.7. В ярус дуба изредка входит единичными экземплярами груша (*Pirus communis* L.), еще реже — яблоня [*Malus praecox* (Pall.) Borkh.]. Выходов семенного дуба нигде не обнаружено. Очевидно, дуб возобновляется исключительно порослевым способом.

Подлесок очень редкий, выражен чрезвычайно слабо и состоит из единично кое-где встречающихся:

Econymus europaeus L.

E. verrucosus Scop.

Cerasus fruticosa (Pall.) G. Woron.

Lonicera xylosteum L.

Padus racemosa (Lam.) Gilib.

Prunus spinosa L.

Rhamnus cathartica L.

Rosa canina L.

Rubus idaeus L.

Salix caprea L.

Sorbus aucuparia L.

Viburnum opulus L.

Среди кустарников совершенно отсутствует в подлеске орешник (*Corylus avellana* L.)

Травостой, покрывающий почву на 70—75%, представлен видами:

Actaea spicata L. sol.

Adenophora lilifolia Ledeb. sol.

Adonis vernalis L. sol. (рядом на поляне)

Aegopodium podagraria L. cop.¹

Agrimonia eupatoria L. sol.

Anthriscus silvestris (L.) Hoffm.

Betonica officinalis L. sol.

Brachypodium pinnatum (L.) P. B. sp.

Campanula trachelium L. sol.

Carex echinata Murr. sol.

C. montana L. sol.

Centaurea stenolepis Kern. sol.

Clematis recta L. cop.¹

Convallaria majalis L. sol.

Cytisus ruthenicus Fischer sol. (по соседству, на поляне)

Filipendula hexapetala Gilib. sol. (рядом с поляной)

Fragaria vesca L. sol.

Galium boreale L. sol.

G. spurium L. sol.

Geranium silvaticum L. sol.

Geum urbanum L. sol.

Heracleum sibiricum L. sol.

Inula salicina L. sol.

Lathyrus pannonicus (Jacq.) Garcke sol.

Melampyrum nemorosum L. sp.

Myosotis silvatica (Ehrh.) Hoffm. sol.

Nepeta nuda L. sol.

Nonnea pulla (L.) DC. sol. (рядом на поляне)

Phlomis tuberosa L. sol.

Poa nemoralis L. sol.

Polemonium coeruleum L. sol.

Polygonatum officinale All. sol.

Potentilla alba L. sol.

Primula officinalis (L.) J. E. sol.

Pulmonaria angustifolia L. sol.

Pulmonaria obscura Dum. sol.

Pulsatilla patens (L.) Mill. sol. (рядом на поляне)

Pyrethrum corymbosum (J.) Willd. sol.

Ranunculus cassubicus L. sol.

Rubus idaeus L. sp. gr.

Salvia pratensis L. sol. (рядом на поляне)

Scorzonera purpurea L. sol. (рядом на поляне)

Serratula inermis Gilib. sol.

Stellaria graminea L. (рядом на поляне)

Stipa joannis Cel. sol. (рядом на поляне)

Thymus Marschallianus Willd. sol. (рядом на поляне)

Trisetum sibiricum Rupr. sol.

Veratrum nigrum L. sol.

Veronica chamaedrys L. sol.

V. teucrium L.

Vicia sepium L. sol.

Viola hirta L. sol.

Viola mirabilis L. sol.

Brachythecium salebrosum (Hoffm.) Br. eur.

Рыхлый напочвенный покров образует лесную подстилку мощностью 1 см, состоящую из перегнивших листьев дуба и широколиственного разнотравья. Мертвый покров, повидимому, действует угнетающе на мхи,

которые совершенно отсутствуют на почве, но зато покрывают небольшими клочками дерновин основания стволов дуба или поселяются на старых пнях. Преобладают преимущественно светлозеленые дерновины *Brachythecium salebrosum* (Hoffm.) Br. eur. с незначительными темнозелеными вкраплениями другого мха *Mnium cuspidatum* (L.) Leyss.

В экстразональных условиях на наименее нарушенных северных склонах Герасимова лога, в его северо-западной половине, преобладает ассоциация *Quercus robur* — *Corylus avellana* — *Pulmonaria obscura* — *Aegopodium podagraria*.

Первый ярус составляет дуб 40—45-летнего возраста. Сомкнутость крон 0.3. Второй ярус слагает дуб более молодой (до 30—35 лет; сомкнутость крон 0.5) с примесью *Acer platanoides* L. и более редких: *Populus tremula* L., *Ulmus scabra* Mill., *Salix caprea* L.

В подросте — порослевой дуб и липа, которая после порубки дает теперь поросль от пней; весьма редок порослевой клен *Acer campestre* L.

Довольно густой подлесок состоит из *Corylus avellana* L. и единичных экземпляров *Evonymus europaeus* L., *E. verrucosus* Scop., *Viburnum opulus* L.

В травяном покрове характерны: *Pulmonaria obscura* Dum., *Aegopodium podagraria* L., а также совершенно отсутствующие на плато: *Asarum europaeum* L., *Mercurialis perennis* L., *Carex pilosa* Scop., *Milium effusum* L., *Paris quadrifolia* L., *Adoxa moschatellina* L., *Stachys silvatica* L.

Из прочих растений встречаются:

<i>Aconitum lasiostomum</i> Rchb. sol.	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh. sol.
<i>Actaea spicata</i> L.	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.
<i>Anthriscus silvestris</i> (L.) Hoffm. sol.	<i>Lilium martagon</i> L. sol.
<i>Avenastrum pubescens</i> (Huds.) Jessen. sol.	<i>Melampyrum nemorosum</i> L. sol.
(рядом с поляной)	<i>Melica nutans</i> L. sol.
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. B. sol.	<i>Poa nemoralis</i> L. sol.
<i>Carex montana</i> L. sol.	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All. sol.
<i>Clematis recta</i> L. sol.	<i>P. officinale</i> All. sol.
<i>Convallaria majalis</i> L. sol.	<i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Willd. sol.
<i>Coronilla varia</i> L. sol. (рядом с поляной)	<i>Rubus saxatilis</i> L. sol.
<i>Crepis sibirica</i> L. sol.	<i>Sanguisorba officinalis</i> L. sol.
<i>Dactylis glomerata</i> L. sol.	<i>Scrophularia nodosa</i> L. sol.
<i>Falcaria Rivini</i> Host sol. (рядом с поляной)	<i>Stellaria holostea</i> L. sp.
<i>Galium aparine</i> L. sol.	<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr. sol.
<i>Geranium silvaticum</i> L. sol.	<i>Urtica dioica</i> L. sol.
<i>Geum rivale</i> L. sol.	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh. sol.
<i>G. urbanum</i> L. sol.	<i>V. nigrum</i> L. sol.
<i>Glechoma hederacea</i> L. sol.	<i>Vicia pisiiformis</i> L. sol.
<i>Heracleum sibiricum</i> L. sol.	<i>Viola mirabilis</i> L. sol.
<i>Inula hirta</i> L. sol.	<i>V. rupestris</i> Schmidt sol.
<i>Iris aphylla</i> L. (рядом с поляной).	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn sol.
	<i>Brachythecium salebrosum</i> (Hoffm.) Br. eur.

Травостой покрывает почву на 60—70%. Рыхлый напочвенный покров лесной подстилки мощностью 1 см лишен мхов, которые ютятся лишь у основания стволов деревьев. Всходы семенного дуба нигде не обнаружены.

Растительность северных склонов Герасимова лога наименее нарушена как в отношении порубок, так и выпаса, а, следовательно, является наиболее типичной для изучения растительности в ее более или менее естественном состоянии.

На наименее нарушенных южных склонах Герасимова лога, в его се-

веро-западной половине, насаждение представляет ассоциацию *Quercus robur* — *Corylus avellana* — *Lathyrus vernus*.

Первый ярус составляет дуб 40—45-летнего возраста. Сомкнутость крон 0.4. Второй ярус слагает дуб более молодой (до 30—35 лет; сомкнутость крон 0.5) с небольшой примесью *Acer platanoides* L. В подросте — порослевой дуб, липа, которая после порубки дает в настоящее время поросль от пней, и единичные экземпляры *Pirus communis* L.

Довольно густой подлесок состоит из орешника и единично встречающихся: *Evonymus europaeus* L., *E. verrucosus* Scop., *Viburnum opulus* L.

В травяном покрове характерны: *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Mercurialis perennis* L., *Milium effusum* L. *Stachys silvatica* L.

Из прочих растений встречаются:

<i>Aconitum lasiostomum</i> Rchb. sol.	<i>Lathyrus pisiiformis</i> L. sol.
<i>Asparagus officinalis</i> L. sol. (рядом с поляной)	<i>Melampyrum nemorosum</i> L. sol.
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. B. sol.	<i>Melica nutans</i> L. sol.
<i>Betonica officinalis</i> L. sol.	<i>Pedicularis comosa</i> L. sol. (рядом с поляной)
<i>Campanula trachelium</i> L. sol.	<i>Poa nemoralis</i> L. sol.
<i>Carex echinata</i> Murr. sol.	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All. sol.
<i>C. montana</i> L. sol.	<i>P. officinale</i> All. sol.
<i>Clematis recta</i> L. sol.	<i>Pulmonaria obscura</i> Dum. sol.
<i>Convallaria majalis</i> L. sol.	<i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Willd. sol.
<i>Crepis sibirica</i> L. sol.	<i>Ranunculus polyanthemus</i> L.
<i>Dactylis glomerata</i> L. sol.	<i>R. cassubicus</i> L. sol.
<i>Delphinium cuneatum</i> Stev. sol. (рядом с поляной)	<i>Rubus saxatilis</i> L. sol.
<i>Dracopcephalum Ruyschiana</i> L. sol.	<i>Scrophularia nodosa</i> L. sol.
<i>Echium rubrum</i> Jacq. sol. (рядом с поляной)	<i>Serratula inermis</i> Gilib. sol.
<i>Fragaria vesca</i> L. sol.	<i>Stellaria holostea</i> L. sol.
<i>Festuca sulcata</i> Hack. sol. (рядом с поляной)	<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr. sol.
<i>Geranium silvaticum</i> L. sol.	<i>Veratrum nigrum</i> L. sol.
<i>Geum urbanum</i> L. sol.	<i>Veronica teucrium</i> L. sol.
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench (рядом с поляной)	<i>Vicia pisiiformis</i> L. sol.
<i>Inula salicina</i> L. sol.	<i>V. sepium</i> L. sol.
<i>Koeleria gracilis</i> Pers. sol.	<i>Viola mirabilis</i> L. sol.
	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn sol.
	<i>Brachythecium salebrosum</i> (Hoffm.) Br. eur. sol.

Травостой покрывает почву на 65—70%. Всходов семенного дуба не обнаружено.

Это наименее нарушенное насаждение типично для знакомства с растительностью в ее более или менее естественном состоянии.

Обращает на себя внимание интересное явление, свойственное как южным, так и северным склонам логов в Казацком лесу, а именно: наиболее сохранившаяся, а, следовательно, дающая некоторое представление о первобытном облике леса растительность находится в центральной части логов, в верхней, наиболее удаленной от степи половине логов. По направлению же к степи растительность делается более обедненной: исчезают постепенно орешник, клен, липа, выпадают и такие типично лесные растения, как *Asarum europaeum* L., *Mercurialis perennis* L., *Carex pilosa* Scop. и многие другие. Мне думается, что это явление нельзя объяснить исключительно вмешательством человека.

Несомненно, что и на плато по направлению от центра леса к его восточной границе также имеет место такое обеднение растительности, но точной границе также имеет место гораздо труднее, при общей обедненности обнаружить эту особенность.

(L.) Scop. — стебель большей частью с одним настоящим листом и несколькими щетинковидными верхушечными листочками; *Leontodon hispidus* L. стебель безлистный или с немногими верхушечными листочками; *Hieracium verruculatum* Link — с несколькими листьями на стебле, кверху безлистном. Эта жизненная форма является промежуточной между формой растений с листьями по всей длине вертикального прочного стебля и растениями, образующими только розетки листьев.

Средняя видовая насыщенность остепненных лесных полей — 89 видов на 100 м² — в значительной степени приближается к видовой насыщенности Казахской степи — 100 видов (Алехин, 1935).

При сравнении флористического состава одной из лесных полей и плакорного участка Казахской степи (где мной отмечено на стометровой площадке в травянистом покрове 104 вида) обнаружено 75 видов, общих для обеих площадок, что составляет коэффициент общности 59.5%, даю-

Таблица 2

Сравнительная характеристика аспектов лесных полей и Казахской степи

Аспекты Казахской степи	Аспекты полей в Казахском лесу
5—16 мая	
Желто-лиловый, создаваемый <i>Adonis vernalis</i> L., <i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill., <i>Primula officinalis</i> (L.) Jacq.	Такой же, но с несколько менее компактным составом из <i>Adonis vernalis</i> L., <i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill., но зато с большим присутствием <i>Pulmonaria angustifolia</i> L., <i>Viola hirta</i> L., <i>Draba sibirica</i> (Pall.) Thell.
16—30 мая	
Желтый из <i>Primula officinalis</i> (L.) Jacq., <i>Adonis vernalis</i> L.	Такой же, но с меньшим участием <i>Adonis vernalis</i> L.
30 мая—20 июня	
Лилловый из <i>Salvia pratensis</i> L. с желтовато-белым оттенком из <i>Ranunculus polyanthemus</i> L., <i>Achyrophorus maculatus</i> (L.) Scop., <i>Valeriana rossica</i> P. Smirn., <i>Arenaria stenophylla</i> Ledeb.	Такой же и притом наиболее точно совпадающий со степным аспектом
20 июня—2 июля	
Белый с лилово-желтоватым оттенком из <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam., <i>Filipendula hexapetala</i> Gilib., <i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult., <i>Achyrophorus maculatus</i> (L.) Scop.	Такой же, но с большим, чем на степи, участием <i>Clematis recta</i> L. Кое-где в аспект вкрапливается <i>Melanium nemorosum</i> L. (В тенистой части леса местами белый аспект давала <i>Fragaria vesca</i> L.)
2 июля—22 июля	
Желтый с беловато-лиловым оттенком из <i>Galium verum</i> L., <i>Verbascum lychnitis</i> L., <i>Achillea millefolium</i> L., <i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	Из-за сенокоса точно установить аспект не удалось. Все же, по возможности, <i>Galium verum</i> L. присутствует в недостаточном количестве для того, чтобы давать физиономическую картину.

щий представление о несомненном флористическом сходстве этих лесных полей со степью.

Сравнивая аспекты лесных полей и Казахской степи, следует в основном признать между ними значительное сходство (табл. 2).

Обращает на себя внимание еще один факт, связанный с остепненными лесными полями. Как уже упоминалось выше, часть полей в Казахском лесу использована под культуры посевного дуба. Культуре дуба предшествовала распашка лесных полей и отчасти посевы на них ржи, проса, гречихи, так что распаханые поляны, занятые в настоящее время посевным дубом, представляют залежь, примерно, 5—6-летней давности.

Так же, как и на степи, бурьянная, а затем пырейная стадии являются промежуточным этапом и при восстановлении этих нарушенных лесных полей. По мере роста посевного дуба восстановление их будет, конечно, в значительной степени отклоняться от своего основного пути, но здесь важно отметить именно первоначальные стадии, дающие возможность уловить характер восстановления по степному типу, а, следовательно, и отметить генетическую родственность растительности лесных полей с растительностью плакорных пространств степи.

Таким образом, ряд отмеченных фактов, связанных лишь с одними лесными полями, позволяет увидеть характерные черты высокосовременного, веками сложенного фитоценоза степи, влияние которой еще весьма сильно сказывается на территории, занятой в настоящее время Казахским лесом.

Слабо деградированный чернозем плакорных пространств Казахского леса представляет собой не что иное, как незначительно измененный лесом степной чернозем. Отмеченные наблюдения подводят нас непосредственно к вопросу о происхождении этого леса. Этот вопрос сопрягается с общей проблемой о происхождении дубрав, проблемой весьма сложной и интересной.

Еще академик Коржинский (1891) писал о том, что «дубовые леса могли возникнуть двояким путем: или они возникли на открытых пространствах, или сменили породы еще более светолюбивые, чем дуб». Породами более светолюбивыми, чем дуб, как известно, принято считать лиственницу, березу, сосну и осину. В условиях Казахского леса ни о лиственнице, ни о березе, ни одного дерева которой здесь не найдено, ни о сосне, вообще на черноземах не встречающейся, говорить не приходится. Но может быть Казахской дубраве предшествовала осина? Если бы это было так, то осина в Казахском лесу не была бы таким редким явлением, как в настоящее время. Остается допустить, что Казахский лес возник на открытом пространстве степи. Факт удовлетворительного существования посеянного на лесных полях дубняка вполне подтверждает такую возможность.

Когда-то Казахский лес поселился на открытых плакорных пространствах более обширной Казахской степи с ее, возможно, частично уже облесенными к тому времени логами, особенно на северных склонах, и является фитоценозом позднейшим и более молодым, чем степь.

Он мог возникнуть из занесенных сюда немногих дубков, образовавшихся затем островков молодого леса, который постепенно расширил свои пределы за счет безлесной степи, имея в авангарде степные кустарники. Повидимому, возникновение Казахского леса путем искусственного насаждения не вероятно.

В пользу предположения о позднейшем возникновении леса говорят и отмеченные выше факты: наличие на плато чисто дубового, без примеси других древесных пород, состава, чрезвычайная бедность его типично

лесными видами, очень большая обогащенность флорой, тождественной со степной как по своим жизненным формам, так и по видовой насыщенности. Даже аспекты лесных полян сохранили сходство с аспектами Казацкой степи, а между тем аспекты, или смены красочных физиономических картин, представляют «одно из отличительных свойств степных фитоценозов» (Алехин, 1935). Даже восстановление растительности на нарушенных лесных полянах идет по типу восстановления нарушенной степи, что также указывает на исключительную родственность растительности лесных полян с растительностью плакорных пространств степи.

На историческую молодость Казацкого леса, а, следовательно, и на позднейшее возникновение его на степи указывает отмеченное выше почти полное отсутствие в нем смены древесных пород, которая характерна для лесов, существующих более длительное время.

В слабо деградированном черноземе (на плато в Казацком лесу) со вскипанием на глубине 95 см наблюдается лишь слабое уменьшение мощности гумусового слоя по сравнению с мощным черноземом степи с его вскипанием на глубине 60—70 см. Следовательно, можно заключить, что лес еще не успел деградировать готовый степной чернозем, на котором он поселился.

Близ опушки Казацкого леса, особенно в северо-восточной его части, уже в самой степи встречаются отдельно стоящие дубки, а также группы кустарникового дуба, которые как бы вклиниваются в степь, указывая на наступательное движение леса. Гораздо далее дуба в степи кое-где находятся одиночно попадающиеся деревца *Pirus communis* L.

На восточной границе леса со степью, на опушке, можно наблюдать обильные заросли вишарников [*Cerasus fruticosa* (Pall.) G. Woron.] довольно плотными кольцами окружающие порослевые гнезда молодого дуба. К вишарникам кое-где примешивается терн (*Prunus spinosa* L.) и еще реже *Rosa canina* L. Все эти заросли кустарников, следует, повидимому, считать форпостами леса, надвигающегося на степь, так как, задерживая около себя снег и улучшая условия увлажнения, они своим появлением на степи создают благоприятные условия для поселения в них дуба. Вишарники и терн встречаются кое-где на плато в очень редком подлеске и в глубине леса. В последнем случае, они, очевидно, до некоторой степени являются пережитками, или остатками видов кустарниковой степи, когда-то выполнявшими роль авангарда наступающего на степь леса.

В начале развилка логов Стрелица и Бабкина на склоне юго-восточной экспозиции в лесу развиваются: *Amygdalus nana* L., (заросль — сор. 1-й sp. gr.), *Cerasus fruticosa* (Pall.) G. Woron., *Rosa canina* L., *Genista tinctoria* L. — растения, встречающиеся также на южных типично степных склонах, что опять-таки подтверждает большую родственность территории, занятой лесом, со степью и склоняет нас к выводу, что лес — образование позднейшее, более молодое, и что он поселился на пространствах некогда безлесной, предшествовавшей ему степи.

То обстоятельство, что территория леса сильно изрезана логами с их отвесными стенками, также наводит на мысль, что такая чрезвычайная расчлененность рельефа могла осуществиться только на местности, когда-то представлявшей собой открытые безлесные степные пространства, на которых эрозионные процессы возможны в гораздо больших размерах, чем в лесу.

Наконец, следует обратить внимание на бывший сторожевой курган, возвышающийся почти у самой юго-западной опушки леса. Курган этот можно было использовать для наблюдательных целей тогда, когда рядом

еще не существовал Казацкий лес, совершенно закрывающий в настоящее время вид на Казацкую степь. Сторожевые курганы в древности находились в таких географических пунктах, откуда местность во все стороны была открытой до самого горизонта. И действительно, курган находится на самой высокой точке гребня водораздела между реками Млодаты и Полной. Но позднее лес, появившийся на степи, постепенно распространяясь, почти вплотную подошел к кургану.

Таким образом, основываясь на фактах, мы должны прийти к заключению, что Казацкий лес, поселившийся когда-то на открытом степном пространстве, представляет фитоценоз исторически более молодой, чем степь.

Не менее интересен вопрос о причинах отсутствия в Казацком лесу на водораздельных пространствах развитого подлеска. Одной из причин, лесу имеет в этом отношении лишь второстепенное значение. Более серьезного внимания заслуживает недостаточное увлажнение, имеющее место на плато в Казацком лесу. Степные дубравы находятся в климатических условиях, при которых испаряемость несколько превышает осадки; так, по Высоцкому (1924), отношение средних годовых количеств выпадающих осадков к средним годовым количествам испаряемости в лесостепи не достигает единицы. Вследствие этого наблюдается закономерность: дубовые леса внедряются в северную окраинную полосу степной зоны преимущественно вдоль водоразделов, т. е. оказываются приуроченными к наиболее возвышенным пунктам; они находятся там в условиях местобитания, приближающихся к вертикально-зональным, при которых количество осадков увеличивается, а количество тепла и испаряемости понижается (Высоцкий, 1913).

Нахождение на Донском кряже островной дубравы, описанной Маховым и Лавренко (1927), подтверждает преимущества поселения дубрав в лесостепной полосе именно на водораздельных пространствах. Казацкий лес находится не только на водоразделе рек Млодаты и Полной, но даже на гребне этого водораздела; таким топографическим положением, очевидно, компенсируется превышение испаряемости над осадками, свойственное лесостепной полосе. Следовательно, в условиях существования Казацкого леса некоторая недостаточность увлажнения отнюдь не исключает возможности появления развитого подлеска. Последний встречается на плато даже в наиболее ксерофильных Валуйских дубравах, а в Корочанских, Ново- и Старо-Оскольских дубравах весьма обычен не только развитый подлесок, но и сами эти дубравы имеют более сложную форму и смешанный состав, т. е. богаче Казацкого леса. А между тем по мере движения с юго-востока к северо-западу климатические условия становятся более благоприятными, в частности, ослабевает и угасает влияние юго-восточных суховея.

Почему же в таком случае Казацкий лес, который должен быть более гидрофильной дубравой по сравнению с Валуйскими или ближайшими к нему Корочанскими, Ново- и Старо-Оскольскими дубравами, не обладает сложной формой и смешанным составом? В чем суть такого, на первый взгляд, парадоксального явления?

Вероятнее всего, что обедненность плакорной растительности Казацкого леса, выражающаяся в отсутствии развитого подлеска и пр., обусловлена причиной исторического характера. Казацкий лес является особым типом исторически молодой лесостепной дубравы, сравнительно недавно возникшей на бывших степных пространствах. С этой точки зрения вполне

понятен его чисто дубовый состав, чрезвычайная флористическая острепленность, бедность типично лесными видами; понятно наличие более богатой растительности в самом Казацком лесу, но в экстраординарных условиях.

Лес, когда-то впервые появившийся в северо-западной половине Герасимова лога, еще до облесения плакорных степных пространств, является исторически более взрослым, чем лес на плато, а, следовательно, более сложным по форме и смешанным по составу. В недалеком прошлом он был еще сложнее и богаче, но затем значительно пострадал от вырубки. Вероятно, в этой наиболее глухой части Герасимова лога появились в свое время пионеры дубового леса, которые поднялись на плато и постепенно заняли открытые безлесные пространства, образовав массив нынешней Казацкой дубравы. Деградированность здешних почв, несравненно большая, чем на плато, также подкрепляет правдоподобность такого предположения.

Исследование Казацкого леса представляет некоторый интерес и в связи с тем, что эту дубраву, сохранившуюся, как заповедную, среди распаханых пространств Центрально-Черноземной области, следует до некоторой степени рассматривать в качестве одного из уцелевших естественных островов растительности, имеющих полевозащитное значение.

Несмотря на общую расчлененность рельефа, благоприятствующую развитию эрозии почвы, в Казацком лесу не наблюдается таких резких эрозионных процессов, как на открытой безлесной и особенно распаханной территории.

Некоторые растения, свойственные этой лесостепной дубраве, можно использовать для внедрения в полевозащитные лесонасаждения, создаваемые ныне для обеспечения высоких и устойчивых урожаев в степных и лесостепных районах Европейской части Советского Союза.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е х и н В. В. Очерк растительности и ее последовательной смены на участке «Стрелецкая степь под Курском». — Тр. СПб. об-ва естествоисп., 1909, вып. 1—4.
- А л е х и н В. В. Казацкая степь Курского уезда в связи с окружающей растительностью. — Тр. СПб. об-ва естествоисп., 1910.
- А л е х и н В. В. Проблема фитоценоза и некоторые новые фактические данные. — Уч. зап. МГУ, 1935.
- А л е х и н В. В. Центрально-черноземные степи, Воронеж, 1934.
- Б а р а н о в с к а я З. и Д и к Н. Геоморфологический очерк левобережья р. Сейма к югу от г. Курска. — Землеведение, 1934, вып. 2.
- В а л ь т е р Г. и А л е х и н В. Основы ботанической географии, Биомедгиз, 1936.
- В ы с о ц к и й Г. Н. О дубравах в Европейской России и их областях. — Лесной журнал, 1913, вып. 1—2.
- В ы с о ц к и й Г. Н. Лесоводные очерки. — Зап. Белорусск. гос. ин-та с. х., 1924, вып. 4.
- Г р о с с е т Г. Э. Материалы по изучению лесов Воронежской губ. Леса б. Валуйского уезда. — Тр. н.-и. ин-та при Воронеж. ун-те, 1928, № 2.
- Г р о с с е т Г. Э. Некоторые данные о дубравах юго-западной части б. Воронежской и юго-восточной части б. Курской губ. — Там же, 1929, № 3.
- К о р ж и н с к и й С. И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. — Тр. об-ва естествоисп. при Каз. ун-те, 1891, вып. 6.
- М а х о в Г. и Л а в р е н к о Е. Почвоведение и геоботаника. — Почвоведение, 1927, № 1.

ФЛОРА СТЕПЕЙ СЕЛЕНГИНСКОГО РАЙОНА

В. М. КУЗНЕЦОВ

На территории Главного ботанического сада, наряду с другими экспозициями флоры различных ботанико-географических районов СССР, должна быть построена экспозиция флоры Сибири с ее характерными эколого-флористическими элементами. Эта работа потребует введения в культуру большого количества видов растений, типичных по своим приспособительным признакам и одновременно обладающих свойствами, полезными для народного хозяйства. Таким образом, при создании экспозиции разрешается задача теории и практики акклиматизации, обогащения нашей флоры новыми культурными растениями.

В 1941 г. нами была изучена флора степей Селенгинского района. Материалы, полученные во время экспедиции, показали, что флора этого района богата типичными для степей и перспективными для хозяйства видами (*Agropyrum cristatum*, *Medicago falcata*, *Lilium tenuifolium* и др.), которые отвечают отмеченным требованиям, предъявляемым к растениям, вводимым в культуру, и могут быть использованы при устройстве экспозиции флоры Сибири.

Работа по изучению степной и лесостепной части Селенгинского района Бурят-Монгольской Республики была сосредоточена в пределах площади, простирающейся от Гусиного озера до р. Селенги. Эта территория входит в состав Селенгинской Даурии, представляющей собой восточное продолжение нагорной Азии с приплюснутыми куполообразными хребтами, не достигающими линии постоянного снега (Обручев, 1929).

Касаясь геоморфологических особенностей этого района Даурии, Прасолов (1927) отмечает, что его поверхность «состоит из ряда тектонических долин (грабен) и невысоких второстепенных хребтов, что и обуславливает его физико-географический облик, определяемый понятием «лесостепь». Вершины горных хребтов в этой части Селенгинского района достигают 900—1000 м; дно долин располагается на высоте 500—570 м над уровнем моря. Климат района резко континентальный, с большими амплитудами колебаний годовых и суточных температур, незначительными осадками зимой, а также весной и более обильными летом. По данным местной метеорологической станции за 25 лет температура зимы в среднем равняется -23.1° , весны -0.5° , лета $+17.8^{\circ}$, осени -5° . Самый холодный месяц — январь (-25.7°), самый жаркий — июль ($+19.7^{\circ}$); средняя годовая температура -1.9° . Годовая сумма осадков около 200 мм. Незначительные по общему количеству, осадки крайне неравномерно распределяются по сезонам: зимой выпадает 6% годового количества, весной — 6.7, летом 67.6, осенью — 19.7.

Вследствие такого распределения осадков запасы воды в почве к началу весны и в течение всего вегетационного периода крайне незначительны. Ранней весной наблюдаются случаи физиологической сухости почвы, когда корневая система находится еще в условиях отрицательной температуры и не может всасывать воду, а надземная часть растений под влиянием теплого воздуха уже трогается в рост и требует обильного притока воды для испарения. Такое состояние водного режима ведет к выпадению растений некоторых видов и изреживанию травостоя (Кузнецов, 1945).

В районе изучаемых нами степей водный режим является ведущим фактором, обуславливающим преобладание наиболее засухоустойчивых видов в растительном покрове, который вследствие этого приобретает ксерофильный облик.

Расчлененность района на горные хребты и долины, его континентальный климат с осадками, выпадающими часто в форме ливней, служит причиной того, что почвы района отличаются значительным разнообразием и резкой сменяемостью в пространстве. Почвенный покров положительных частей рельефа сформировался главным образом на зернистом элювии гранитов и гнейсов; массивы этих горных пород подходят иногда совсем близко к дневной поверхности, особенно на вершине хребтов, покрытых хвойными лесами с господством сосны. По склонам, ниже лесной зоны, эти почвы представляют собой щебневатые и светлокаштановые разности.

На плато невысоких увалов и на нижних частях горных хребтов наблюдаются более темно окрашенные почвы, покрытые хорошо сформировавшимися фитоценозами травяной степи. На шлейфах склонов и по дну долин почвенный процесс развивался на аллювиальных отложениях, вызванных ливнями, смывающими мелкие продукты распада горных пород с поверхности склонов. На этих отложениях сформировались темнокаштановые и черноземовидные почвенные разности с довольно богатой степной растительностью, состоящей из злаков с примесью бобовых и разнотравья.

По топографическому положению и экологическим признакам описываемую степь можно разделить на равнинную и нагорную, а по ботаническому составу и структуре фитоценозов и ту и другую следует отнести к настоящим дерновинно-злаковым степям (Лавренко, 1940). Эдификаторами этих степей являются дерновидные злаки, среди которых господствующее положение занимают *Stipa capillata*, *Diplachne squarrosa*, *Festuca sulcata* и *Koeleria gracilis*. Это четырехзлаковая степь в понимании Смирнова (1912), Ревердатто (1931) и Куминовой (1937). К злаковой основе указанных степей примешивается разнотравье. На равнинах и по склонам шлейфов ботанический состав разнотравья довольно разнообразен, вследствие чего эту часть степи мы относим к дерновинно-злаковой богаторазнотравной. Примесь разнотравья по нагорьям менее значительна, поэтому расположенную по ним растительность мы относим к дерновинно-злаковой бедноразнотравной степи. На одной части богаторазнотравной степи господствующее положение занимает ковыльно-разнотравная ассоциация, на другой — ковыльно-полынно-разнотравная, где, кроме злаковых, в состав преобладающих видов входят *Artemisia frigida* и *A. scoparia*, как это видно из приведенного списка (табл. 1).

В этом списке все виды степной флоры по ксерофитности объединяются в четыре группы: эуксерофиты, мезоксерофиты, ксеромезофиты и мезофиты. Степень ксерофитности устанавливалась на основании морфоло-

Таблица 1
Флористические группы богаторазнотравной степи по ксерофитности

Р а с т е н и я	Ксе-рофит-ность	Ковыльно-разнотравная ассоциация		Ковыльно-полынно-разнотравная ассоциация	
		Обилие по Друдэ	Встречаемость по Раункиеру	Обилие по Друдэ	Встречаемость по Раункиеру
I. Хамефиты					
а) Кустарнички					
<i>Caragana pygmaea</i> DC	#	sol.	10	sol.	8
б) Полукустарнички					
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	#	—	—	cop.	40
<i>A. scoparia</i> W. et. K.	+	—	—	sol.	15
II. Гемикриптофиты					
а) Дерновинные злаки (плотнокустовые)					
<i>Agropyrum cristatum</i> (L.) Gaertn. . .	△	cop.	27	cop.	25
<i>Diplachne squarrosa</i> Maxim (Trin.) . .	#	cop.	50	cop.	40
<i>Festuca sulcata</i> Hack	#	cop.	50	sol.	10
<i>Koeleria gracilis</i> Pers	#	cop.	25	cop.	20
<i>Lasiagrostis splendens</i> (Kunth.) Trin. . .	#	cop.	40	—	—
<i>Stipa capillata</i> L.	#	cop.	80	cop.	50
б) Рыхлокустовые					
<i>Festuca pratensis</i> Huds	↑	—	—	sol.	5
<i>F. rubra</i> L.	↑	sol.	6	—	—
в) Бобовые					
<i>Astragalus adsurgens</i> Pall.	△	sol.	10	sol.	8
<i>Medicago falcata</i> L.	↑	—	—	sol.	8
<i>Thermopsis lanceolata</i> R. Br.	+	sp.	17	—	—
г) Разнотравье					
<i>Aster alpinus</i> L.	△	cop.	40	—	—
<i>Bupleurum scorzonrifolium</i> Willd . .	+	—	—	sp.	12
<i>Dracocephalum moldavicum</i> L. . . .	△	—	—	sol.	6
<i>Erysimum altaicum</i> C. A. M.	△	—	—	sol.	4
<i>Galium verum</i> L.	↑	sol.	8	—	—
<i>Kochia Sieversiana</i> (Pall.) C. A. M. . .	#	—	—	sol.	10
<i>Leucanthemum sibiricum</i> DC.	↑	—	—	sp.	14
<i>Linum perenne</i> L.	△	—	—	sol.	4
<i>Panzeria lanata</i> Pers	#	sp.	20	—	—
<i>Potentilla canescens</i> Bess	#	sp.	20	—	—
<i>P. multifida</i> L.	+	—	—	sol.	8
<i>P. tanacetifolia</i> Willd.	↑	—	—	sol.	10
<i>Pulsatilla Turczaninowii</i> Kryl. et. Serg.	+	—	—	sol.	4
<i>Ranunculus proinquus</i> C. A. M. . . .	↑	sol.	10	—	—
<i>R. repens</i> L.	↑	—	—	sol.	6
<i>Salsola collina</i> Pall	#	sp.	18	—	—
<i>S. ruthenica</i> Iljin	#	sol.	6	—	—
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	↑	sol.	6	—	—
<i>Senecio campestris</i> DC.	↑	—	—	sol.	4
<i>Sisymbrium polymorphum</i> (Murr.) Roth.	△	—	—	sol.	8
<i>Statice speciosa</i> L.	#	—	—	sp.	12
<i>Stellaria dichotoma</i> L.	↑	sol.	6	—	—
<i>Thalictrum petaloideum</i> L.	↑	sol.	8	—	—

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Р а с т е н и я	Ксерофитность	Ковыльно-разнотравная ассоциация		Ковыльно-полынно-разнотравная ассоциация	
		Обилие по Друде	Встречаемость по Раункиеру	Обилие по Друде	Встречаемость по Раункиеру
<i>Urtica cannabina</i> L.	△	sol.	8	—	—
<i>Veronica incana</i> L.	+	cop.	25	sol.	10
III. Крптофиты (геофиты)					
а) Корневищные злаки и осоки					
<i>Agropyrum repens</i> (L.) P. B.	↑	—	—	sol.	10
<i>Aneurolepidium pseudoagropyrum</i> (Trin.) Nevski	#	sp.	20	—	—
<i>Carex supina</i> Wahlb.	+	sol.	10	cop.	20

эуксерофиты; △ ксеромезофиты;
+ мезоксерофиты; ↑ мезофиты.

гических особенностей видов и приуроченности их к тем или иным экологическим условиям.

В составе растительного покрова богаторазнотравной степи отмечено 42 вида, из которых 15 видов было найдено в ковыльно-разнотравной ассоциации и 18 видов — в ковыльно-полынно-разнотравной; кроме того, как в той, так и в другой ассоциации было отмечено 9 общих видов: *Stipa capillata*, *Diplachne squarrosa*, *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*, *Agropyrum cristatum*, *Veronica incana*, *Carex supina*, *Caragana pygmaea*, *Astragalus adsurgens*.

Для описываемой степи характерно, что представители настоящих ксерофитных растений (эуксерофиты): *Stipa capillata*, *Koeleria gracilis*, *Diplachne squarrosa*, *Festuca sulcata*, *Salsola collina* и т. д. встречаются вместе с мезофитами: *Agropyrum repens*, *Sanguisorba officinalis*, *Ranunculus repens* и т. д. Возможность такого совмещения экологически различных растений объясняется, главным образом, резкими изменениями климатических условий по сезонам года.

При группировке видов по жизненным формам мы придерживаемся классификации Раункиера (Raunkiaer, 1905), как наиболее разработанной и общепринятой.

В составе равнинной степи найдено только 3 вида, которые относятся к хамефитам (7% общего количества видов этой степи); столько же видов найдено из группы криптофитов (геофитов). Подавляющее большинство видов относится к гемикриптофитам (86%). Это основная жизненная форма степей; к ней относятся эдификаторы дерновинных злаков: *Stipa capillata*, *Diplachne squarrosa*, *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*, *Agropyrum cristatum* и др., наиболее важные виды из бобовых: *Medicago falcata* и *Astragalus adsurgens* и разнотравья: *Potentilla canescens*, *Panzeria lanata*, *Aster alpinus*, *Salsola collina*.

На основании процентных отношений ксерофитных видов к общему количеству видов, входящих в состав фитоценозов, устанавливалась их «степистость» в понимании Крылова (1913). Степень ксерофитности основных ассоциаций дерновинно-злаковых богаторазнотравных степей, расположенных по равнинам, представлена в табл. 2.

Т а б л и ц а 2

Ксерофитность флоры богаторазнотравной степи

Флористические группы	Ковыльно-разнотравная ассоциация (в %)	Ковыльно-полынно-разнотравная ассоциация (в %)
I. Хамефиты	100.0	100.0
II. Гемикриптофиты:		
а) дерновинно-злаковые	100.0	87.5
б) бобовые	100.0	50.0
в) разнотравные	58.3	76.5
III. Крптофиты (геофиты):		
а) корневищные злаки и осоки	100.0	50.0

Ксерофитность растительного покрова ковыльно-разнотравной ассоциации несколько выше, чем ковыльно-полынно-разнотравной ассоциации; видовая насыщенность этих ассоциаций почти одинаково значительна. Фоновыми и дернообразующими видами ковыльно-разнотравной ассоциации являются *Stipa capillata*, *Diplachne squarrosa*, *Koeleria gracilis*, *Festuca sulcata*.

Эти виды вместе с некоторой примесью *Agropyrum cristatum*, *Lasiagrostis splendens* и разнотравьем образуют в разных частях ассоциации неодинаково плотный, но всюду разомкнутый травостой с покрытием (задернованностью) 50—75%. И только в тех местах, где *Diplachne squarrosa* имеет почти сплошные заросли, покрытие травостоя достигает до 100%.

Некоторые виды злаковых образуют кочковатую дернину; особенно этим отличается чий (*Lasiagrostis splendens*).

Из бобовых в ковыльно-разнотравной ассоциации встречаются ценные в кормовом отношении виды *Medicago falcata* и *Astragalus adsurgens*; к бобовым этой ассоциации относится и *Thermopsis lanceolata*; он обладает одновременно ядовитым и лекарственным свойствами, являясь надежным отхаркивающим средством, заменяющим корни ипекакуаны и других импортных медикаментов.

Разнотравье размещается между дерновинами злаковых растений единичными экземплярами и при довольно высокой встречаемости имеет небольшое обилие.

Ковыльно-полынно-разнотравная ассоциация отличается той особенностью, что в составе ее травостоя почти незаметно *Lasiagrostis splendens*, что свидетельствует о низком уровне грунтовых вод, о нормальной скважности почвенного покрова и отсутствии в нем избыточных запасов солей. Травостой и этой ассоциации разомкнутый с покрытием 60—85%, изредка достигающим до 100%.

Растительный покров отмеченных нами ассоциаций равнинных степей является основным фондом пастбищных угодий: среди растений этой ассоциации встречаются такие кормовые травы, как *Aneurolepidium pseudoagropyrum* и *Agropyrum cristatum*, который можно рекомендовать в качестве компонента травопольной системы; но урожайность пастбищ в настоящее время настолько низкая, что, несмотря на хорошую поеда-

мость отдельных видов травостоя (Кузнецов, 1941, Дроздов, 1938), для прокормления одной головы крупного рогатого скота в течение пастбищного сезона требуется не менее 8—10 га. Дефицит пастбищного корма в степных районах Бурят-Монгольской республики обостряется еще продолжительностью пастбищного периода, который бывает здесь не менее 6 месяцев (Ржановский, 1935), а в отдельных случаях и круглый год (Святогор, 1943).

Дерновинно-злаковая бедноразнотравная степь расположена в нагорной части описываемого района. Она состоит преимущественно из ауксерофитных дерновинных злаков с примесью ограниченного количества разнотравья, как это видно из табл. 3.

Таблица 3

Флористические группы бедноразнотравной степи по ксерофитности

Р а с т е н и я	Ковыльно-разнотравная ассоциация		
	Ксерофитность	Обилие по Друде	Встречаемость по Раункиеру
I. Хамефиты			
а) Кустарнички			
<i>Caragana pygmaea</i> DC.	#	sp.	15
б) Полукустарнички			
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	#	sp.	20
<i>Oxytropis myriophylla</i> (Pall.) DC.	#	sp.	20
<i>Potentilla subacaulis</i> L.	#	sp.	20
II. Гемикриптофиты			
а) Дерновинные злаки			
<i>Diplachne squarrosa</i> (Trin.) Maxim.	#	cop.	25
<i>Festuca sulcata</i> Hack.	#	sp.	18
<i>Koeleria gracilis</i> Pers.	#	cop.	30
<i>Poa botryoides</i> Trin.	#	cop.	40
<i>Stipa capillata</i> L.	#	sol.	10
б) Разнотравье			
<i>Alyssum desertorum</i> Steph.	+	sp.	20
<i>Arenaria longifolia</i> M. B.	+	sp.	15
<i>Aster alpinus</i> L.	+	sp.	12
<i>Convolvulus Ammani</i> Desr.	#	sol.	8
<i>Dianthus versicolor</i> Fisch.	+	sol.	10
<i>Papaver nudicaule</i> L.	△	sol.	10
<i>Potentilla bifurca</i> L.	△	sp.	15
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	+	sp.	18
<i>Salsola collina</i> Pall.	#	sol.	10
<i>Thymus serpyllum</i> L.	#	sp.	18
<i>Orostachys spinosa</i> (L.) C. A. M.	#	sp.	18
<i>Veronica incana</i> L.	+	sol.	10
III. Крпптофиты (геофиты)			
<i>Allium leucocephalum</i> Turcz.	△	sp.	18
<i>Lilium tenuifolium</i> Fisch.	#	sol.	10

ауксерофиты;
+ мезоксерофиты;
△ ксеромезофиты.

В структуре фитоценозов бедноразнотравной степи ясно выражены синузии эфемеров и эфемероидов, которые рано весной появляются, быстро совершают цикл своего развития и отсыхают, оставляя после себя оголенные места между дерновинами злаков. Создается разомкнутый травостой с покрытием не более 50%.

Значительная часть видов, входящих в состав этой степи, приурочена к грубоскелетному и щебневатому почвенному покрову, занимающему значительную часть склонов. К таким петрофильным видам относятся: *Caragana pygmaea*, *Potentilla subacaulis*, *Thymus serpyllum*, *Lilium tenuifolium*, *Aster alpinus* и др.

Следует сказать, что петрофильные свойства *Caragana pygmaea* настолько ясно выражены, что это растение можно использовать для закрепления осыпей и барханных песков.

Луковицы *Lilium tenuifolium* съедобны, а надземные части этого растения в цветущем состоянии — декоративны.

Среди разнотравья нагорных степей значительное место занимают горно-степные виды, генетически связанные с монгольской флорой: *Poa botryoides*, *Convolvulus Ammani*, *Artemisia frigida* и др. Все эти растения имеют кормовое значение, особенно *Poa botryoides*.

Бедноразнотравные нагорные степи представляют собой скудные пастбища, которые используются ранней весной, главным образом для выпаса овец.

Высота травостоя этих степей — 10—20 см, производительность — около 2 ц сухой массы с 1 га. Аналогичные степи Бурят-Монголии Назаров (1934) относит к наиболее засушливым степям. Их ничтожно малый урожай объясняется неблагоприятными экологическими условиями — недостатком воды и грубыми, часто каменистыми почвами, содержащими весьма скудный запас питательных веществ. Крайне незначительный запас воды в почве этих степей дал повод некоторым исследователям высказать предположение, что мелкотравье горных степей может ограничиваться той влагой, которая осаждается из облаков при прохождении их над горными вершинами. Это предположение, повидимому, в какой-то мере соответствует действительности, иначе трудно объяснить возможность получения даже тех урожаев, которые отмечены выше.

Для степей Селенгинского района характерно, что в состав их фитоценозов входят синузии, последовательно сменяющиеся во времени: рано весной появляются эфемеры и эфемероиды: *Draba nemorosa*, *Allium leucocephalum*, *Alyssum desertorum*, *Pulsatilla patens*, *Lilium tenuifolium*, *Potentilla subacaulis*.

Несколько позже в травостой вступает *Carex supina*, *Poa botryoides*, *Papaver nudicaule* и др.; вслед за этими растениями появляются *Koeleria gracilis*, *Diplachne squarrosa*, *Festuca sulcata* и другие представители злаковых растений. Почти одновременно с ними появляются полынь и прочие компоненты степных фитоценозов. В соответствии с динамикой травостоя в течение сезона изменяются его густота и запас зеленой массы для хозяйственного использования.

ВЫВОДЫ

1. Вследствие низкого уровня грунтовых вод, незначительного количества атмосферных осадков и особенностей их распределения господствующее положение в фитоценозах Селенгинских степей занимают ксерофиты, образующие разомкнутый травостой.

2. Основными эдификаторами исследованных степей являются дерновинные злаки, среди которых диффузно размещаются разнотравье и бобовые.

3. Селенгинские степи характеризуются ясно выраженным наличием синузий, сменяющихся во времени; в соответствии с этим изменяется запас растительной массы, пригодной для пастбища.

4. На основании изучения флоры Селенгинских степей в природных условиях можно наметить из ее состава для экспозиции Главного ботанического сада АН СССР следующие наиболее перспективные виды: *Agropyrum cristatum*, *Poa botryoides*, *Medicago falcata*, *Astragalus adsurgens*, *Thermopsis lanceolata*, *Lilium tenuifolium*, *Caragana pygmaea*.

ЛИТЕРАТУРА

- Дроздов И. П. Кормовые растения естественных сенокосов и пастбищ Бурят-Монголии, 1938.
- Крылов П. Н. Степи западной части Томской губ. — Тр. почвенно-ботан. экспед. по исслед. колонизац. районов Азиатской России, т. II. Ботанич. исслед., 1913.
- Кузнецов В. М. Поедаемость отдельных видов растений крупным рогатым скотом и овцами. — Тр. Бурят-Монг. зовет. ин-та, 1941, вып. 2.
- Кузнецов В. М. Улучшение лугов в Бурят-Монгольской АССР, Бурмонгиз, 1945.
- Куминова А. В. Степи Забайкалья и их место в ботанико-географическом районировании Даурии, 1937.
- Лавренко Е. М. Степи СССР. — «Растительность СССР», М.—Л., 1940, т. II.
- Назаров М. И. Основные типы растительности Бурят-Монгольской АССР и их кормовое значение. — Бот. журн. СССР, 1934, № 1.
- Обручев В. А. Селенгинская Даурия. Орографический и геологический очерк, изд. Троицко-Савского отд. Гос. геогр. об-ва в г. Троицко-Савске, 1929.
- Прасолов Л. И. Южное Забайкалье. Почвенно-географический очерк, изд. АН СССР и Госплана Бурят-Монгольской АССР, 1927.
- Ржановский Н. В. Улучшение лугов и пастбищ в Восточной Сибири, 1935.
- Ревердатто В. В. Растительность Сибири. Естественно-исторические условия с.-х. производства Сибири, ч. 3, Новосибирск, 1931.
- Святогор В. А. Некоторые вопросы кормодобывания в Бурят-Монгольской АССР, Улан-Удэ, 1943.
- Смирнов В. И. Растительность Троицко-Савского и Селенгинского уездов, 1912.
- Rauvikaer C. Types biologiques pour la géographie botanique. Oversigt over det nöl. Danske videns Kaberbesselskabs Vorhandlinger, 1905, № 5, Kobenhavn.

ТИПЫ СОЦВЕТИЙ У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА ROSOIDEAE СЕМЕЙСТВА ROSACEAE И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ПРИЦВЕТНИКОВ

М. А. РОЗАНОВА

Изучая изменчивость некоторых признаков представителей подсемейства Rosoideae, мы обратили внимание на типы соцветий у видов родов *Fragaria*, *Potentilla*, *Alchimilla*, *Rosa* и *Rubus*, а также на изменение формы прицветников в нижней и верхней частях цветоносов. Мы полагали, что сравнительное изучение ряда признаков, в том числе типа соцветий и формы прицветников, даст нам некоторый материал к выяснению путей эволюции этих родов. Поскольку в экспозиции Главного ботанического сада был намечен показ филогении земляники, малины и роз, наш сравнительный анализ признака соцветий мог быть полезен для этой цели.

ТИПЫ СОЦВЕТИЙ В РОДАХ FRAGARIA, POTENTILLA, ALCHIMILLA, ROSA и RUBUS

Многие авторы, описывающие морфологические признаки у представителей подсемейства Rosoideae, различно характеризуют встречающиеся в этом подсемействе типы соцветий. Энглер и Прантль [Engler u. Prantl, 1894; семейство Rosaceae обработано Фокке (Focke)] не дают определения типа соцветий для всего подсемейства Rosoideae, а говорят лишь, что соцветия весьма различны (стр. 27). Для видов рода *Potentilla* они указывают, что «цветы или одиночные, или чаще собраны щитковидно на метельчато разветвленном стебле» (стр. 34); для видов рода *Rubus*: «цветы одиночные или в кистевидных или в метельчатых соцветиях». По Хэги [Hegi; семейство Rosaceae обработано Келлером (Keller) и Гамсом (Gams)], цветы у *Fragaria* собраны в малоцветковые ложные зонтики (стр. 895); соцветие у *Potentilla* кистевидно-метельчатое, кажущийся дихазий (стр. 809); у *Alchimilla* — ложно-зонтиковидное (стр. 943); у *Rosa* соцветия «кистевидные до метельчатых, иногда зонтиковидные, сокращенные или редуцированные до одного цветка» (стр. 977); у *Rubus* — кистевидные или метельчатые (стр. 759).

В X томе «Флоры СССР» (подсемейство Rosoideae обработано Юзеничуком, 1941) делаются в большинстве случаев не вполне ясные определения соцветий. Для видов рода *Fragaria* говорится: «цветы в щитковидных немногочетковых или довольно многоцветковых соцветиях» (стр. 58); для *Potentilla*: «цветы одиночные или чаще в щитковидно метельчатых или ложно-зонтиковидных соцветиях» (стр. 78); для *Alchimilla*:

«цветы на цветоножках небольшие, обоеполые, собраны в рыхлые или плотные клубочки, расположенные в общем щитковидно-метельчатом соцветии» (стр. 289); для *Rosa*: «цветы одиночные или в конечных зонтиковидно-метельчатых соцветиях» (стр. 431); для *Rubus*: «цветы одиночные или в кистевидных дихазиях, простых или сложных» (стр. 5).

В определителе Маевского (1940) для родов *Fragaria* и *Rubus* имеется лишь указание, что «цветы большей частью крупные или довольно крупные, одиночные или собранные в негустые соцветия» (стр. 419); для некоторых видов рода *Potentilla* дается определение типа соцветия как щитковидно-метельчатого (стр. 434); соцветие *Alchimilla* определяется тоже как щитковидная метелка (стр. 120).

Во «Флоре Алтая и Томской губернии» (Крылов, 1903) соцветие видов *Potentilla* определяется или как метельчатое (т. II, стр. 374), или как щитковидное (стр. 372); для *Alchimilla* — как метельчатое (стр. 403), для *Rubus caesius* — как щитковидная метелка (стр. 409).

Как видно из этих данных, наиболее часто соцветие в подсемействе *Rosoideae* определяется как щитковидное, метельчатое, иногда как кистевидное или зонтиковидное. Эти определения говорят за то, что типы соцветий неясны и неопределенны.

Челяковский (Čelakovsky, 1892, 1893), Веленовский (Velenovsky, 1910) и другие крупные морфологи указывают, что во многих случаях (очевидно, и для подсемейства *Rosoideae*) определение типа соцветия представляет большие трудности. Причина заключается в том, что, во-первых, типичные формы соцветий встречаются не часто, обычно наблюдаются различные отклонения от основных типов; во-вторых, основные типы соцветий могут переходить один в другой; например, одни типы ботрических или цимозных соцветий могут переходить в другие, ботрические соцветия могут переходить в цимозные и обратно. Эти последовательные изменения формы соцветий могут в результате привести к тому, что основной тип соцветий будет совершенно неясен. Так, соцветие, которое носит иногда название ложной кисти, может внешне походить на настоящую кисть, но в действительности резко отличается от нее по своему происхождению. Метельчатое соцветие может быть по происхождению как ботрическим, так и цимозным и т. д.

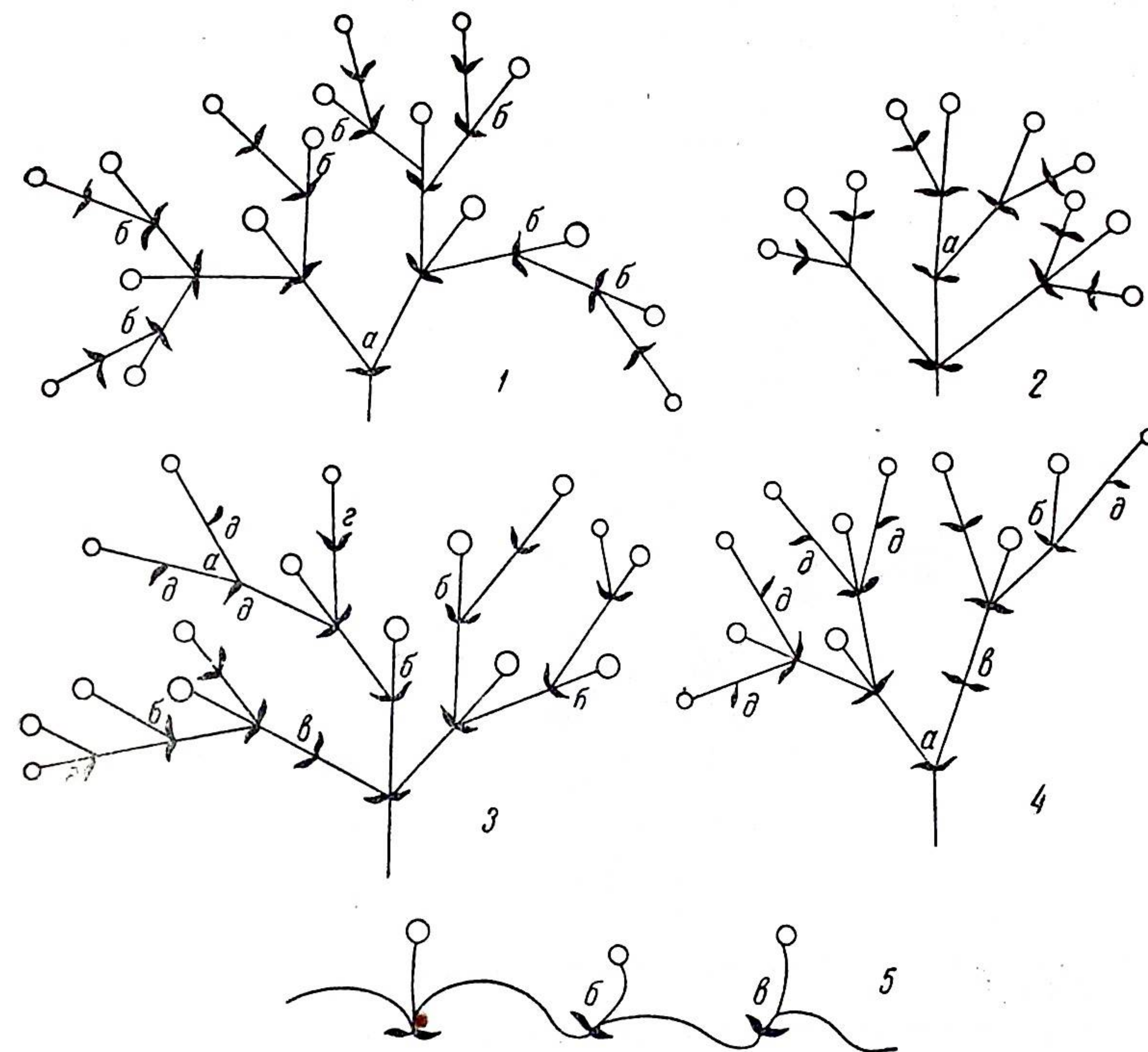
Не касаясь классификаций соцветий и описания их типов [Челяковский, 1892, 1893, Веленовский, 1910, и др.], мы пользуемся в дальнейшем изложении обычно принятыми названиями соцветий, которые приводятся в морфологических сводках, например у Веленовского.

Что касается описания типов соцветий в родах *Fragaria*, *Potentilla*, *Alchimilla*, *Rosa* и *Rubus*, то наиболее правильно определены соцветия для некоторых родов подсемейства *Rosoideae* в старой работе Видлера, написанной почти сто лет назад (Wydler, 1851). Определения Видлера мы сообщаем при разборе наших данных.

В роде *Fragaria* тип соцветий был нами изучен на 50 экземплярах каждого вида у 5 видов: *Fragaria vesca* L., *F. viridis* Duch. (рис. 1, 1), *F. orientalis* Los. (рис. 1, 2), *F. moschata* Duch. и *F. virginiana* Duch.¹ У всех изученных видов соцветие представляет вполне ясно выраженный дихазий (трех- до шестиярусный). Наиболее простой и правильный дихазий (трех- до четырехъярусный) встречается у *Fragaria vesca*.

¹ Кроме того, по всем годам соцветия многих видов были просмотрены по гербарии.

В дихазияльных соцветиях у видов *Fragaria* наблюдаются следующие явления редукции: 1) редукция терминального цветка (на рисунке отмечено буквой *a*); 2) редукция одной боковой ветви (*b*). Последний тип редукции встречается весьма часто.



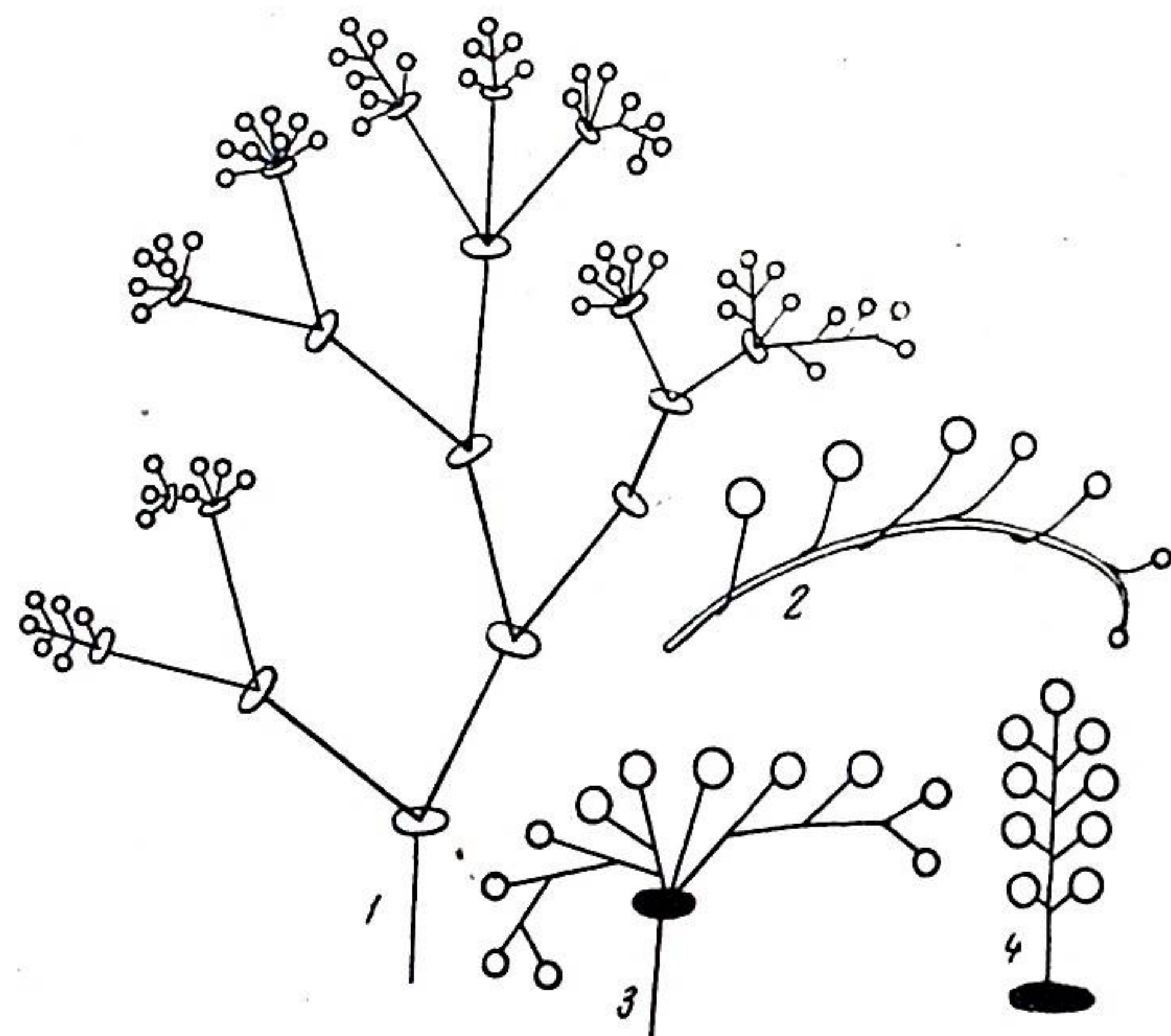
Р и с. 1. Схемы соцветий:

1 — *Fragaria viridis* Duch.; 2 — *F. orientalis* Los.; 3 — *Potentilla argentea* L.; 4 — *P. erecta* (L.) Hampe; 5 — *P. anserina* L. (объяснение букв — в тексте)

В роде *Potentilla* были изучены соцветия у 6 видов: *P. bifurca* L. (из подрода *Schistophyllidium* Juz.); *P. argentea* L. (рис. 1, 3), *P. transcaspica* Th. Wolf, *P. Goldschmidtii* Rupr. (из подрода *Hypargyrium* Fourr.), *P. erecta* (L.) Hampe (из подрода *Dynamidium*; рис. 1, 4), *P. anserina* L. (из подрода *Chenopotentilla* Focke; рис. 1, 5). Основным типом соцветия является дихазий (четырёх-пятиярусный), но редукция его отдельных элементов выражена более определенно, чем в дихазии видов рода *Fragaria*. У *Potentilla* наблюдались следующие явления редукции: 1) редукция терминальных цветков (отмечено в схеме буквой *a*); 2) редукция одной боковой ветви (*b*); 3) редукция терминального цветка и одной боковой ветви (*a* и *b*); 4) редукция обоих боковых ветвей (*a* и *b*); 5) редукция одного или обоих прицветников (*δ*). У некоторых видов рода *Potentilla* редукция дихазия настолько резко выражена, что все соцветие сведено к одному цветку, например, у *P. uniflora* Ldb. — вида, растущего в Арктике. Есть еще малоцветковые виды

Potentilla с сильно редуцированным дихазием, как *P. Kryloviana* Th. Wolf, *P. Vahlana* Lehm. и некоторые другие. Что касается *Potentilla erecta*, то приведенные во «Флоре СССР» данные о том, что у этого вида цветы одиночные, неправильны. У *P. erecta*, как видно из схемы (см. рис. 1, 4), дихазий вполне хорошо выражен. Редукция дихазия в той или иной степени встречается и у данного вида, но это явление непостоянно.

Видлер правильно определил, что многоцветковые соцветия у *Potentilla* представляют дихазий, но он ошибался, считая, что дихазий у этого



Р и с. 2. Схема соцветия *Alchimilla acutangula* Buser.:
1 — общий вид; 2 — завиток; 3 — сложное соцветие;
4 — кистевидный дихазий (ложная кисть)

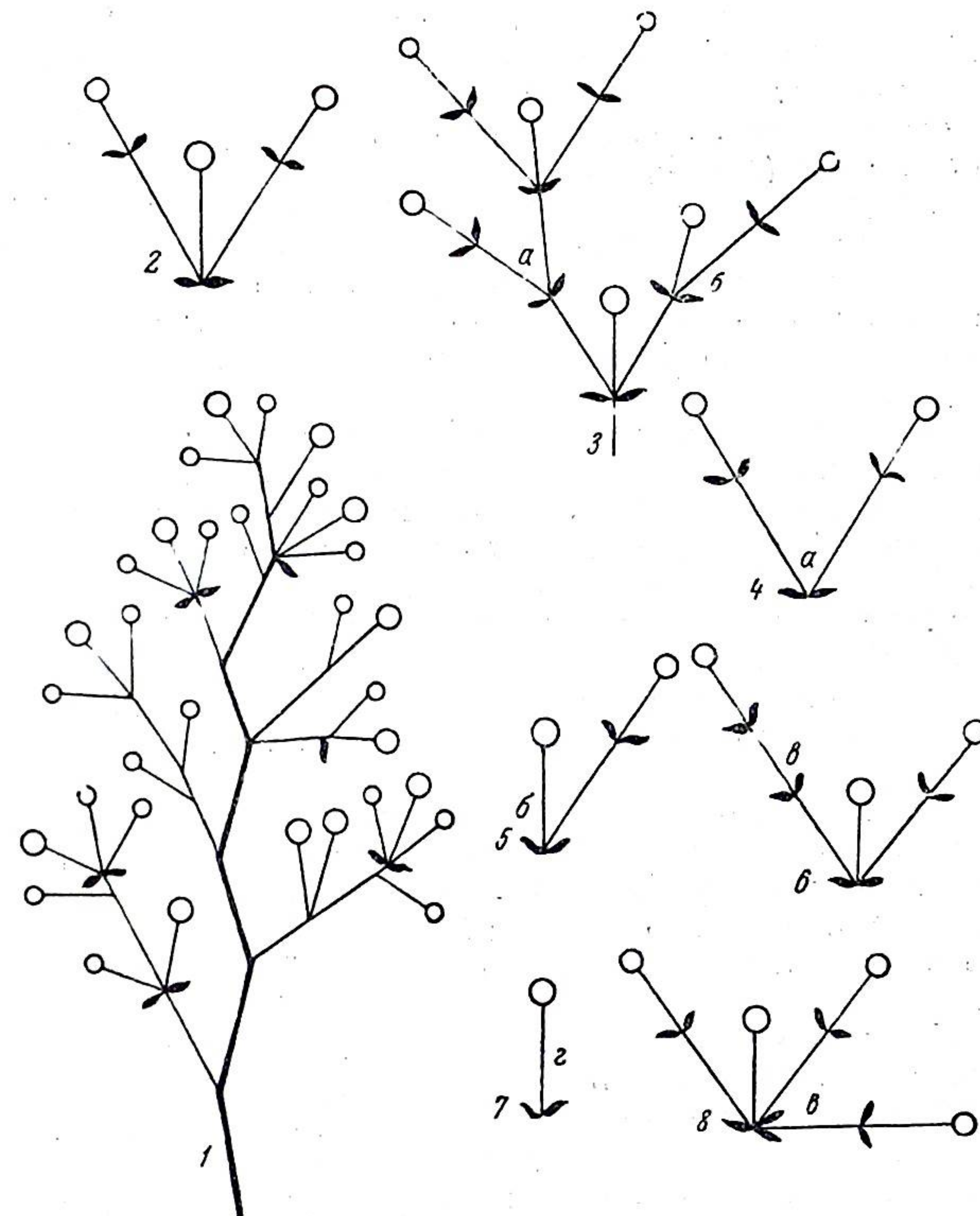
рода переходит в завиток: такое явление нами не отмечено ни у одного вида *Potentilla*.

В роде *Alchimilla* соцветие сложное, состоящее из различных цимозных типов соцветий, т. е. гомотактическое. Видлер считает, что соцветие видов *Alchimilla* представляет завиток. Веленовский (1910) находит, что это сложное соцветие. Он наблюдал, что первые три нижних цветка расположены в дихазий (средний из них — терминальный — зацветает раньше), последующие цветы образуют завиток.

Нами были изучены соцветия у видов: *Alchimilla micans* Buser, *A. obtusa* Buser (вид, находящийся в культуре в Главном ботаническом саду АН СССР) и *A. acutangula* Buser (рис. 2). Наблюдения показывают, что у видов *Alchimilla* действительно сложное гомотактическое соцветие. Цветоносный стебель дихотомически разветвлен и представляет как бы дихазий, но такой, у которого средние терминальные цветки редуцированы или в некоторых случаях заменены ветвью. Самый верхний ярус представляет сложное соцветие, о котором говорит Веленовский. Однако это сложное соцветие может представлять не только соединение дихазия и завитка (рис. 2, 2), как отмечает Веленовский, но и соединение редуцированного дихазия и двух завитков (рис. 2, 3) или тип ложной кисти, происходящей из дихазия (рис. 2, 4). В некоторых случаях соцветие может представлять не соединение дихазия и завитка, а один завиток. Таким образом,

соцветие у *Alchimilla* стоит на более высокой ступени развития сравнительно с соцветиями видов *Fragaria* и *Potentilla*. У *Alchimilla* дихазий обычно переходит в монохазий типа завитка.

В роде *Rosa* нами были изучены соцветия у 19 видов (на питомнике Всесоюзного витаминного института). Все виды рода *Rosa* по типу соцветий могут быть разделены на три группы: к первой группе относятся такие виды, как *Rosa multiflora* Thunb. (рис. 3, 1), имеющие соцветие,



Р и с. 3. Схема соцветий:

1 — *Rosa multiflora* Thunb.; 2—8 — различные типы соцветий видов *Rosa* (объяснение — в тексте)

которое можно назвать кистевидным дихазием, или ложной кистью; ко второй группе относится большинство видов, имеющих соцветия типа немногоярусного дихазия; к третьей группе — виды с единичными цветками, как *R. Webbiana* Wall. и *R. foetida* Herrm.

Соцветие *R. multiflora* представляет собой разветвленную кисть, на ветвях которой расположены видоизмененные дихазии, несущие ряд отклонений от нормальных: часто наблюдается развитие не трех, а двух или одного цветка; прицветники или совсем редуцированы, или вместо двух имеется лишь один.

Дихазии второй группы видов обычно двух- или трех-четырёхъярусные (рис. 3, 2). Наблюдаются различные отклонения от нормального типа дихазия (рис. 3, 3), которые могут заключаться: 1) в редукции терминального цветка (рис. 3, 4; обозначено буквой *a*); 2) в редукции одной боковой ветви (рис. 3, 4; б); 3) в редукции боковой ветви и терминального цветка (рис. 3, 6, в); 4) в редукции обеих боковых ветвей (рис. 3, 7, г); 5) в редукции прицветников (см. рис. 3, 1). Иначе говоря, наблюдаются те же явления редукции, как и в дихазии видов рода *Potentilla*. У видов *Rosa tuschetica* Boiss., *R. rugosa* Thunb. и *R. elliptica* Tausch часто наблюдалось образование сбоку нормального дихазия одного редуцированного, состоящего из одной боковой ветви, заканчивающейся двумя прицветниками и терминальным цветком (рис. 3, 8).

Соцветия видов рода *Rosa* ранее изучались Крепеном (Crépin, 1895) у 83 видов, принадлежащих к восьми секциям. Не ставя вопроса о том, какой тип соцветия имеется у видов рода *Rosa*, Крепен устанавливает у каждого вида отношение одноцветковых соцветий к многоцветковым. Это отношение он считает характерным признаком для некоторых видов и групп видов.

Так, согласно Крепену, в секции *Cinnamomeae* имеется две группы видов. Одна из них, например, *Rosa cinnamomea* L. или *R. dahurica* Pall., — с преобладанием одноцветковых соцветий над многоцветковыми; другая, как *R. Beggeriana* Schrenk., — с преобладанием многоцветковых. У видов секции *Caninae* преобладают одноцветковые соцветия (одноцветковые относятся к многоцветковым, как 1.2 : 1 и 2 : 1). Вид *R. glauca* Pourret (*R. rubrifolia* Vill.) отличается от других видов секции *Caninae* тем, что у него преобладают многоцветковые соцветия (отношение 1 : 3.6). В секции *Synstylae* преобладают многоцветковые соцветия, исключением является *R. arvensis* Huds.

Полученные нами данные по типам дихазия являются результатом наблюдений над 19 видами, относящимися к пяти секциям. У каждого вида учитывалось, как и у *Fragaria*, 50 соцветий.

Как видно из приведенной таблицы (см. стр. 113), наши данные расходятся с положениями, высказанными Крепеном. Так, наибольшее число одноцветковых соцветий (не считая секции *Luteae*) встречается в секции *Pimpinellifoliae* у *R. spinosissima* L. Описания других видов этой секции показывают, что вся секция характеризуется малоцветковыми соцветиями. В секциях *Cinnamomeae* и *Caninae* преобладают дихазии с тремя и двумя цветками, но соотношение многоцветковых и одноцветковых соцветий у различных видов различно. Выделение двух групп видов в секции *Cinnamomeae* — одной с преобладанием одноцветковых соцветий, другой с преобладанием многоцветковых — нашими наблюдениями не оправдано. Вид *R. glauca* из секции *Caninae*, по нашим данным (в противоположность данным Крепена), имеет те же отношения многоцветковых соцветий к одноцветковым, как и многие другие виды этой секции. Виды секции *Synstylae* (в особенности *R. multiflora*) имеют большой процент многоцветковых соцветий. У *R. arvensis*, очевидно, иногда наблюдается резкая редукция дихазия, что отмечает Крепен, а также и другие авторы, описывающие соцветия *R. arvensis*. Вместе с тем, очевидно, это явление охватывает не весь *R. arvensis* в целом, так как на нашем материале такой редукции не наблюдалось.

Таким образом, на основе наших данных можно построить следующий восходящий ряд по редукции дихазия: секция *Synstylae* — дихазии наименее редуцированные; секции *Caninae* и *Cinnamomeae* — дихазии более

Встречаемость различных типов дихазия у видов рода *Rosa* (в %)

В и д	Дихазий с тремя цветками	Редуцированный дихазий с двумя цветками	Редуцированный дихазий с одним цветком	Среднее число цветков в дихазии
Секция <i>Synstylae</i> DC.				
<i>Rosa multiflora</i> Thunb. *	50	44	6	2.64±0.13
<i>R. arvensis</i> Huds.	40	40	20	2.10±0.12
Секция <i>Pimpinellifoliae</i> DC.				
<i>R. spinosissima</i> L.	41	41	48	1.60±0.12
Секция <i>Luteae</i> Crép.				
<i>R. foetida</i> Herrm.	0	0	100	1.00
Секция <i>Cinnamomeae</i> DC.				
<i>R. cinnamomea</i> L.	44	40	16	2.21±0.18
<i>R. davurica</i> Pall.	80	12	8	2.55±0.12
<i>R. acicularis</i> Lindl.	44	32	24	2.25±0.12
<i>R. laxa</i> Retz.	44	20	36	2.08±0.15
<i>R. Beggeriana</i> Schrenk.	32	44	24	2.08±0.15
<i>R. Webbiana</i> Wall.	0	0	100	1.00
<i>R. rugosa</i> Thunb.	52	20	28	2.30±0.15
Секция <i>Caninae</i> Crép.				
<i>R. canina</i> L.	48	40	12	2.32±0.13
<i>R. Afzeliana</i> Fries	47	45	8	2.35±0.14
<i>R. corymbifera</i> Borkh.	20	52	28	1.92±0.13
<i>R. pomifera</i> Herrm.	45	44	11	2.23±0.15
<i>R. elliptica</i> Tausch	48	28	24	2.20±0.17
<i>R. tuschetica</i> Boiss.	34	48	33	1.80±0.17
<i>R. glauca</i> Pourret	52	28	20	2.33±0.13
<i>R. micrantha</i> Smith	36	24	40	1.96±0.17

* У *R. multiflora* число цветков в дихазии учитывалось на боковых и конечных ветвях каждой ложной кисти в отдельности.

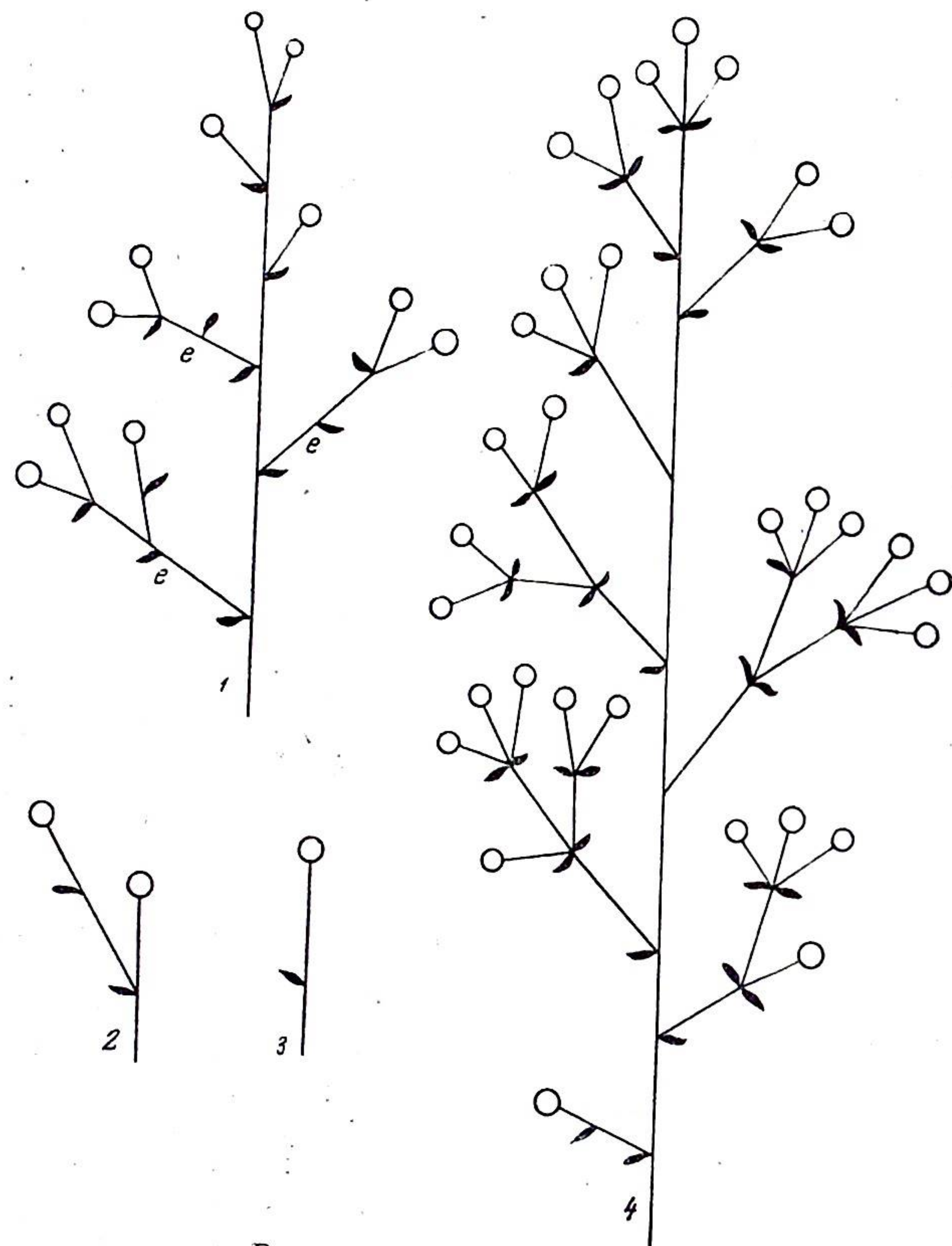
редуцированные; секция *Pimpinellifoliae* — с резко выраженными явлениями редукции дихазия и секция *Luteae* — с одноцветковыми соцветиями, т. е. с крайним типом редукции дихазия.

Встает вопрос, какой тип соцветий в роде *Rosa* можно считать эволюционно более примитивным: кистевидный дихазий типа *R. multiflora* или нормальные или редуцированные дихазии, встречающиеся у большинства видов? Мы полагаем, что можно допустить два пути эволюционных изменений соцветий в роде *Rosa*.

Первый путь идет от предков рода *Rosa*, которые могли иметь хорошо выраженный многоярусный дихазий примерно того типа, какой встречается в родах *Fragaria* и *Potentilla*; в дальнейшем произошли изменения этого типичного дихазия, которые привели к образованию кистевидных дихазиев, на боковых и конечных ветвях которых сохранились дихазисальные группы цветков. При дальнейшей эволюции остались только эти дихазисальные конечные и боковые группы цветков. При редукции этих последних соцветия превратились в одноцветковые.

Если допустить такой ход развития, то эволюция соцветий шла по тому пути, который намечен нами выше и который характеризуется постепенным усилением редукции дихазия: от типа соцветий *R. multiflora* к соцветиям

секций Caninae и Cinnamomeae, далее к типам соцветий секции Pimpinellifoliae и к одноцветковым представителям видов секции Luteae или видов других секций. Это изменение соцветий являлось приспособительной реакцией организма к изменившимся условиям среды и, очевидно, главным образом к наступившим изменениям в условиях опыления и оплодотворения.



Р и с. 4. Схемы соцветий:

1 — *Rubus vulgaris* Arrh.; 2, 3 — *R. arcticus* L.; 4 — *R. sanguineus* Friv.

Второй путь изменения соцветий мог заключаться в том, что первоначальные многоярусные дихазисальные соцветия могли несколько редуцироваться и дать немногоярусные часто редуцированные дихазии, которыми характеризуются многочисленные виды секций Cinnamomeae и Caninae. Этот тип соцветий, или первоначальный, мог изменяться в двух направлениях: во-первых, могла происходить редукция дихазия, что привело к образованию одноцветковых соцветий; во-вторых, могло происходить усложнение дихазия, что имело результатом образование кистевидного дихазия типа *R. multiflora*. В этом случае эволюция шла бы от типа соцветий, встречающихся в секциях Cinnamomeae и Caninae, к типу

соцветий секции Luteae, с одной стороны, и к типу соцветий *R. multiflora* — с другой. Мы полагаем, что указанный нами первый путь эволюционного развития соцветий более вероятен, так как, во-первых, переход от немногоярусного дихазия к сложному соцветию типа *R. multiflora* мало вероятен, а во-вторых, первый путь эволюционного развития соцветий совпадает и с полученными нами данными по постепенной редукции дихазия для указанных выше секций.

Соцветия рода *Rubus* определены Видлером для *Rubus fruticosus*, *R. odoratus* и *R. corylifolius* как щитковидные или кистевидные соцветия, у которых боковые ветви представляют дихазий, переходящий в завиток.

Во «Флоре СССР» соцветия правильно определяются как кистевидный дихазий. Нами были изучены соцветия у 6 видов: *Rubus vulgaris* Arrh. (рис. 4, 1), *R. sachalinensis* Léveillé, *R. arcticus* L. (рис. 4, 2 и 3), *R. chamaemorus* L., *R. sanguineus* Friv. (рис. 4, 4), *R. caesius* L. У большинства видов соцветия действительно представляют кистевидные дихазии. Переход дихазия на боковых ветвях в завиток, как это отмечено Видлером, нами не наблюдался. На основе наших данных можно сказать, что типы соцветий у видов *Rubus* напоминают таковые у видов *Rosa*. Кистевидные дихазии видов *Rubus* сходны с соцветиями *Rosa multiflora*, одиночные цветы *Rubus arcticus* и *R. chamaemorus* — с видами секции Luteae. У некоторых видов рода *Rubus* кистевидные дихазии отличаются от соцветий *Rosa multiflora*. Отличия эти состоят главным образом в следующем: 1. Дихазии с тремя цветками, составляющие у *R. multiflora* 50% всех соцветий, у *Rubus vulgaris*, у *R. sachalinensis* и у *R. caesius* встречаются как редкое исключение (5—10%). Дихазии с двумя цветками встречаются у *Rubus vulgaris* (как и у *R. sachalinensis*) несколько чаще, чем у *Rosa multiflora*, в 50—55%, у *R. multiflora* — 44%; значительно более часто наблюдаются на боковых ветвях у видов *Rubus* одиночные цветы; у *Rubus vulgaris*, например, таких цветов 35—45%. Таким образом, в роде *Rubus* дихазисальные группы на боковых ветвях кистей значительно более редуцированы. 2. Количество всех цветов на боковых ветвях кистевидного дихазия у видов рода *Rubus* значительно меньше, чем у *Rosa multiflora*. 3. В кистевидных дихазиях видов рода *Rubus* наблюдается редукция прицветников и их сдвиги (на рис. 4 сдвиги обозначены буквой *e*). Обычно вместо двух прицветников находится один, в некоторых случаях второй прицветник имеется, но он сильно сдвинут и поэтому получается впечатление одного прицветника. Таким образом, кистевидные дихазии у большинства видов *Rubus* по сравнению с соцветием *Rosa multiflora* стоят на дальнейшей ступени эволюционного развития, так как явление редукции у них выражено более определенно.

ИЗМЕНЕНИЯ ПРИЦВЕТНИКОВ В РОДАХ FRAGARIA, POTENTILLA, ALCHIMILLA, ROSA и RUBUS

Кроме типов соцветий, мы изучали также изменение формы прицветников, наблюдаемое при переходе от нижних соцветий к верхним или от нижней части к верхней в сложном соцветии. Иначе говоря, была изучена форма прицветников на отрезке цветоносов различного возраста — более молодых и более старых. За общее правило можно принять, что у прицветников, расположенных в верхних частях цветоносов, наблюдается постепенный переход от сложного листа к простому. Совершенно однородный тип изменения прицветников установлен для видов родов *Fragaria* и *Rosa*. Это изменение состояло в следующем: сложный пятираздельный

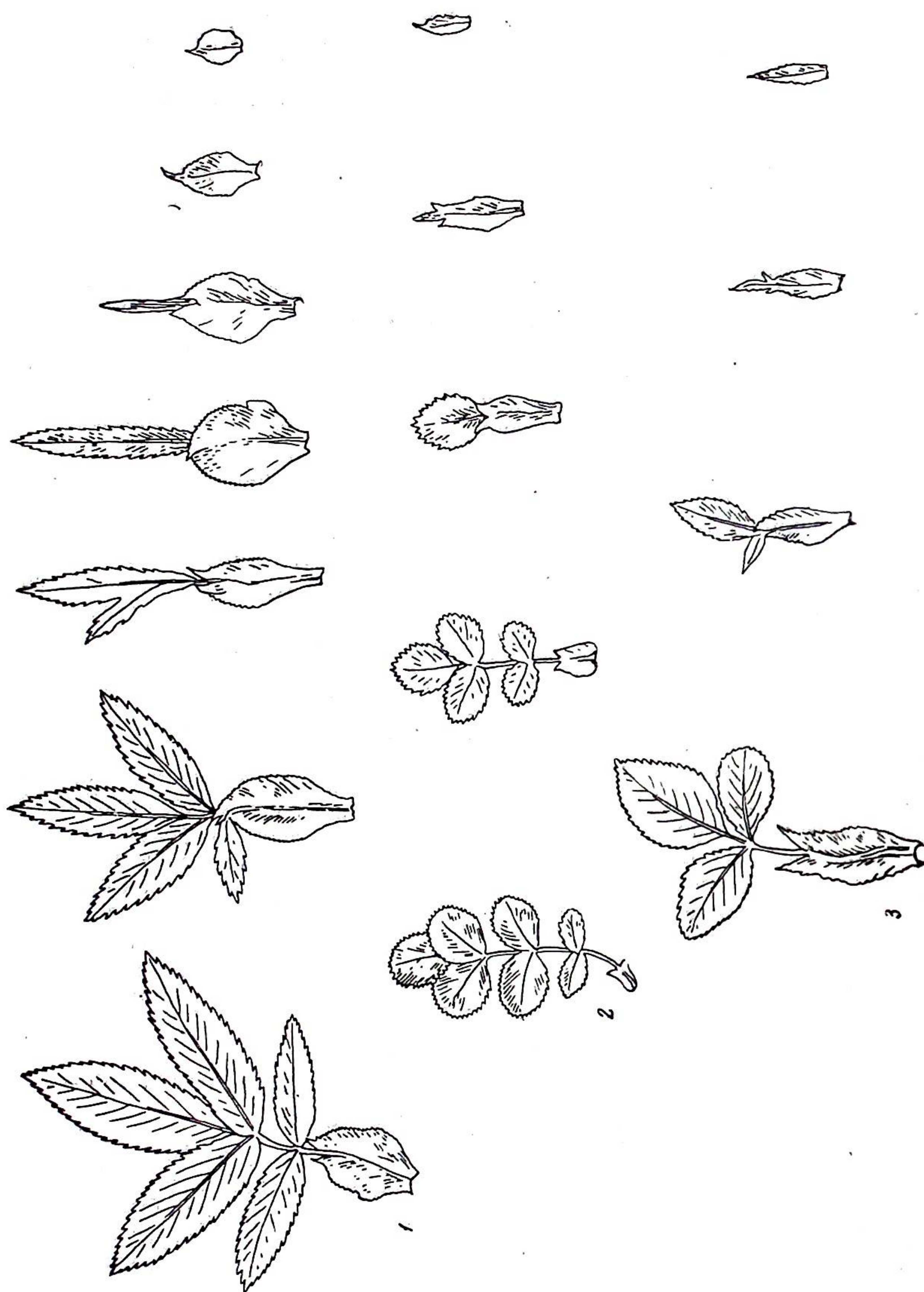


Рис. 5. Изменение формы прицветников:

1 — у *Rosa cinnamomea* L.; 2 — у *R. Heggeriana* Schrank.; 3 — у *R. Afzeliana* Fries.

(у *Rosa*; рис. 5, 1—3) или тройной (у *Fragaria*; рис. 6, 1) лист уменьшался в размере, постепенно претерпевая редукцию боковых листочков при сохранении прилистников; в результате оставался лишь средний верхний листочек и два прилистника. После этого размер среднего листочка еще уменьшался и оставалась его узкая средняя часть со средней жилкой и выдающимся остроконечным окончанием. Эта часть среднего листочка срасталась с двумя прилистниками, и в результате возникал один цельный простой лист. Таким простым листом, возникшим благодаря срастанию среднего листочка с двумя прилистниками, и характеризовались верхние прицветники у видов родов *Rosa* и *Fragaria*.

У видов рода *Alchimilla* (рис. 6, 2) наблюдалось аналогичное явление с той лишь разницей, что прицветники *Alchimilla* в нижней части цветоноса представляли простой, а не сложный лист. При слиянии листа с прилистниками средняя часть листа также уменьшалась, но обычно в меньшей степени, чем в родах *Fragaria* и *Rosa*.

У видов рода *Potentilla* изменение прицветников происходило иным образом. Нижние прицветники имели также трех- или пятираздельные листья; по направлению к верхней части цветоноса листья редуцировались, и наверху обычно оставался средний листочек с двумя прилистниками (рис. 6, 3). Срастания среднего листочка с прилистниками, как правило, не наблюдалось, и было отмечено только у *P. transcaspia* (рис. 6, 4). Иногда прилистники подвергались дальнейшей редукции, и в таком случае оставался редуцированный небольшой средний листочек без прилистников. У видов рода *Rubus* наблюдались различные типы изменения прицветников как у различных видов, так и в пределах одного вида. Более обычным явлением была редукция боковых листочков сложного листа, сохранение верхнего и уменьшение размеров прилистников (рис. 6, 5). В итоге верхний прицветник имел простой лист и два прилистника в виде небольших ушек. В редких случаях (например, иногда у *R. caesius*) наблюдалось срастание верхнего листочка с двумя прилистниками (рис. 6, 6) или отмечалась редукция верхнего листочка и сохранение только двух небольших нитевидных прилистников (рис. 6, 7). Таким образом, у видов рода *Rubus* изменение прицветников происходило не так определенно, как это мы наблюдали у видов *Fragaria* и *Rosa*. Чаще всего происходила только редукция боковых листочков, и в редких случаях процесс заканчивался срастанием верхнего листочка с прилистниками. В родах *Fragaria*, *Rosa* и *Alchimilla* при преобразовании прицветников наблюдалось не только явление редукции, но процесс шел дальше и заканчивался срастанием редуцированного среднего листочка с прилистниками.

ВЫВОДЫ

1. Роды *Fragaria*, *Potentilla*, *Alchimilla*, *Rosa* и *Rubus* (подсемейства *Rosoideae*) имеют в качестве основного типа соцветий — дихазий или же соцветия, производные от этого типа.

2. У видов указанных родов установлено 5 типов соцветий дихазияльного происхождения: типичный дихазий у видов рода *Fragaria* и *Potentilla* с небольшими явлениями редукции отдельных элементов дихазия; гомотактическое соцветие в роде *Alchimilla*, представляющее соединение дихазия с завитком; тип кистевидного дихазия у *Rosa multiflora* и большинства видов рода *Rubus*; немногоярусные редуцированные дихазии у большинства видов рода *Rosa* и одноцветковые соцветия, представляю-

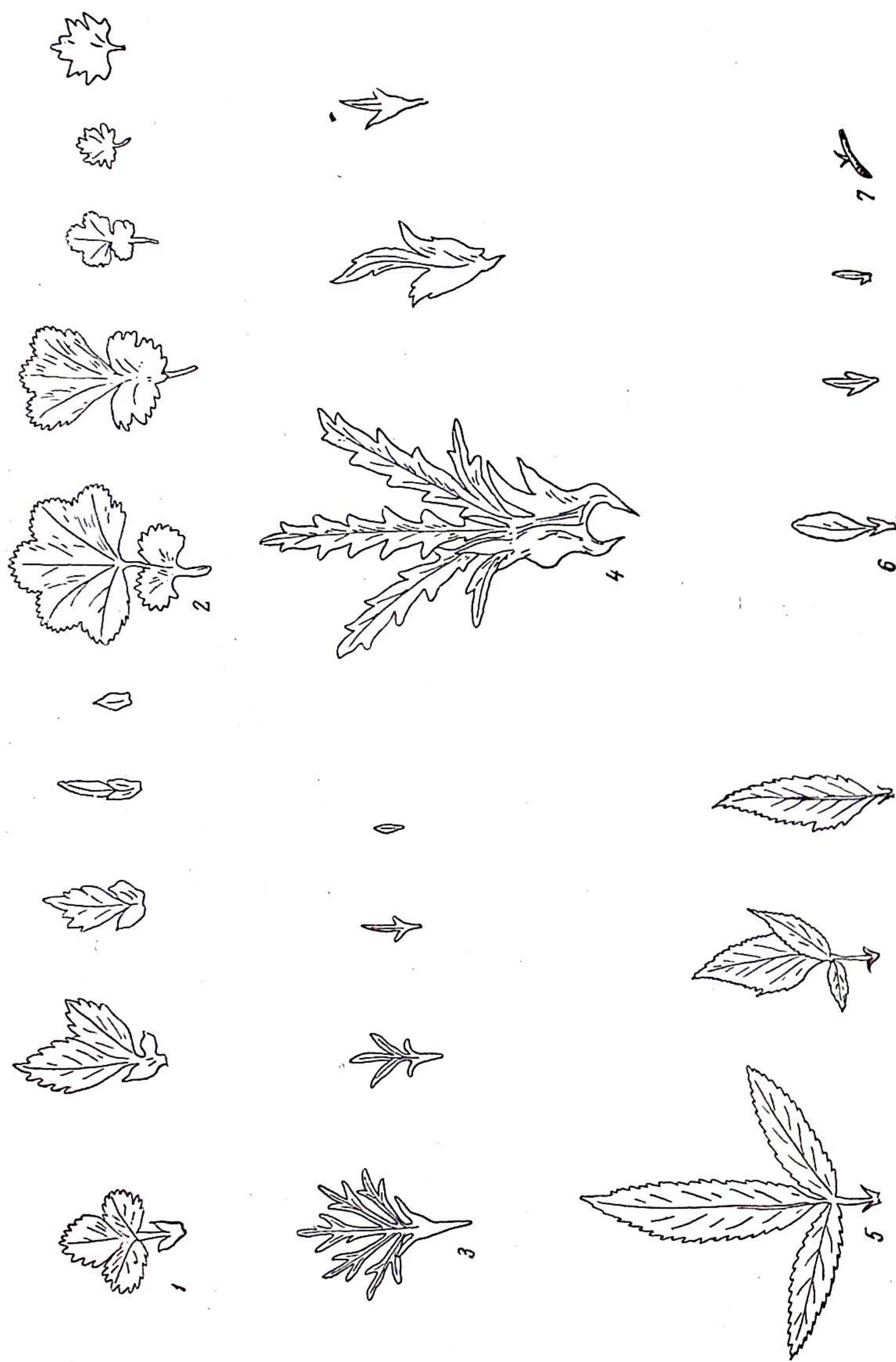


Рис. 6. Изменение формы прицветников:

1 — у *Fragaria vesca* L.; 2 — у *Alchimilla acutangula* Buser.; 3 — у *Potentilla argentea* L.; 4 — у *P. transcaspica* Th. Wolf; 5 — у *Rubus vulgaris* Arrh.; 6, 7 — у *R. caesus* L.

щие крайнюю степень редукции дихазия у некоторых видов *Potentilla*, *Rosa*, *Rubus*.

3. Наиболее примитивным типом следует считать соцветие видов родов *Fragaria* и *Potentilla*, т. е. типичный дихазий. Редукционные явления, наблюдаемые в дихазии этих родов, более резко выражены у видов *Potentilla*, чем у видов *Fragaria*. Крайняя степень редукции дихазия у *Potentilla* ведет к образованию одноцветковых соцветий.

4. Соцветие видов рода *Alchimilla* стоит на более высокой ступени развития по сравнению с соцветиями родов *Potentilla* и *Fragaria*, так как дихазий *Alchimilla* переходит в монохазий (завиток).

5. Соцветия *Rosa multiflora* и большинства видов рода *Rubus* представляют тип соцветия, сильно отклоняющегося по внешнему облику от типичного дихазия. В этом случае, путем длительного преобразования, дихазий превратился в кистевидный дихазий, или ложную кисть, на ветвях которой сохранились небольшие редуцированные дихазидальные группы цветков.

6. В роде *Rosa* имеется три типа соцветий. Можно предположить следующий эволюционный путь их развития. Типичный дихазий, который был у предков рода, путем длительных преобразований превратился в кистевидный дихазий типа *R. multiflora*, на ветвях которого находились отдельные дихазидальные группы; дальнейшие изменения соцветий привели к образованию немногоярусных дихазиев, характерных для большинства видов рода *Rosa*. Редукция этих немногоярусных дихазиев дала одноцветковые соцветия типа видов секции *Luteae* и некоторых видов других секций.

7. У большинства видов рода *Rubus* кистевидные дихазии представляют дальнейшую ступень эволюционного развития по сравнению с кистевидными дихазиями типа *Rosa multiflora*. Это видно из того, что редукция отдельных дихазидальных групп и прицветников в роде *Rubus* выражена еще более определенно по сравнению с кистевидным дихазием *Rosa multiflora*.

8. В итоге можно наметить следующие главные направления в эволюционном развитии соцветий у указанных выше 5 родов подсемейства *Rosoideae*: во-первых, от типичного дихазия видов родов *Fragaria* и *Potentilla* к типу гомотактического соцветия *Alchimilla*, с переходом дихазия в монохазий; во-вторых, от типичного дихазия, который, очевидно, был у предков родов *Rosa* и *Rubus*, к типу кистевидных дихазиев типа *Rosa multiflora* и большинства видов рода *Rubus*; в-третьих, от кистевидных дихазиев или от нормального дихазия, к немногоярусным дихазиям, характерным для большинства видов рода *Rosa*. Одноцветковые соцветия могут возникать при редукции как типичных, так и кистевидных дихазиев.

9. Изменение формы верхних прицветников у видов родов *Fragaria*, *Rosa* заключается в том, что каждый верхний прицветник представляет простой лист, который возник путем редукции боковых листочков сложного листа и дальнейшего срастания верхнего листочка с двумя прилистниками. В роде *Alchimilla* все прицветники имеют простые листья, но у верхних происходит также срастание средней доли листа с двумя прилистниками.

10. У видов рода *Potentilla* изменение формы верхних прицветников заключается в редукции боковых листочков сложного листа и в сохранении лишь одного среднего листочка и двух прилистников. В редких случаях наблюдается редукция прицветников или явление слияния прилистников с оставшимся средним листочком.

11. У видов рода *Rubus* изменение формы верхних прицветников заключается чаще всего в редукции пятираздельного сложного листа до одного среднего листочка, при этом прилистники остаются, но в сильно редуцированном виде. Изредка наблюдается срастание прилистников со средним листочком или полная редукция последнего и сохранение двух прилистников.

12. Наиболее примитивным изменением формы прицветников надо считать тип изменений у видов *Potentilla* и *Rubus*, так как форма верхних прицветников возникает чаще всего лишь путем редукции отдельных элементов сложного листа. У видов *Alchimilla*, *Fragaria* и *Rosa* наблюдается как редукция, так и срастание среднего листочка (или средней доли) с прилистниками. Этот тип изменений следует считать дальнейшей ступенью эволюционного развития верхних прицветников.

13. Эволюция соцветий и эволюция формы верхних прицветников в родах *Fragaria* и *Rubus* не совпадают. Более примитивной формой соцветия следует считать соцветие *Fragaria*, более эволюционно высокостоящей — соцветие рода *Rubus*. Более примитивная форма верхних прицветников — у рода *Rubus*, более прогрессивная — у рода *Fragaria*.

14. Формы соцветия и верхних прицветников в родах *Fragaria* и *Rubus* являются примером признаков, иллюстрирующих закон морфологического несоответствия признаков (Буш, 1940), имеющий в основе различие в темпе изменчивости разных видов.

15. Все типы диаспиев возникали под влиянием изменений окружающей среды, как определенная приспособительная реакция организма. Сказать определенно, какие именно условия способствовали образованию того или иного типа соцветий, как приспособления к лучшему опылению, затруднительно.

ЛИТЕРАТУРА

- Буш Н. Систематика растений, 1940.
 Крылов П. Флора Алтая и Томской губернии, 1903, т. II.
 Маевский П. Флора средней полосы Европейской части СССР, 1940.
 Юзепчук С. Подсемейство Rosoideae. — «Флора СССР», 1941, т. X.
 Čelakovský L. J. Theorie der Blütenstände auf deduktiver Grundlage. — Rozprawy Ceske Akad., 1892, t. II.
 Čelakovský L. J. Gedanken über eine zeitgemässe Reform der Theorie der Blütenstände. — Englers bot. Jahrb. f. Syst., 1893.
 Crépin F. Remarques sur l'inflorescence des Rosa. — C. R. d. Séances d. Soc. Roy. Bot. d. Belgique, 1895, v. XXXIV.
 Engler A. u. Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1894, Bd. III.
 Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. IV.
 Velenovský I. Vergleichende Morphologie der Pflanzen, 1910.
 Wydler H. Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Inflorescenzen. — Flora, 1851, № 23 u. 24.

ИЗМЕНЕНИЕ КОРРЕЛЯТИВНЫХ ОТНОШЕНИЙ В РАЗВИТИИ ЯБЛОНИ ПОСЛЕ ПЕРВОЙ ОБРЕЗКИ

Н. И. ДУБРОВИЦКАЯ

Изучение коррелятивной зависимости между органами имеет большое значение для управления развитием организма. Давно известно, что в растении существует система корреляций между органами и что то или иное воздействие на один орган сказывается на развитии и состоянии других органов. Например, верхушечная почка коррелятивно тормозяще действует на развитие боковых почек; зеленые листья также тормозяще действуют на развитие своих пазушных почек, и только после удаления зеленого листа его пазушная почка начинает пробуждаться к росту.

Явление корреляции необходимо максимально учитывать и использовать в агротехнике плодоводства. Правильное использование коррелятивных зависимостей между органами в основном обеспечивает успешное проведение таких приемов, как обрезка, прищипка, вегетативное размножение отводками, черенками, прививками и т. д. В работах Главного ботанического сада Академии Наук СССР широко используются эти приемы в работах с декоративными и культурными растениями.

Задачей обрезки, как известно, является регулирование процессов роста и плодоношения растений путем изменения установившихся в развитии растения корреляций. Обрезка должна влиять преимущественно на перераспределение веществ внутри растения, изменять характер вегетативного и генеративного развития. В плодоводстве принято различать обрезку при формировании растения (т. е. при выведении кроны) и собственно обрезку в пределах уже сформированного скелета дерева. В литературе по плодоводству главное внимание уделяется влиянию на растение второго вида обрезки. Нас же интересовала реакция растения на первую обрезку, т. е. на обрезку верхушки растения, производимую на второй год жизни дерева в питомнике, и некоторых нижних веток, обрезаемых в конце лета того же года.

В настоящее время в плодоводстве считается установленным, что чем меньше обрезаются молодые деревья, тем сильнее они растут и тем раньше начинают плодоносить. Однако формирование кроны плодовых деревьев с помощью обрезки является необходимым мероприятием. «Всякая дополнительная степень обрезки в первом периоде жизни плодовых деревьев ослабляет у подавляющего большинства сортов общее (суммарное) нарастание массы растения и замедляет начало плодоношения. Длина же отдельных вегетативных побегов может при обрезке молодых растений возрастать» (Шитт и Метлицкий, 1940).

Обрезка верхушки растения естественно должна вызвать большие изменения в его развитии как в направлении характера роста отдельных частей, так и последующего его развития.

Коопман (Koormann, 1896), один из исследователей влияния разных степеней обрезки на однолетние прививки яблони, пришел к выводу, что наиболее сильный побег получается при обрезке на $\frac{1}{3}$ первоначальной длины побега; максимальный прирост в толщину наблюдался в его опытах при обрезке на $\frac{1}{2}$ или $\frac{3}{5}$ первоначальной длины побега, а минимальный — при короткой обрезке.

Лысенко и Авакян (1937) пишут, что «разнообразные способы подрезки, прищипки, кольцевания и т. д. таких растений, как, например, виноград, яблоня, помидоры, табак и т. д. преследуют цель направить приток питательных веществ в растение к тем органам, наилучшее развитие которых является целью культуры».

Кренке (1928) указал, что в результате ранения происходит не только то или иное возмещение отнятых частей в смысле новых образований, но усиление или ослабление роста органов, существовавших и до операции. Подчеркивая значение коррелятивных и полярных отношений для процессов регенерации, Кренке показывает зависимость последней от возраста тканей и от запасов в них питательных веществ. Шитт и Метлицкий (1940) также указывают на значение возраста при процессах регенерации плодовых деревьев. У молодых деревьев верхние части побегов обычно развивают более сильные приросты, чем нижние. У взрослых и старых деревьев более сильные приросты дают ветви нижних частей и нижних порядков по сравнению с ветвями верхних частей и высших порядков. Те же авторы отмечают, что величина отдельных листьев обрезанных деревьев нередко возрастает.

Влиянию первой обрезки на динамику роста побегов и листьев до сих пор мало уделяется внимания в литературе по плодоводству.

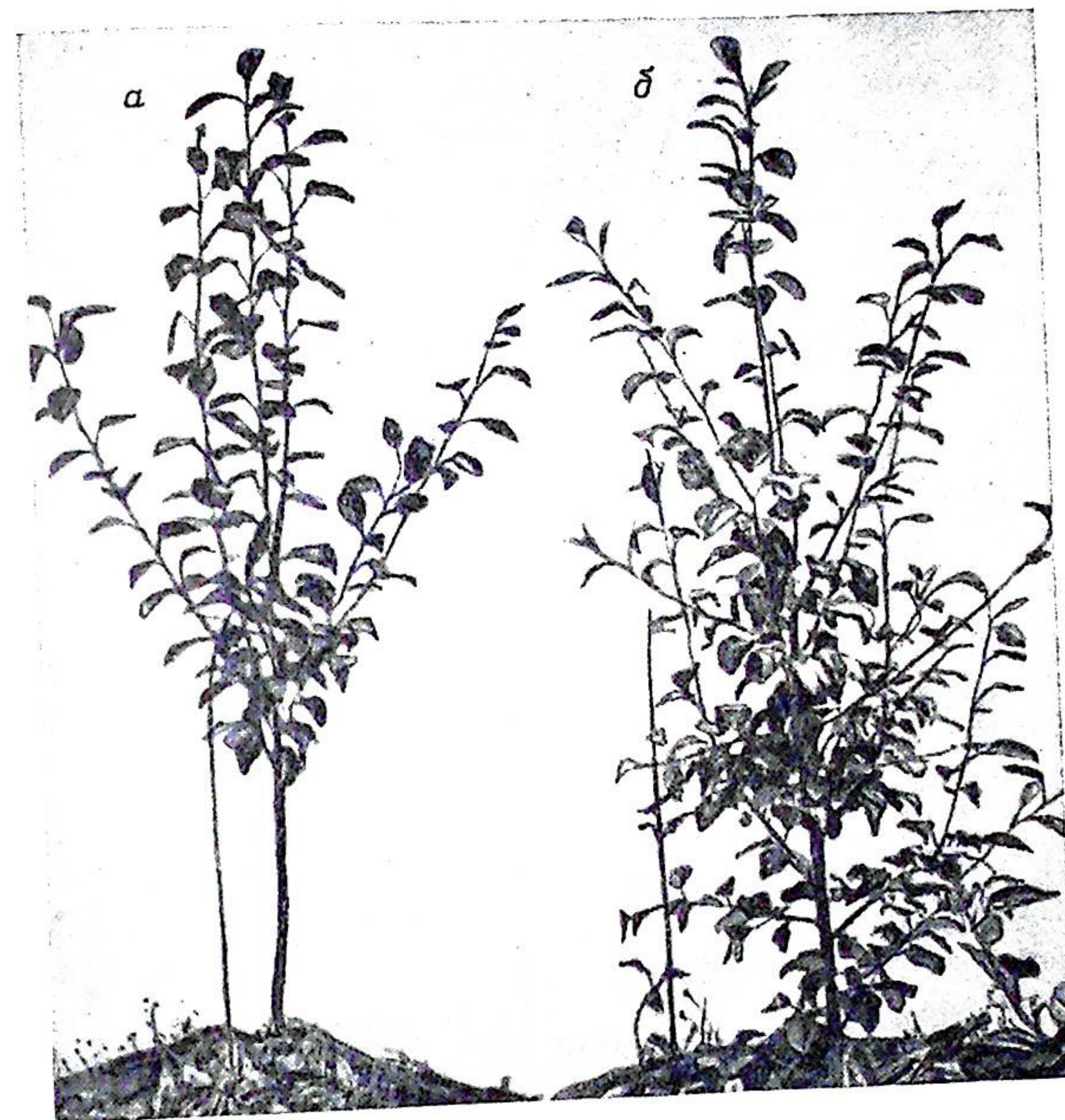
В настоящей работе мы поставили себе целью изучить влияние первой обрезки у молодой яблони: 1) на динамику роста побегов как вблизи места среза верхушки побега, так и в некотором отдалении от него, в зоне кроны; 2) на изменение площади листьев в процессе их роста; 3) на толщину ствола и боковых веток в зоне кроны. Таким образом, наша задача выяснить на ряде признаков изменение коррелятивных отношений в развитии яблони после первой хирургической операции, принятой в практике плодоводства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опыте было 4 сорта яблони: два новых мичуринских сорта — Борсдорф-Китайка и Бельфлер-Китайка и два старых русских сорта — Коричное и Боровинка. Всего в опыте было 80 яблонь на второй год их жизни в питомнике, по 20 экземпляров в каждом сорте.

Работа проводилась на материале питомника Плодовой станции Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева в 1945 г. Обрезка верхушек побегов была произведена у половины опытных растений 15 мая. В течение вегетационного периода изучалась динамика роста побегов и листьев в разных зонах у обрезанных и контрольных (необрезанных) растений. Наблюдения над ростом побегов начинались с момента их появления, а листьев — с момента их развертывания; измерения проводились через 5 дней и продолжались до конца роста органов. У обре-

занных растений рост боковых побегов изучался в двух зонах: в средней зоне растения — зоне закладки кроны (20—22-й узлы) и в верхней зоне, около побега продолжения (30—32-й узлы). У контрольных (необрезанных) растений рост побегов изучался в средней зоне, в тех же узлах, что и у обрезанных (20—22-й узлы), и у верхушки растения, отсутствующей у обрезанных (40—43-й узлы). Среднее вычислялось из 10 измерений в каждом варианте опыта.



Р и с. 1. Яблони-двулетки (сорт Боровинка):
а — обрезанное растение; б — контрольное (необрезанное) растение.
Фото 1945 г., конец сентября

Измерения площадей листьев, после зарисовки их с растущих листьев производились с помощью планиметра.

В конце вегетационного периода измерялся диаметр стволов и боковых веток (в зоне кроны) у обрезанных и необрезанных растений для заключения о влиянии первой обрезки на толщину деревьев в конце того же вегетационного периода. На рис. 1 представлены обрезанные и необрезанные растения одного из исследованных сортов в конце вегетационного периода.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Динамика роста побегов

В 1945 г. побеги начали развиваться с 1—5 июня, а 7 июня были начаты наблюдения за динамикой роста боковых побегов, продолжавшиеся до окончания роста. Результаты этих наблюдений приведены на рис. 2.

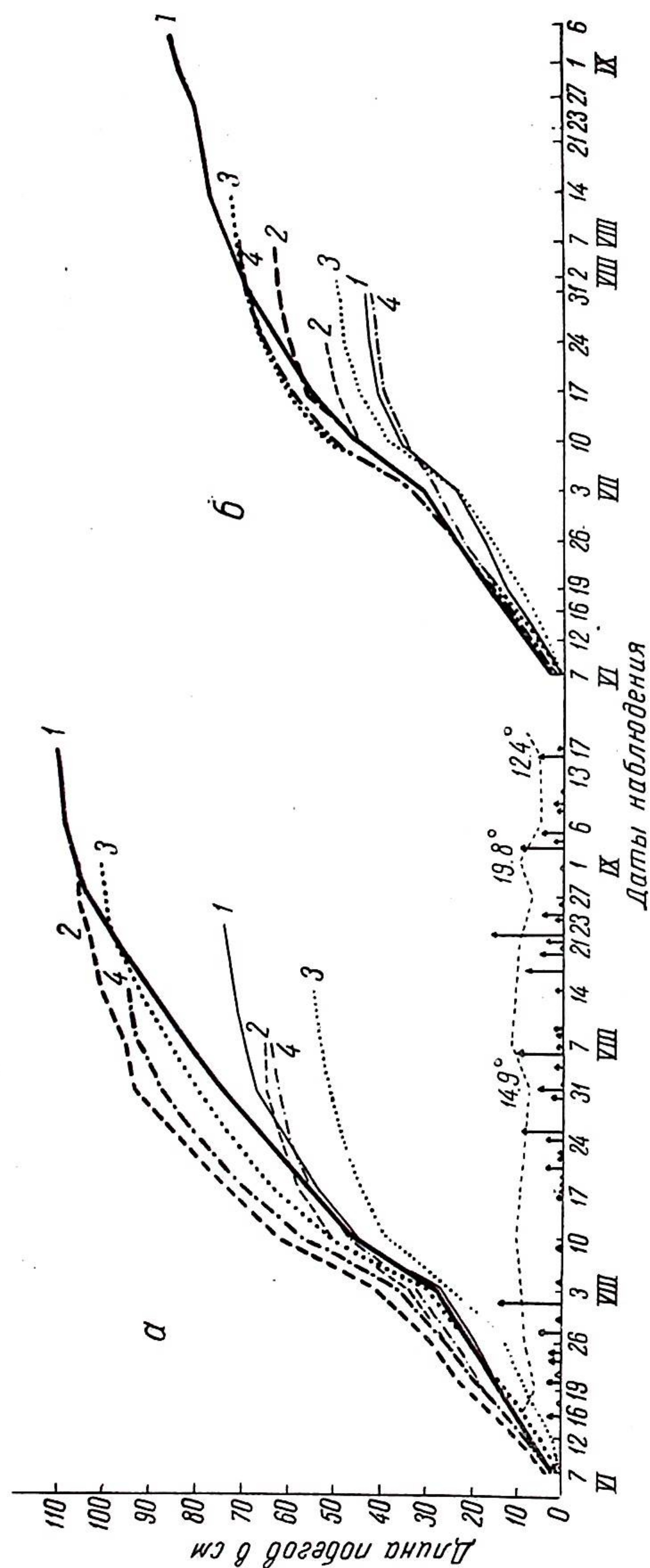


Рис. 2. Динамика роста побегов:

а — у обрезанных растений; б — у необрезанных растений 4 сортов яблони; 1 — Борсдорф-Китайка; 2 — Бельфлер-Китайка; 3 — Коричное; 4 — Боровинка. Жирные линии — кривые роста побегов верхней зоны; тонкие линии — кривые роста побегов средней зоны

Как видно на рисунке, у обрезанных растений всех сортов были более длинные побеги, с большей продолжительностью роста по сравнению с контрольными растениями. Эта разница особенно проявляется в средних и конечных фазах роста; разница в длине побегов верхней и средней зон у обрезанных растений больше, чем у необрезанных; у тех и других растений побеги верхней зоны длиннее, чем средней.

В табл. 1 приведена длина побегов в разных зонах у разных вариантов опытных растений.

Таблица 1

Длина вегетативных побегов в разных зонах растений в конце вегетационного периода (в см)

Сорт	Обрезанные растения		Необрезанные растения	
	Зоны		Зоны	
	средняя	верхняя	средняя	верхняя
Борсдорф-Китайка	74.6 ± 5.7	108.0 ± 1.8	44.9 ± 4.2	84.0 ± 1.5
Бельфлер-Китайка	64.5 ± 5.0	105.6 ± 2.4	49.8 ± 3.1	60.6 ± 5.3
Коричное	58.3 ± 5.9	100.4 ± 2.4	47.5 ± 5.9	69.5 ± 3.3
Боровинка	65.8 ± 5.8	93.3 ± 3.7	43.3 ± 5.2	66.7 ± 3.7

Продолжительность роста побегов представлена в табл. 2.

Таблица 2

Продолжительность роста побегов у обрезанных и необрезанных растений (в днях)

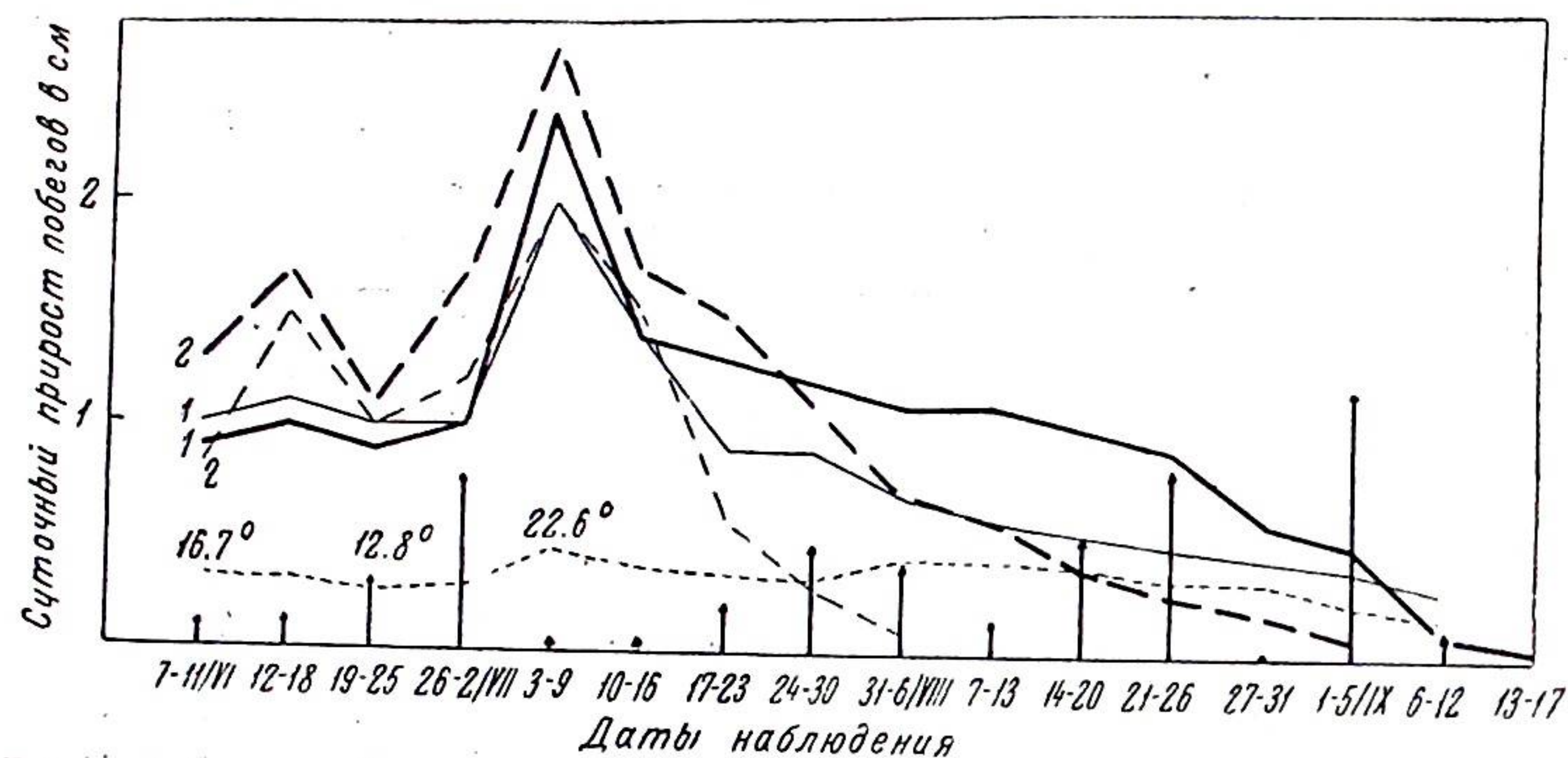
Сорт	Характеристика сорта по скороспелости	Обрезанные растения		Необрезанные растения	
		Зоны		Зоны	
		средняя	верхняя	средняя	верхняя
Борсдорф-Китайка	Зимний	78	103	52	92
Бельфлер-Китайка	Позднеспелый	62	87	49	61
Коричное	Осенний	69	87	57	69
Боровинка	Раннеосенний	62	69	50	65

Табл. 2 показывает, что: 1) у обрезанных растений продолжительность роста побегов как в средней (20—23-й узлы), так и в верхней зоне (30—32-й узлы) больше, чем у необрезанных растений в тех же зонах; 2) в верхних зонах у тех и других растений продолжительность роста побегов больше, чем в средних зонах, и 3) продолжительность роста побегов зависит от скороспелости сорта.

У зимнего сорта Борсдорф-Китайка — наибольшая продолжительность роста побегов в сравнении с осенними сортами. Это наблюдение подтверждает наш прежний вывод, что у более скороспелых сортов рост

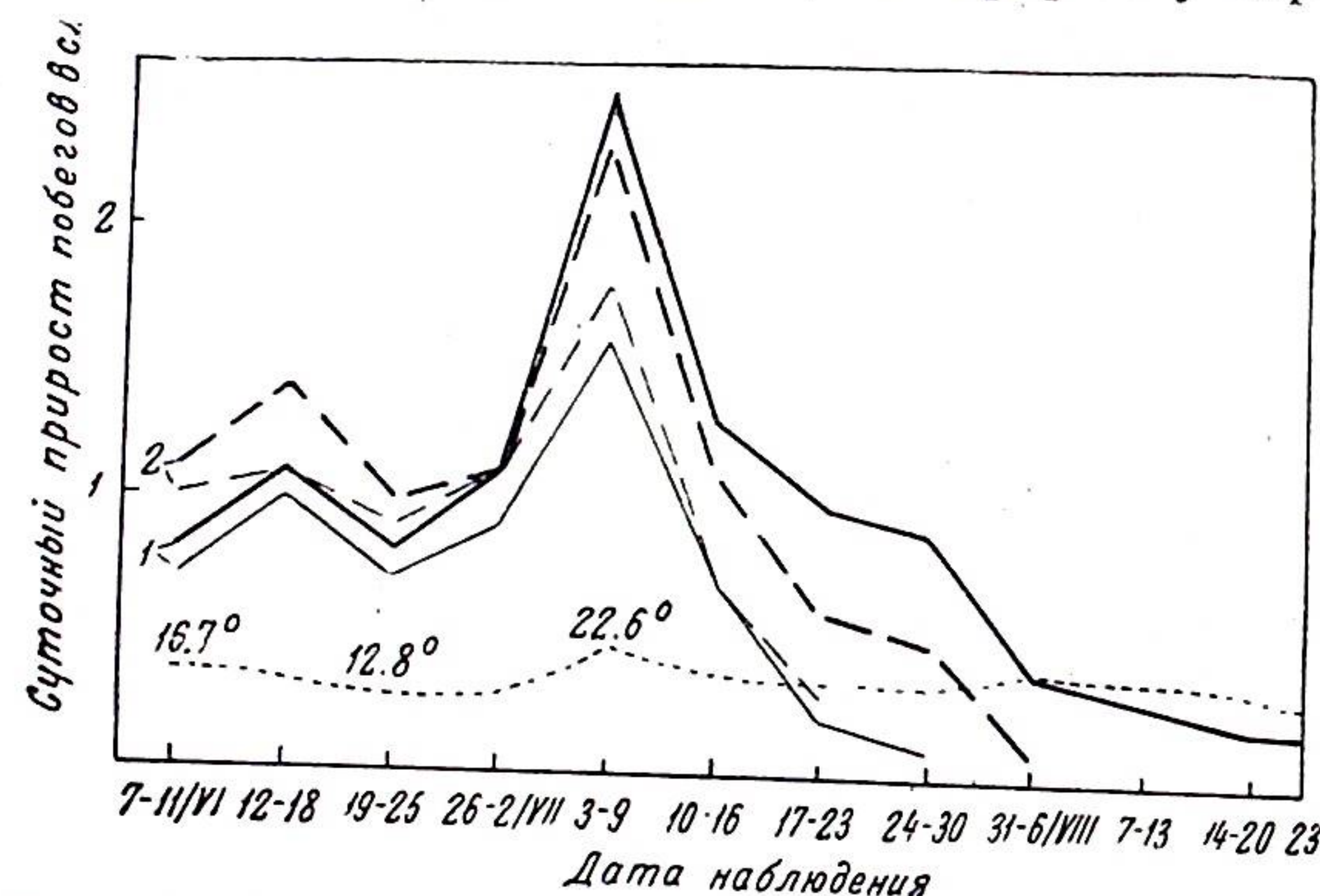
побегов заканчивается скорее, чем у более позднеспелых (Дубровицкая и Базавлук, 1945).

При изучении динамики роста побегов мы могли судить об интенсивности суточного прироста в различные фазы развития побега у обрезанных и необрезанных растений. На рис. 3 и 4 приведены средние величины суточного прироста (в см) для 2 сортов яблони.



Р и с. 3. Суточный прирост побегов в верхней зоне обрезанных (жирные кривые) и необрезанных яблонь (тонкие кривые):
1 — Борсдорф-Китайка; 2 — Бельфлер-Китайка

Первое, что бросается в глаза при рассмотрении обоих графиков, — это более высокое положение кривых роста у обрезанных растений (на рисунках — жирные кривые); это значит, что прирост у обрезанных рас-



Р и с. 4. Суточный прирост побегов в средней зоне обрезанных (жирные кривые) и необрезанных яблонь (тонкие кривые):
1 — Борсдорф-Китайка; 2 — Бельфлер-Китайка

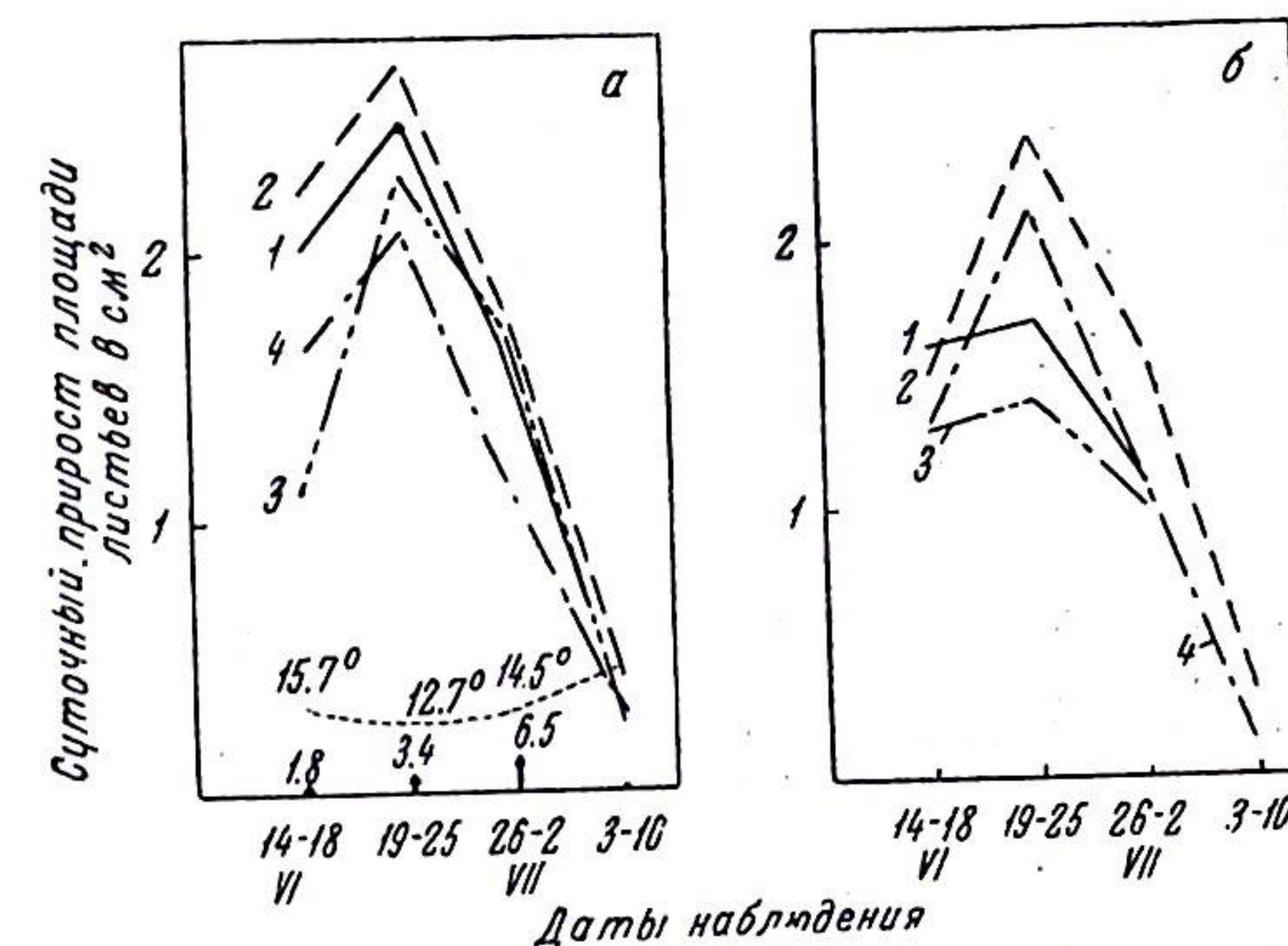
стений больше, чем у необрезанных, что особенно заметно в среднем и конечном периодах роста побегов. Видно также, что наибольшая величина прироста у обрезанных и необрезанных растений наступает одновременно,

в нашем опыте 1945 г. — 10 июля. При сравнении рис. 3 и 4 ясно, что в верхней зоне прирост заметно больший, чем в средней зоне.

Вначале кажется непонятной двувёршинность кривых на обоих графиках, т. е. некоторое опускание кривых на восходящей ветви, а потом снова поднятие их. Анализ температурных условий роста побегов в середине июня 1945 г. обнаружил, что температура за это время была довольно низкой и равнялась за период с 19 по 26 июня в среднем 12.8°C . Последнее, очевидно, и обусловило слабый прирост побегов за это время, что и выразилось небольшим опусканием кривых на восходящей ветви. После фазы интенсивного прироста (наиболее высокая точка кривых) наступает его затухание (нисходящая ветвь кривой), которое идет более замедленными темпами в верхней зоне растения.

2. Изменение площади листьев в процессе их роста

Одновременно с изучением динамики роста побегов яблони мы изучали изменение площади листьев в процессе их роста на побегах в средней зоне опытных растений.



Р и с. 5. Суточный прирост площади листьев 10-го узла:

а — у обрезанных растений; б — у необрезанных растений 4 сортов яблони: 1 — Борсдорф-Китайка; 2 — Бельфлер-Китайка; 3 — Коричное; 4 — Боровинка

Для изучения были взяты листья 10 и 20-го узлов у 5 обрезанных и 5 необрезанных яблонь. Листья 10-го узла начинали разворачиваться (в среднем) 14 июня и заканчивали рост к 10 июля; листья 20-го узла начинали разворачиваться 17 июля и росли до 7 августа. Измерения длины и ширины листьев и зарисовка их площади начинались с момента разворачивания листьев, производились через каждые 5 дней и продолжались до конца роста листьев. На основании изменения площади листьев в процессе их роста мы могли судить об интенсивности прироста площади за одни сутки (в среднем).

Суточные приросты площади листьев приведены на рис. 5 и 6. Оба графика показывают, что 1) у обрезанных растений прирост площади листьев больше, чем у необрезанных; разница в приросте особенно резко заметна у листьев 20-го узла. Это можно объяснить тем, что листья этого узла развивались на месяц позднее, чем листья 10-го, и поэтому влияние обрезки

на растение в целом было сильнее; 2) наибольший прирост площади листьев как у обрезанных, так и у необрезанных растений наступил одновременно — на 8-й день после начала разворачивания листа. На 9-й день начиналось падение прироста, которое постепенно уменьшалось.

Продолжительность роста листьев оказалась одинаковой у обрезанных и необрезанных растений. Продолжительность роста листьев 10-го узла, в условиях лета 1945 г., равнялась 26 дням, а листьев 20-го узла — 21 дню. Большую продолжительность роста листьев 10-го узла можно объяснить

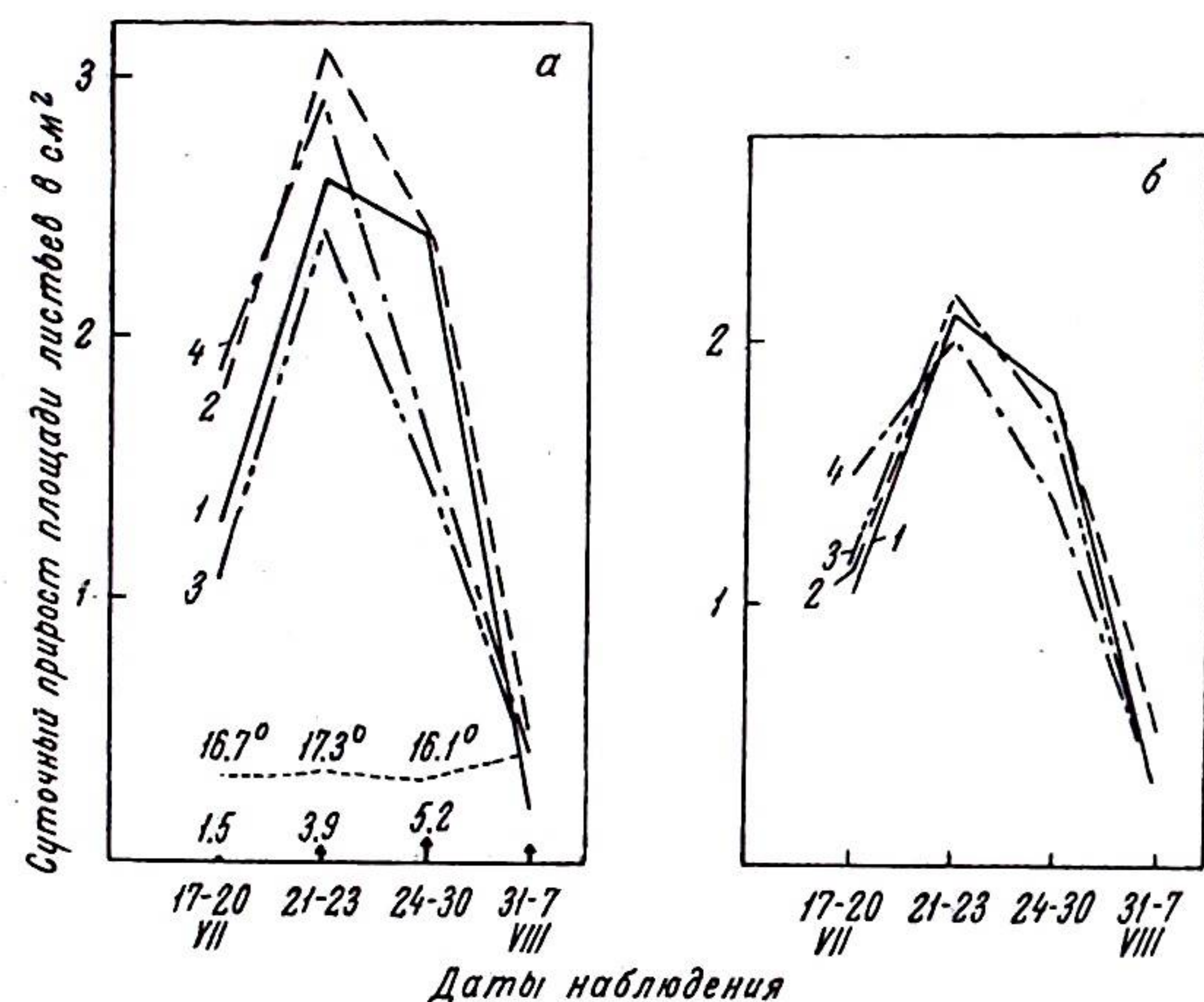


Рис. 6. Суточный прирост площади листьев 20-го узла: а — у обрезанных растений; б — у необрезанных растений 4 сортов яблони: 1 — Борсдорф-Китайка; 2 — Бельфлер-Китайка; 3 — Коричное; 4 — Боровинка

менее благоприятными температурными условиями: средняя температура за этот период развития равнялась 15°, между тем как в период развития листьев 20-го узла она равнялась в среднем 18°. Площадь листьев в конце их роста у обрезанных и необрезанных растений показана в табл. 3.

Таблица 3

Площадь листьев в конце их роста (в см²)

Сорт	Листья 10-го узла			Листья 20-го узла		
	у обрезанных растений	у необрезанных растений	Достоверность разницы	у обрезанных растений	у необрезанных растений	Достоверность разницы
Борсдорф-Китайка	42.57±2.6	29.80±4.4	2.5	34.50±3.0	27.8 ±0.6	2.2
Бельфлер-Китайка	47.43±3.0	40.70±0.8	2.2	42.17±1.6	30.30±3.4	3.2
Коричное	37.03±0.1	25.85±1.6	6.9	30.60±1.5	24.83±1.9	0.7
Боровинка	34.10±2.6	32.30±3.4	0.4	35.77±3.2	29.55±0.3	1.9

Из табл. 3 видно, что площадь листьев у обрезанных растений несколько больше, чем у контрольных необрезанных, но, как показывает биометрическая обработка, разница в величине площади в большинстве случаев недостоверна.

3. Толщина ствола и боковых веток

В конце вегетационного периода было произведено измерение диаметра ствола опытных растений в двух зонах: в нижней части растения (на 2—3 см выше места прививки) и в верхней части, на одной и той же высоте для всех сортов (80 см от места прививки). Результаты измерений сведены в табл. 4.

Таблица 4

Диаметр стволов растений в конце вегетационного периода (в см)

С о р т	Обрезаемые растения		Необрезаемые растения		Достоверность разницы	
	диаметр ствола				I и I	II и II
	нижний (I)	верхний (II)	нижний (I)	верхний (II)		
Борсдорф-Китайка .	2.33 ± 0.14	1.43 ± 0.12	2.90 ± 0.10	1.82 ± 0.05	1.7	3.0
Бельфлер-Китайка .	2.46 ± 0.06	1.54 ± 0.10	2.61 ± 0.0	1.84 ± 0.08	1.3	2.3
Коричное	2.20 ± 0.09	1.32 ± 0.13	2.38 ± 0.06	1.72 ± 0.05	1.7	3.0
Боровинка	2.32 ± 0.05	1.48 ± 0.06	2.58 ± 0.07	1.70 ± 0.01	3.0	3.7

Табл. 4 показывает, что стволы необрезанных растений толще, чем стволы обрезанных. Разница в величине верхних диаметров у обрезанных и необрезанных растений для 3 сортов вполне достоверна, для сорта Бельфлер-Китайка — почти достоверна. Вероятность повторности события в тех же условиях равна 0.9786, т. е. с 45.73 шанса против одного мы можем сказать, что эта разница в последующих исследованиях повторится. Для нижних диаметров ствола разница в величине их у обрезанных и необрезанных растений вполне достоверна только для одного сорта Боровинка; для 2 сортов, Борсдорф-Китайка и Коричное, — с 10.22 шанса против одного, а для сорта Бельфлер-Китайка — с 4.16 шанса против одного можно ожидать, что эта разница в дальнейших исследованиях повторится снова.

В табл. 5 показана разница в толщине боковых побегов у 2 сортов в одной и той же зоне. Диаметр измерялся у основания побегов и их вершины (в таблице приведено среднее из 10 измерений).

Как видно, нижний диаметр боковых веток достоверно больше у обрезанных растений по сравнению с необрезанными. Верхний диаметр достоверно больше у Бельфлер-Китайки и недостоверно больше у Борсдорф-Китайки.

Таким образом, весенняя обрезка верхушки растения и некоторых нижних ветвей в конце лета способствует изменению толщины ствола и боковых ветвей. В конце вегетационного периода у обрезанных растений наблюдается меньшая толщина ствола, но большая толщина основания веток будущей кроны. Очевидно, обрезка вызывает перераспределение питательных веществ внутри растения, что приводит к иному характеру его развития.

Таблица 5

Диаметр боковых веток (в см)						
С о р т	Обрезанные растения		Необрезанные растения		Достоверность разницы	
	д и а м е т р в е т о к				I и I	II и II
	нижний (I)	верхний (II)	нижний (I)	верхний (II)		
Борсдорф-Китайка .	0.72 ± 0.01	0.44 ± 0.03	0.62 ± 0.03	0.42 ± 0.02	3.3	0.5
Бельфлер-Китайка .	0.84 ± 0.09	0.54 ± 0.04	0.58 ± 0.01	0.36 ± 0.02	3.0	4.5

ВЫВОДЫ

1. Длина вегетативных побегов, а также продолжительность их роста больше у обрезанных растений по сравнению с необрезанными. Эта разница особенно отчетлива в верхней зоне растений.

2. Побеги обрезанных растений обладают большим суточным приростом по сравнению с побегами необрезанных. В фазе интенсивного роста побегов и в конце их роста это различие заметно сильнее. Снижение темпа ростовых процессов наступает одновременно как у обрезанных, так и у необрезанных растений.

3. В верхних зонах обрезанных, необрезанных растений побеги длиннее и растут более продолжительное время, чем в средних зонах. У обрезанных растений отличие между зонами более резкое в сравнении с необрезанными.

4. Листья обрезанных растений по длине и ширине и площади отличаются большей величиной, чем листья необрезанных растений. Однако эта разница в условиях развития лета 1945 г. оказалась не вполне достоверной.

5. В конце вегетационного периода обрезанные растения имели более тонкий ствол и более толстые боковые ветви в зоне кроны по сравнению с таковыми же у контрольных (необрезанных) растений.

6. Таким образом, первая обрезка яблони в питомнике изменяет коррелятивные отношения в развитии, способствует омоложению растений, вызывая более усиленный вегетативный рост боковых побегов, особенно в верхних частях дерева (вблизи места ранения), влияет на перераспределение веществ внутри растения, что важно для формирования скелета плодового дерева.

7. Необходимы дальнейшие физиологические и морфологические исследования для выяснения механизма коррелятивных отношений в развитии растения, лежащих в основе всех хирургических операций с растениями.

В заключение приношу благодарность директору Плодовой станции Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева Е. И. Эзериной и научным сотрудникам станции за предоставление материала и создание условий для работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Дубровицкая Н. И. и Базавлук В. Ю. О корреляции некоторых признаков с скороплодностью и скороспелостью у молодой яблони. — Рефераты научно-исслед. работ Отд. биол. наук АН СССР за 1945 г., М., 1945.
 Кренке Н. П. Хирургия растений, изд. «Новая деревня», М., 1928.
 Лысенко Т. Д. и Авакян А. А. Чеканка хлопчатника, Сельхозгиз, М., 1937.
 Шитт П. Г. и Метлицкий З. А. Плодоводство, Сельхозгиз, М., 1940.
 Кооршанн К. Grundlehren des Obstbaumschnittes, 1896.

ЛИСТОВЫЕ ЧЕРЕНКИ И ИХ РЕГЕНЕРАТИВНАЯ СПОСОБНОСТЬ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТНОГО СОСТОЯНИЯ

Н. И. ДУБРОВИЦКАЯ и Е. А. БАРАНОВА

Вегетативное размножение листовыми черенками представляет большой теоретический интерес, так как оно связано с проблемой индивидуальности частей организма. Под индивидуальностью мы понимаем, согласно Кренке (1928), биологическую способность организма в целом или отдельных органов его к самостоятельной жизни.

Для практики метод размножения листовыми черенками имеет пока ограниченное применение, так как придаточные побеги от листьев образуются легко у сравнительно небольшого числа растений.

И. В. Мичурин (1939) уделял большое внимание вегетативному размножению. Говоря о способах размножения плодовых растений черенками и отводками, он указывает и на возможность укоренения листьев некоторых плодовых культур.

Для работ Главного ботанического сада Академии Наук СССР по обогащению флоры Союза, связанных с решением вопросов интродукции и озеленения, проблема вегетативного размножения является чрезвычайно актуальной.

Размножение листовыми черенками может иметь то преимущество перед стеблевыми, что листовых черенков с одного и того же растения можно взять гораздо больше.

За последнее десятилетие обзор литературы по вопросу вегетативного размножения дан в сводных работах Правдина (1938) и Суингла (Swingle, 1940). Регенеративная способность, по мнению некоторых авторов [Кренке (1928), Вехов и Ильин (1934), Правдин (1938)], зависит от наследственных свойств растений, с которых берутся черенки, и ряда внешних и внутренних факторов. Кренке (1940) уделял большое внимание зависимости регенеративной способности от возраста растений и их частей. Правдин (1944) тоже полагает, что регенеративная способность черенков есть возрастной признак, и объясняет неодинаковую укореняемость древесных черенков, взятых с разных частей побега, различным их возрастом.

Максимов и Можяева (1944) установили возрастные изменения коллоидно-химических свойств протоплазмы; полученные ими результаты можно рассматривать как подтверждение некоторых положений теории Кренке на физиологическом материале. Эти авторы устанавливают, что вязкость и проницаемость протоплазмы испытывают закономерные изменения в клетках: процесс старения каждой клетки характеризуется

сначала понижением, а затем новым повышением проницаемости протоплазмы и необратимым повышением ее вязкости.

Максимов и Турецкая (1947) показали, что у стеблевых черенков картофеля корнеобразование тесно связано с возрастным их состоянием. Согласно опытам указанных авторов, ткани одного и того же побега на разной высоте обладают различными физиологическими свойствами. Введение ростовых веществ, по их мнению, может помочь корнеобразованию только в том случае, если ткани черенков не слишком устарели.

В наших опытах мы имеем дело с листовыми черенками. Под листовым черенком понимается отделенный от растения лист с черешком, но без какой-либо части стебля.

Нас интересует возникновение адвентивных заложений на изолированных листьях. Цель настоящей работы — выяснить влияние возрастного состояния листьев (их собственного возраста) в момент черенкования на их регенеративную способность и место возникновения придаточных образований.

В предыдущей работе с укорененными листьями табака (Дубровицкая, 1945) мы показали, что для регенеративной способности листьев лучшим возрастом оказалась фаза их интенсивного роста (5—10-дневный возраст).

Интересно найти коррелятивную зависимость между регенеративной способностью и возрастным состоянием листьев у ряда растений — не только тех, у которых жизнь листьев продолжается несколько месяцев, но и тех растений, листья которых живут несколько лет, как, например, у фикуса, аукубы, лавровишни и некоторых других.

Сведения о продолжительности жизни листьев некоторых покрытосемянных и голосемянных растений встречаются у Молиша (Molisch, 1929); способность листовых черенков к регенерации в разных группах растений освещена в обзорной работе Хагемана (Hagemann, 1932). Он считает, что способность к регенерации у листовых черенков не всегда зависит от возраста и что зависимость эта не является правилом. По его мнению, если листья некоторых видов растений вообще способны к регенерации, то они обладают этим свойством, начиная с ранней молодости и до самой смерти. Листья других видов растений ни в каком возрасте не способны к регенерации.

Такой вывод Хагемана нам представляется неправильным: он вызван тем, что автор недостаточно точно учитывает возрастное состояние листьев в момент черенкования, тем более, что сам Хагеман в своих исследованиях приводит факты яркой зависимости способности к регенерации от возраста листьев у многих растений.

Преодолению трудностей вегетативного размножения, а также выяснению причин регенерации должны быть посвящены исследования разных специалистов (морфологов, физиологов, анатомов и биохимиков).

Проведенное нами исследование, с одной стороны, показывает коррелятивную зависимость между возрастным состоянием листьев в момент черенкования и их регенеративной способностью, с другой стороны, дает картину заложения адвентивных корней у исследованных видов растений, а у некоторых из них — побегов-регенерантов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась в течение 2 лет (1946 и 1947 гг.). В 1946 г. объектами исследования были листья герани (*Pelargonium roseum* Welld.) и томата (*Solanum lycopersicum* L. сорт Гумберт). В 1947 г., кроме этих двух

видов, объектами исследования были листья еще 8 видов растений: аукубы (*Aucuba japonica* Thunb.), лавровишни (*Prunus laurocerasus* L.), фикуса (*Ficus elastica* Roxb.), вишни — сорта Полевка и Владимирская, рододендрона (*Rhododendron catawbiense* Michx.), дурмана (*Datura stramonium* L.), белладонны (*Atropa belladonna* L.) и георгины (*Dahlia variabilis* Desf.).

Черенкование производилось в парнике оранжереи (во влажном песке) в мае, июне и июле. Для ускорения укоренения листьев применялись: в 1946 г. — индолил-масляная кислота (в концентрации 0.0025%) и гетероауксин (в концентрации 0.01%); в 1947 г. — индолил-масляная кислота (в концентрации 0.005%) и 2.4 дихлор-фенокси-уксусная кислота (в концентрации 0.0005%). Перед черенкованием листья выдерживались в растворе кислот 3—4 часа.

Контрольные листья перед черенкованием держались в течение того же времени (3—4 часа) в воде.

В продолжение вегетационного периода у некоторых видов (герань, фикус) изучалась динамика ростовых процессов листьев в разные фазы развития растений.

Начиная с момента разворачивания листьев, через каждые 3—5 дней измерялась длина и ширина пластинки листьев и длина их черешков. Измерения продолжались до окончания роста листьев. Разница в длине и ширине листа за 3—5 дней, деленная на число дней, давала средний суточный прирост длины и ширины листа.

Отмечая сроки появления листьев, мы могли учитывать продолжительность их жизни как на растениях, так и в изолированном состоянии. Чтобы иметь представление о продолжении роста изолированных листьев, мы измеряли их величину перед черенкованием и сравнивали ее с величиной листьев в различные сроки их жизни после черенкования.

Таким образом, изучая возрастную изменчивость листьев на растениях, мы брали для черенкования известный по возрасту материал. Это давало нам возможность суждения о зависимости степени регенерационной способности от возрастного состояния органов в момент операции. Для черенкования листья брались в разном собственном возрасте — как в период роста, так и после окончания его. У лавровишни, фикуса и рододендрона листья брались, кроме того, в возрасте одного года, а у аукубы часть листьев была взята в однолетнем, а часть — в двухлетнем возрасте.

Для анатомического анализа листья фиксировались в разные сроки после их черенкования, чтобы захватить разные фазы заложения придаточных образований.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

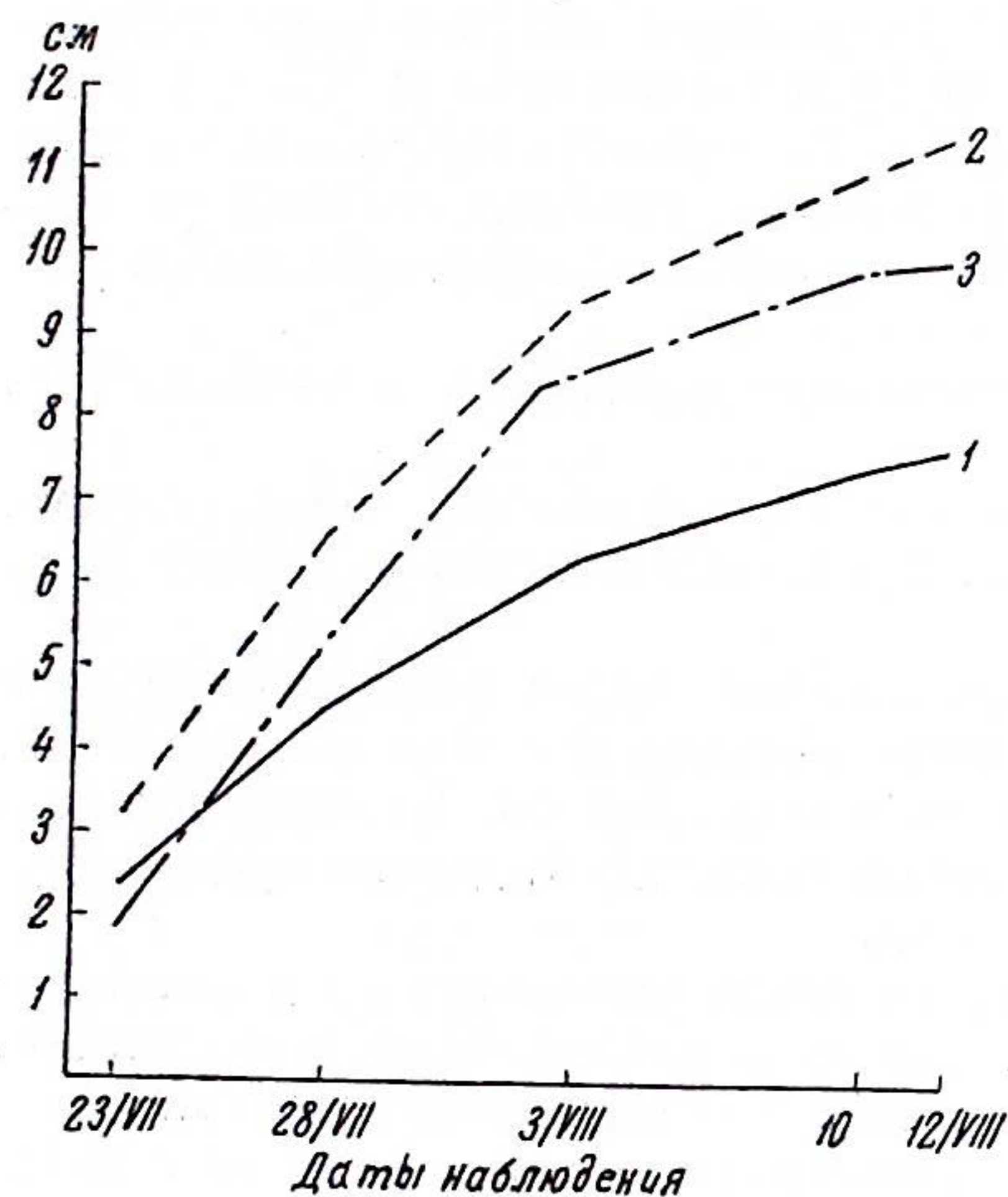
Как показали наблюдения, виды растений, с которых в наших опытах брались листовые черенки, можно было разделить на две группы: первая группа — растения с листьями, живущими на растении в наших условиях несколько месяцев (герань, томат, дурман, белладонна, георгина, вишня), вторая — с листьями, живущими более продолжительное время — 1½ — 2—3 года (лавровишня, фикус, рододендрон, аукуба).

1. Динамика роста побегов

В течение вегетационного периода изучалась динамика роста листьев у одного из видов каждой из указанных групп (герани и фикуса).

Результаты изучения показаны на рис. 1. Здесь даны средние измерения 5 листьев, развившихся почти одновременно. Рис. 1 показывает, что в течение всего периода роста нарастание ширины пластинки листьев герани было больше, чем нарастание длины пластинки и длины черешка.

Первые 5 дней после разворачивания листа длина черешка его увеличивается почти одинаково с длиной пластинки, потом нарастание длины черешка идет сильнее, чем удлинение пластинки. Рост изучаемых листьев продолжался 20 дней (с 23/II по 12/VIII).



Р и с. 1. Динамика роста листа герани (*Pelargonium roseum*):

1 — длина пластинки; 2 — ширина пластинки; 3 — длина черешка

стинки 14—15 см и растут в течение 29—30 дней.

На рис. 2 показан прирост длины и ширины пластинки листа герани и длины черешка за одни сутки в различные фазы роста листа.

Как у листа герани, так и у листа фикуса наиболее интенсивный прирост наблюдается в первую неделю их роста, потом следует постепенное уменьшение прироста, а после 3 недель рост листьев обычно заканчивается.

Полученные данные о большем приросте листьев за первую неделю их жизни после разворачивания подтверждают результаты наших наблюдений над ростом листьев у вишни (Дубровицкая, 1944), табака (Дубровицкая, 1945) и яблони.

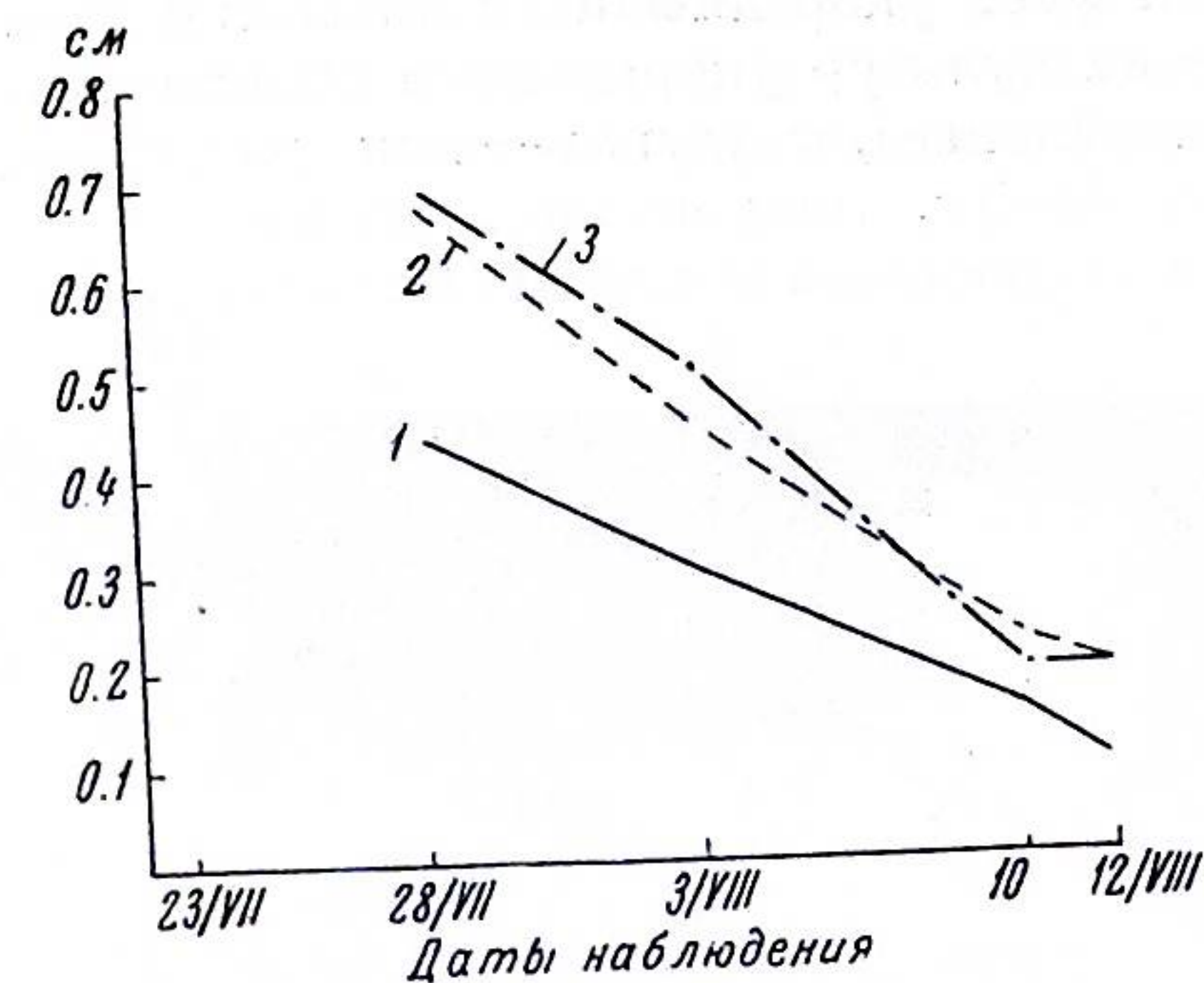
2. Корнеобразование и побегообразование у изолированных листьев

На основании наших опытов с укоренением листьев табака мы ожидали, что фаза интенсивного роста листьев в момент их черенкования будет наиболее благоприятной для регенеративной способности. Это предположение действительно оправдалось для листьев некоторых изученных видов растений (герань, дурман, белладонна, георгина).

Однако у листьев фикуса наиболее благоприятным для корнеобразования оказался месячный, двухмесячный и годовалый возраст. Из

листьев, черенкованных в возрасте 1 месяца и 1 года, укоренились все, а из черенкованных в возрасте 1 недели — только некоторые.

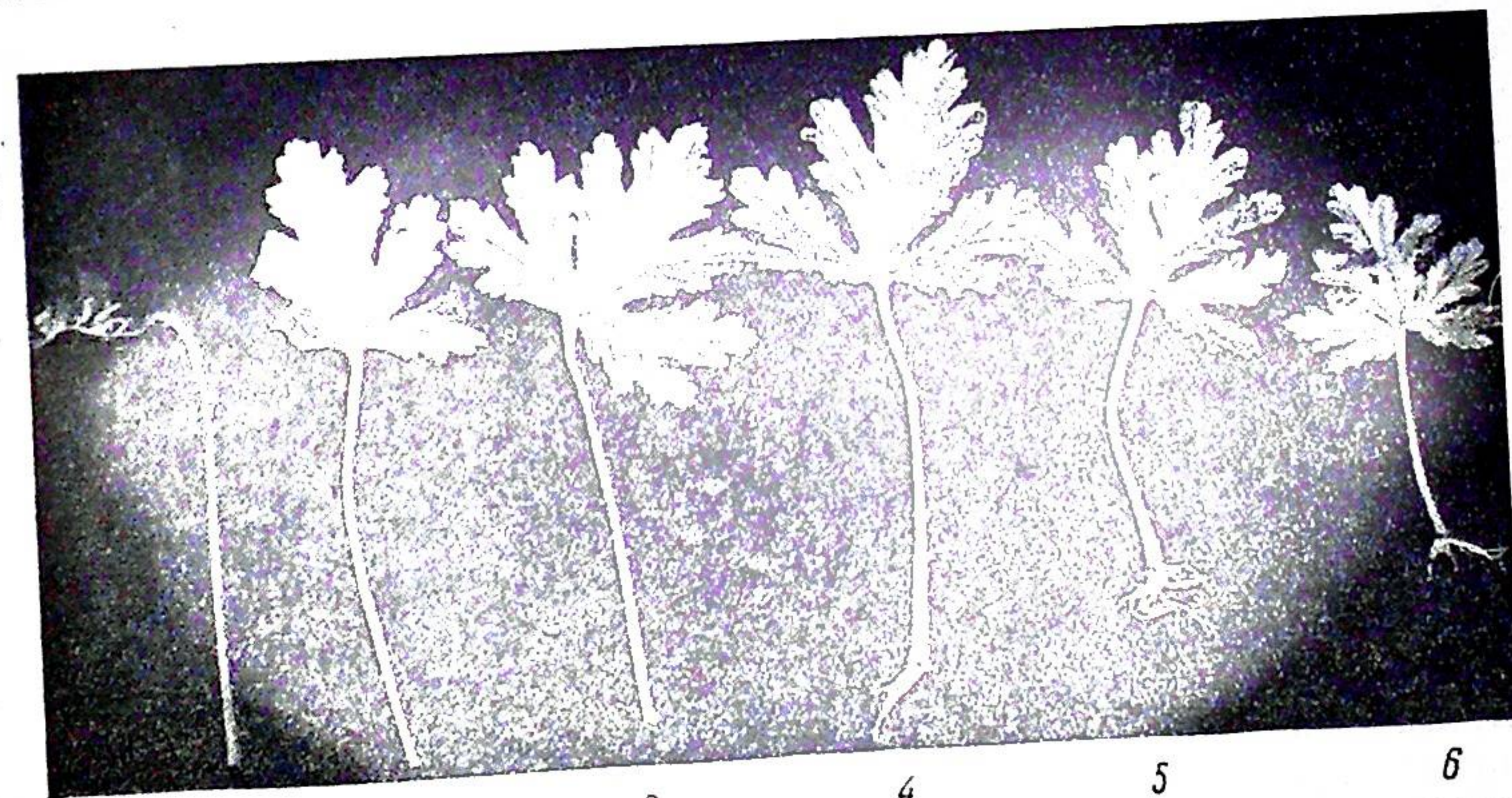
В наших опытах собственный возраст листьев фикуса не превышал 1 года. Однако мы считаем, что с увеличением возраста листьев, к концу



Р и с. 2. Средний суточный прирост листа герани (*Pelargonium roseum*):

1 — длина пластинки; 2 — ширина пластинки; 3 — длина черешка

их жизни, регенеративная способность их снова будет уменьшаться. Один из опытов с листьями аукубы подтвердил это положение. Черенкованные в период роста и в годовалом возрасте листья аукубы укорени-



Р и с. 3. Листья герани (*Pelargonium roseum*), снятые с одного растения. Черенкованы 25/VII, фото 22/VIII 1947 г.

1, 2, 3 — листья, черенкованные после окончания роста; не укоренились; 4, 5, 6 — листья, черенкованные в период роста; укоренились. Все листья перед черенкованием обработаны индолил-масляной кислотой

лись через 1½—2½ месяца, а черенкованные в более старом возрасте (2—2½ года) не укоренились даже после 8—10 месяцев.

На рис. 3 показано влияние собственного возраста листьев герани на процесс корнеобразования. Все листья сняты с одного и того же растения

и черенкованы 25 июля 1947 г. Листья 1, 2, 3 уже закончили рост ко времени черенкования; листья 4, 5, 6 — находились в периоде роста. К моменту фотографирования (23 августа 1947 г.) видно образование корней только у растущих листьев.

Количественный учет укоренившихся листьев и побегов-регенерантов показал, что у одних культур укореняются только растущие листья (герань, георгина, белладонна), у других — как растущие, так и закончившие рост (аукуба, фикус, лавровишня, вишня (сорт Полевка), томат, дурман).¹ Листья рододендрона и вишни (Владимирская) в наших опытах



Р и с. 4. Укоренившиеся листья томата (сорт Король Гумберта). Черенкованы 22/VI 1947 г.

1 — лист, обработанный индолил-масляной кислотой; 2 — контрольный лист. Оба листа взяты с 6-го узла растений, в фазе их интенсивного роста. У листа, обработанного растительным веществом, более сильное корнеобразование по сравнению с контрольным.

совсем не укоренились. У некоторых из них образовались каллюсы, но дальнейших новообразований не наступало.

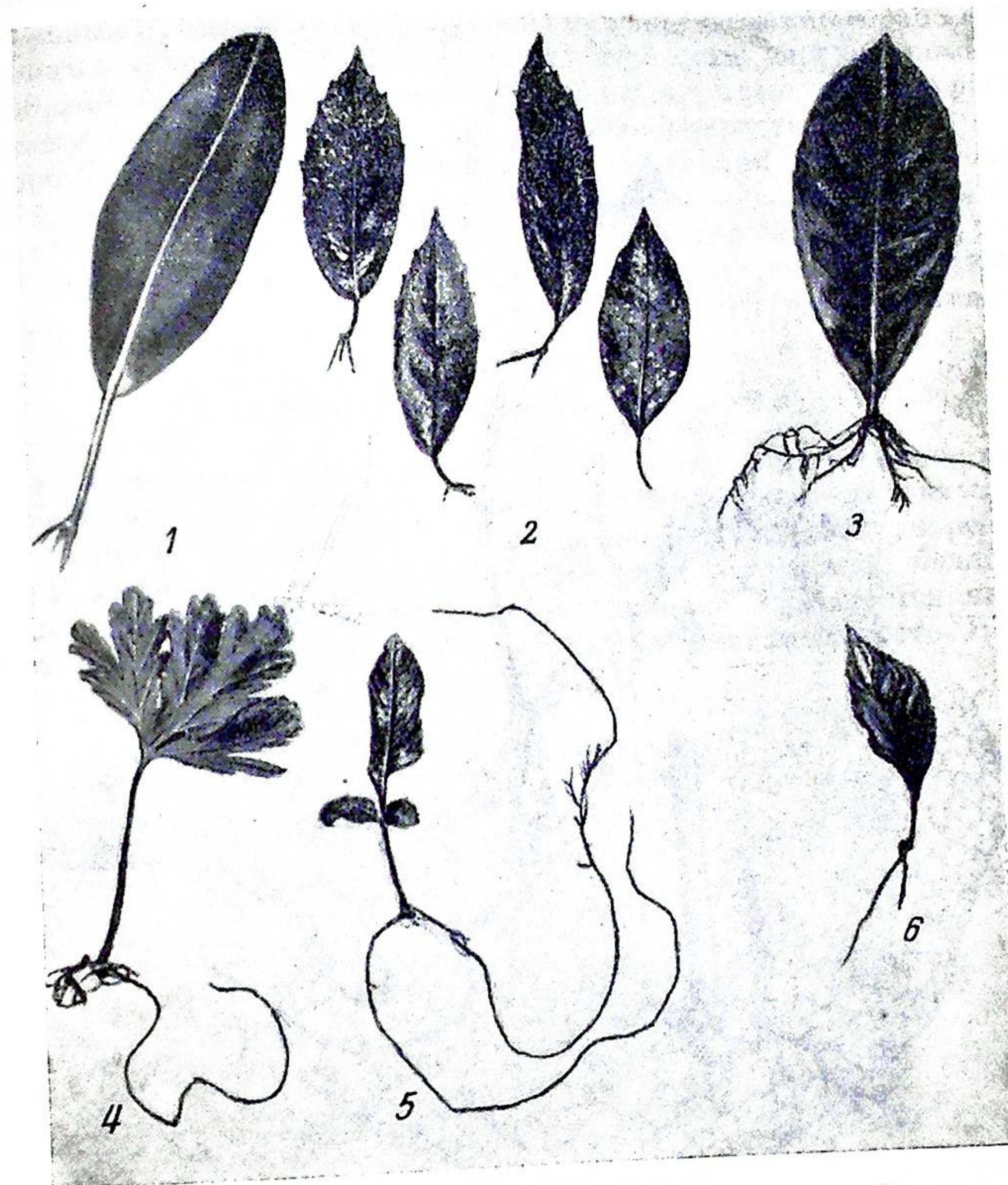
Применение индолил-масляной кислоты и гетероауксина заметно увеличило процент укоренения у одних культур (аукуба, лавровишня, вишня Полевка, белладонна), незначительно увеличило у других (герань, томаты, дурман) и совсем не увеличило у листьев георгины.

Применение индолил-масляной кислоты и гетероауксина ускоряет укоренение у всех культур в среднем на 1—2—3 недели, кроме того, корней развивается больше и на большем протяжении черешка. На рис. 4

¹ У томата при черенковании в конце июля не было корнеобразования у закончивших рост листьев, в то время как при ранних сроках черенкования (май и первая половина июня) укоренялись все листья.

представлены одновозрастные листья томата, черенкованные в фазе интенсивного роста. У обработанного листа наблюдается более сильное корнеобразование по сравнению с контрольным.

Из 10 исследованных видов мы получили в 1947 г. придаточные побеги только от листовых черенков розовой герани, причем от листьев, черенкованных в фазе интенсивного роста. Подобное наблюдение было сделано нами в 1944—1945 гг. с листовыми черенками табака сорта Трапезонд.²



Р и с. 5. Корнеобразование у 6 исследованных видов растений: 1 — фикуса (*Ficus elastica*); 2 — аукубы (*Aucuba japonica*); 3 — лавровишни (*Prunus laurocerasus*); 4 — герани (*Pelargonium roseum*); 5 — георгины (*Dahlia variabilis*); 6 — вишни (сорт Полевка)

Побеги-регенеранты от листьев нескольких сортов табака были ранее получены Евтушенко (1940), однако он не указал, в каком возрасте были черенкованы листья. Евтушенко отмечает, что метод вегетативного размножения табака полезен в селекционных целях для ускоренного получения семян новых хозяйственных сортов табака.

² В 1948 г. два листа аукубы (*Aucuba japonica*) и один лист лавровишни, черенкованные в 2-месячном возрасте, дали придаточные побеги.

Изучение возрастной изменчивости листьев табака помогло нам (1945) установить, что побеги-регенеранты получают только от листьев табака, черенкованных в фазе интенсивного роста. Теперь мы имеем подтверждение полученных нами результатов у листовых черенков другого растения, имеющего большое практическое значение, — розовой герани.

На рис. 5 показано корнеобразование у 6 исследованных видов, а у герани (рис. 6), кроме того, образование побегов-регенерантов. Заложение



Р и с. 6. Образование придаточного побега у листа герани (*Pelargonium roseum*). Слева внизу — развитие побега-регенеранта у герани на придаточном корне:
1 — побег; 2 — почка; 3 — корень

придаточных побегов у герани было экзогенным из клеток черешка. В одном случае побег-регенерант развился на придаточном корне (см. рис. 6). Подобный случай был отмечен у картофеля Дубровицкой (1933б) и Бельской (1933).

Протасеня (1935) при размножении герани листьями с черешками, срезанными у основания, получил придаточные побеги. Однако он не

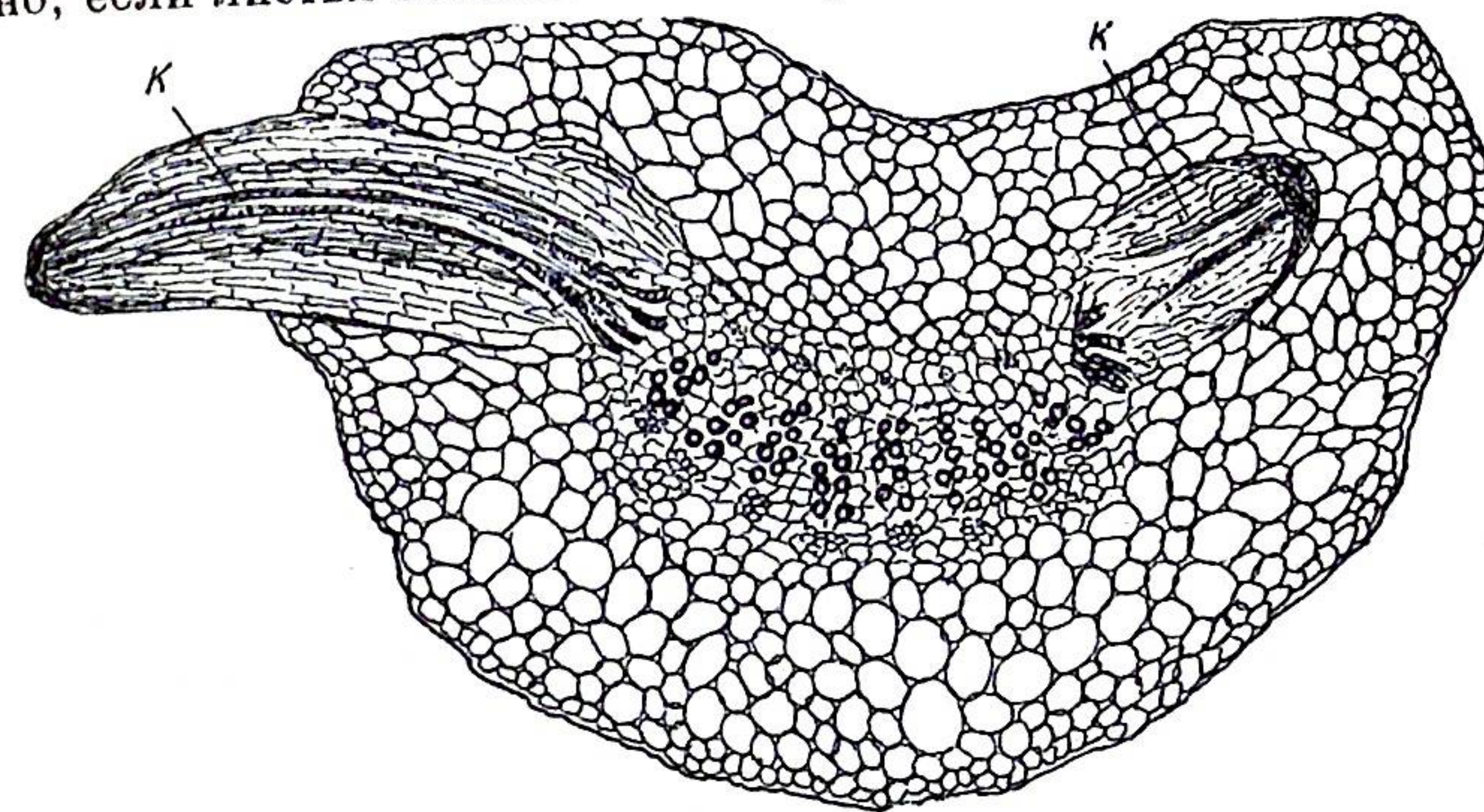
указывает процента укоренения листовыми черенками, а также, в каком возрасте брались им листья для черенкования и какие из них дали придаточные побеги. В наших опытах с листовыми черенками герани в 1947 г. было получено 85% укоренения при применении индолил-масляной кислоты и 80% укоренения у контрольных листьев.

Хримлян (1940) отметил ускорение корнеобразования при применении гетероауксина у стеблевых черенков розовой герани и указал, что корневая система у обработанных черенков более разветвленная. Он считает обязательным применение гетероауксина при черенковании герани в производственных условиях. В наших опытах стеблевые черенки розовой герани, обработанные индолил-масляной кислотой, давали мощные растения с листьями большей величины, чем контрольные растения.

Укоренившиеся растущие листья розовой герани в наших условиях в 1947 г. дали при обработке индолил-масляной кислотой 29.4% придаточных побегов, контрольные листья — 25%. Метод размножения розовой герани растущими листьями необходимо проверить в производственных условиях, применяя вначале парниковую культуру изолированных листьев.

3. Заложение адвентивных корней

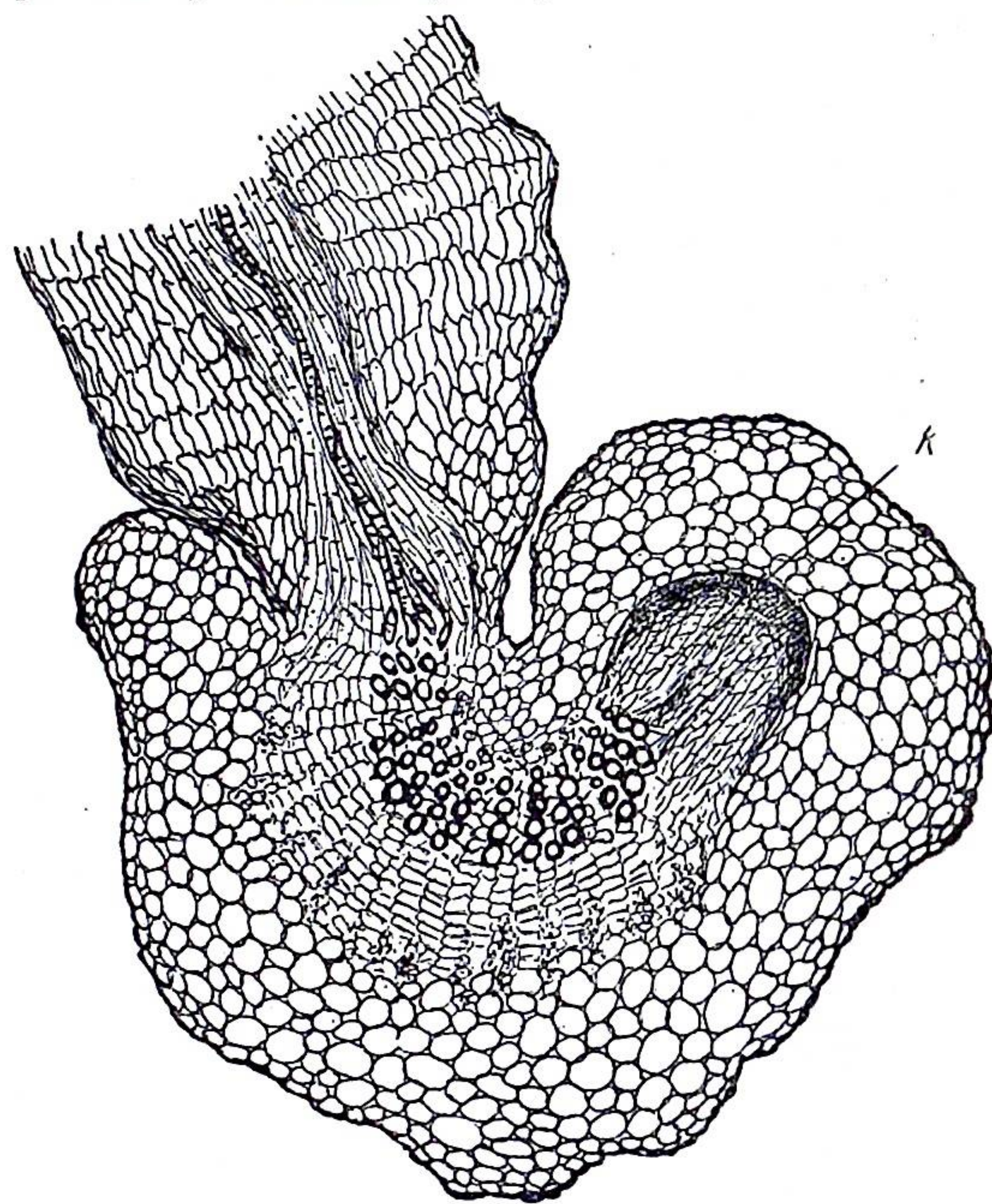
В результате анатомического исследования листовых черенков удалось установить, что формирование корневых меристем часто находится в непосредственной зависимости от возрастного состояния укореняемого листа. У листовых черенков таких растений, как герань, белладонна, георгина, деятельность корнеобразующих тканей проявляется наиболее активно, если листья были посажены в фазе интенсивного роста. В череш-



Р и с. 7. Поперечный срез черешка дурмана (*Datura stramonium*). Придаточные корни (к) формируются около проводящих пучков. $\times 37$

ках листьев, закончивших рост, заложения корневых меристем совершенно не наблюдалось. В черешках очень молодых листьев (в возрасте 1—2 дней) активность корнеобразующих тканей очень слабая, и заложение корней происходит только в единичных случаях. У других растений (фикус, томат) формирование корневых меристем и развитие корней в листовых черенках происходит одинаково хорошо как в фазе интенсивного роста, так и после окончания роста листа.

Анатомическая структура черешков у исследованных листьев оказалась довольно разнообразной. У таких растений, как дурман, белладонна и вишня Полевка, проводящая система черешка представлена на поперечном срезе в виде одного большого проводящего пучка дугообразной формы (рис. 7, 8), состоящего из большого количества мелких элементарных пучков. Дугообразный проводящий пучок располагается в центральной части



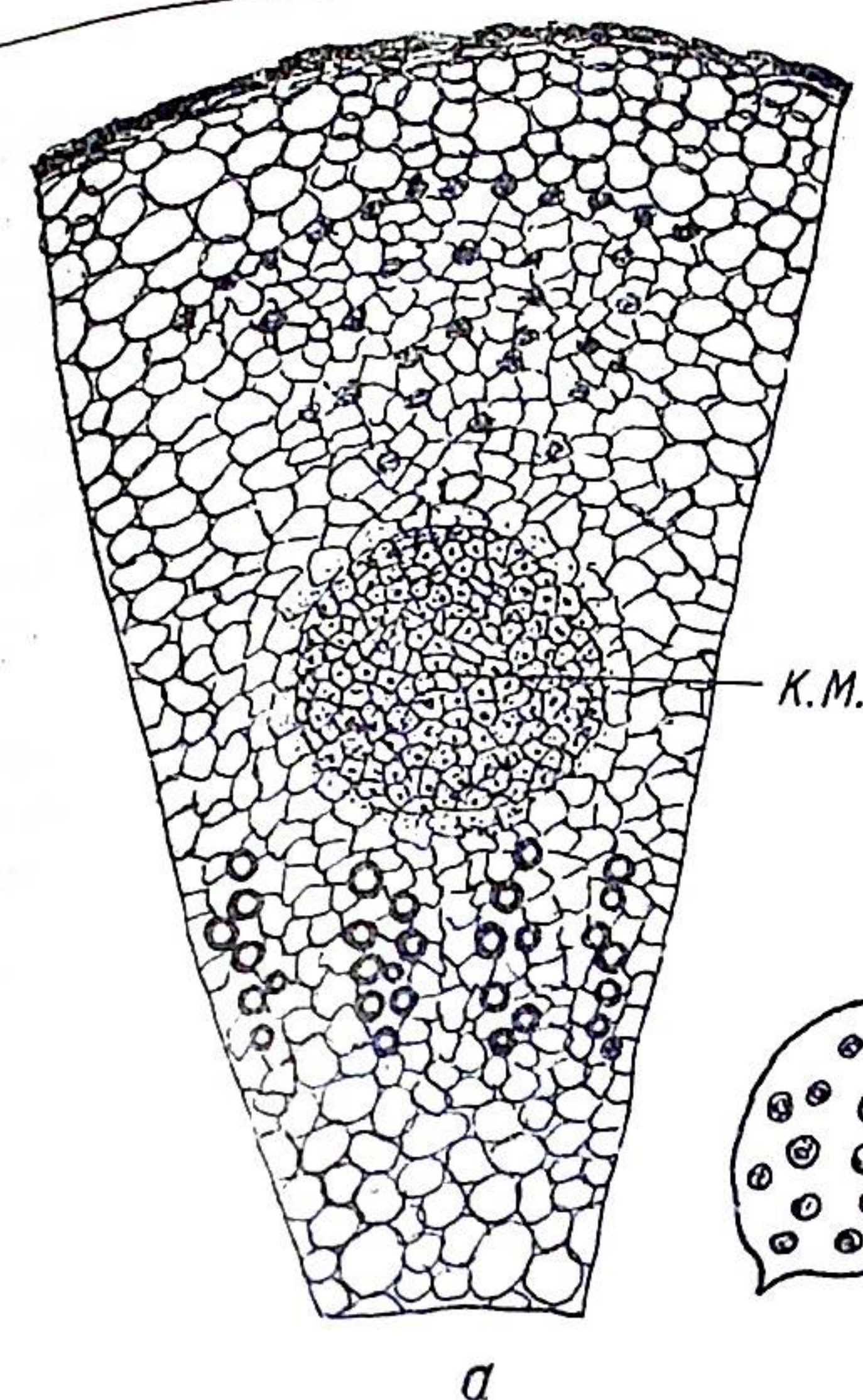
Р и с. 8. Поперечный срез черешка вишни (сорт Полевка). Корни (k) формируются около центральной жилки. $\times 22$

черешка. Пучок окружен перициклом, граничащим с основной паренхимой черешка. Проводящие пучки в черешке листа фикуса (рис. 9) расположены в основной паренхиме черешка без видимого порядка.

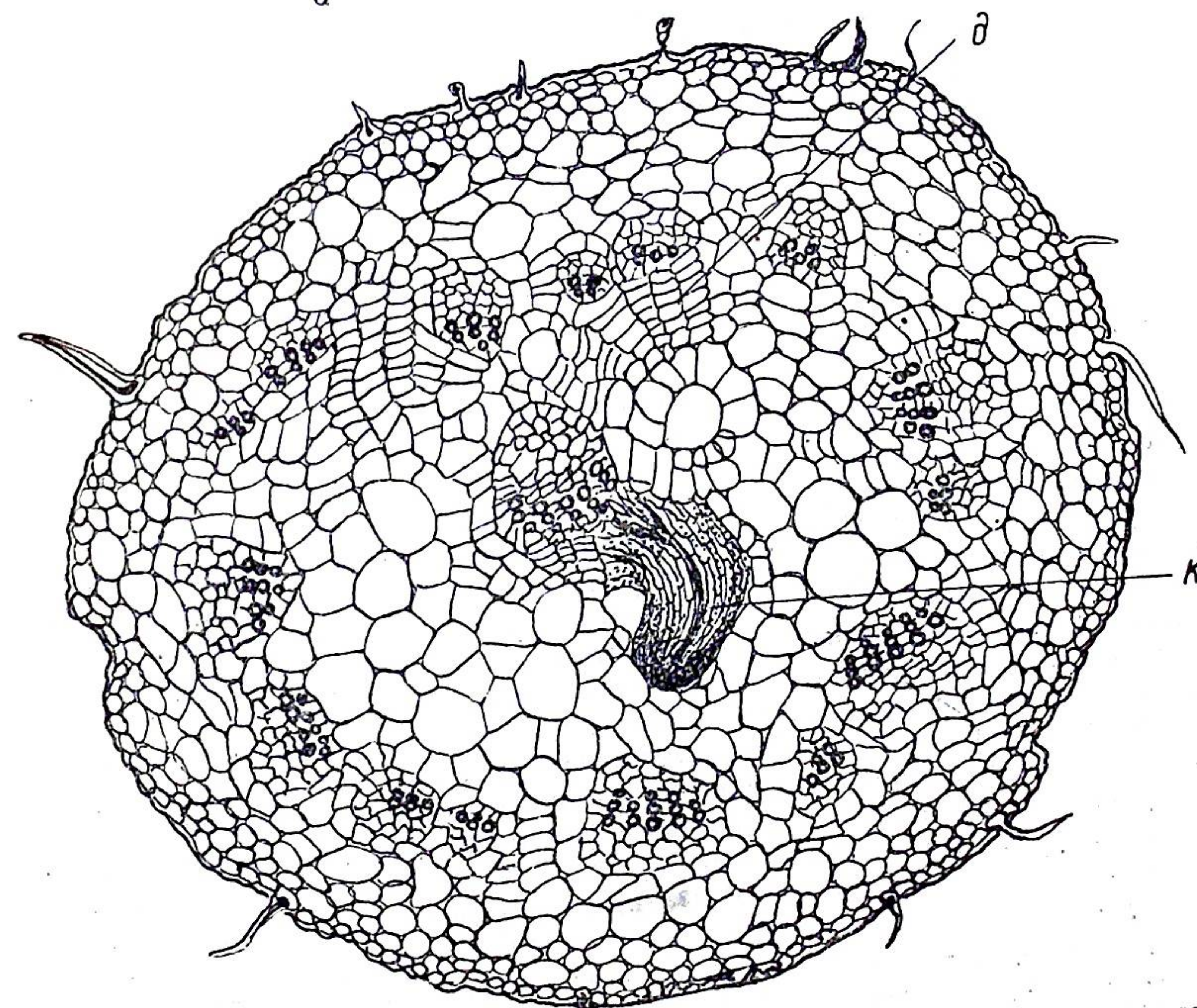
У герани, георгины и томата проводящие пучки расположены по периферии черешка (рис. 10, 11, 12). Обычно между пучками находится паренхимная прослойка. У герани, кроме периферических пучков, в центре располагаются еще один-два более крупных проводящих пучка (см. рис. 10). В черешках аукубы проводящая система представлена тремя проводящими пучками (рис. 13).

Описанная выше структура черешков после посадки их во влажный песок постепенно изменяется. Прежде всего в черешках начинается активное деление паренхимных клеток, в результате которого формируется новая ткань — пробка, заживляющая срез черешка.

Процесс деления паренхимных клеток в черешках после заживления среза не приостанавливается, а, наоборот, становится более интенсивным, вследствие чего внутри черешка создается другая новая ткань — каллюс, которая быстро выходит за пределы тканей черешка и на конце



Р и с. 9. Черешок фикуса (*Ficus elastica*): а — поперечный срез проводящего пучка; корневая меристема (к. м.) возникла в зоне камбия. $\times 78$; б — структура черешка; с. п. — сосудистые пучки.

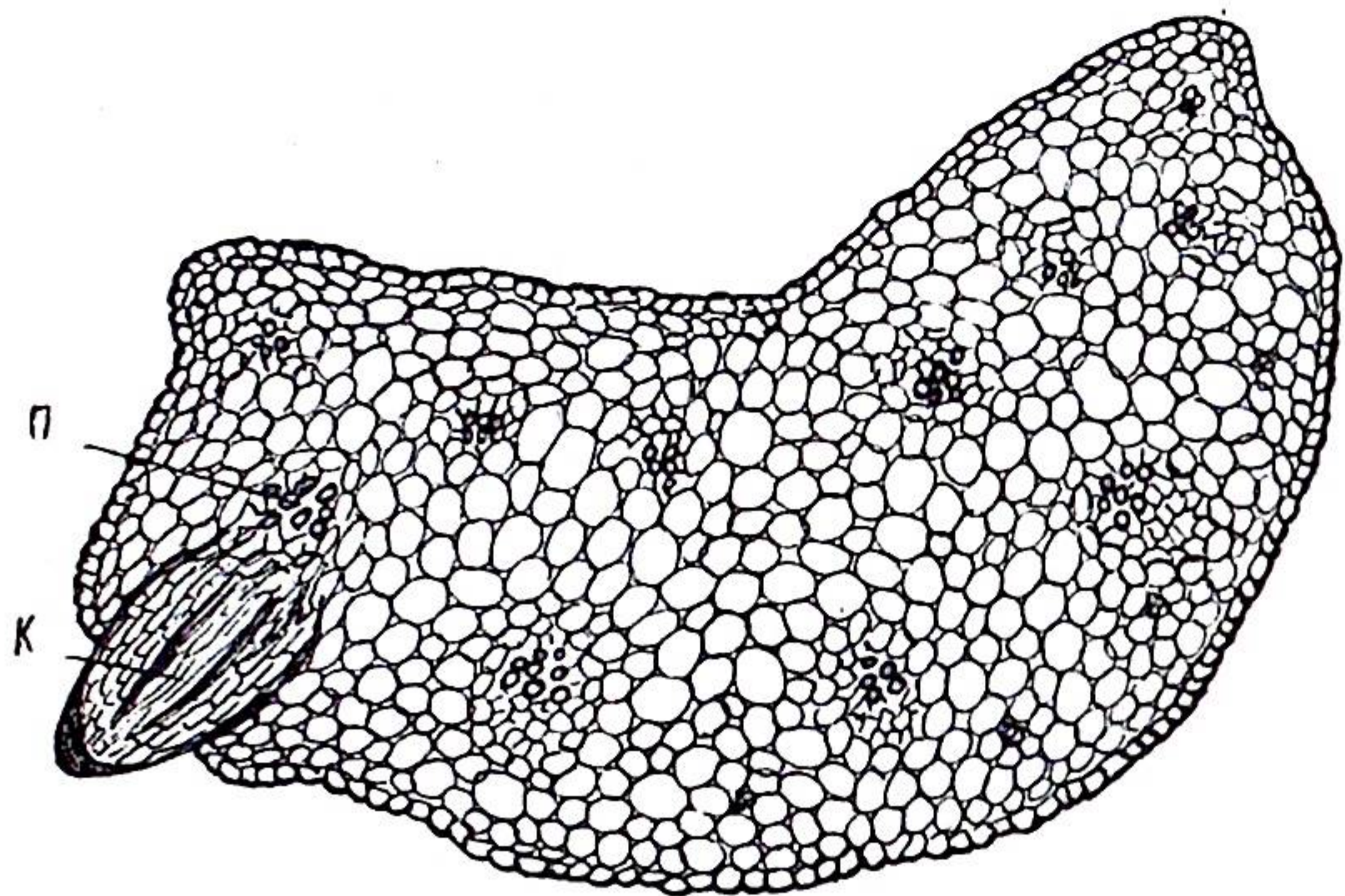


Р и с. 10. Поперечный срез черешка герани (*Pelargonium roseum*). Заложение корня (k) около центрального проводящего пучка. Видны деления паренхимных клеток (d). $\times 37$

его образует наплыв. Часто формирование каллюса происходит не только за счет деления клеток паренхимы черешка, но и клеток перицикла. Однако в листовых черенках доминирующую роль в образовании каллюса играет паренхимная ткань в отличие от стеблевых черенков, где главная роль принадлежит перициклу и камбию.

Степень развития каллюса у исследованных нами листьев была неодинакова. У одних видов каллюс был очень мощный (фикус, вишня Полевка), у других, как георгина, аукуба, герань, каллюс развивался очень слабо. У всех черенков, бывших в нашем опыте, развитию корней предшествовало образование каллюса.

Процесс укоренения черенков у различных видов протекал неодинаково. Одни черенки укоренялись быстро, другие — медленно, но закономерность формирования корневых структур у всех изученных видов одна



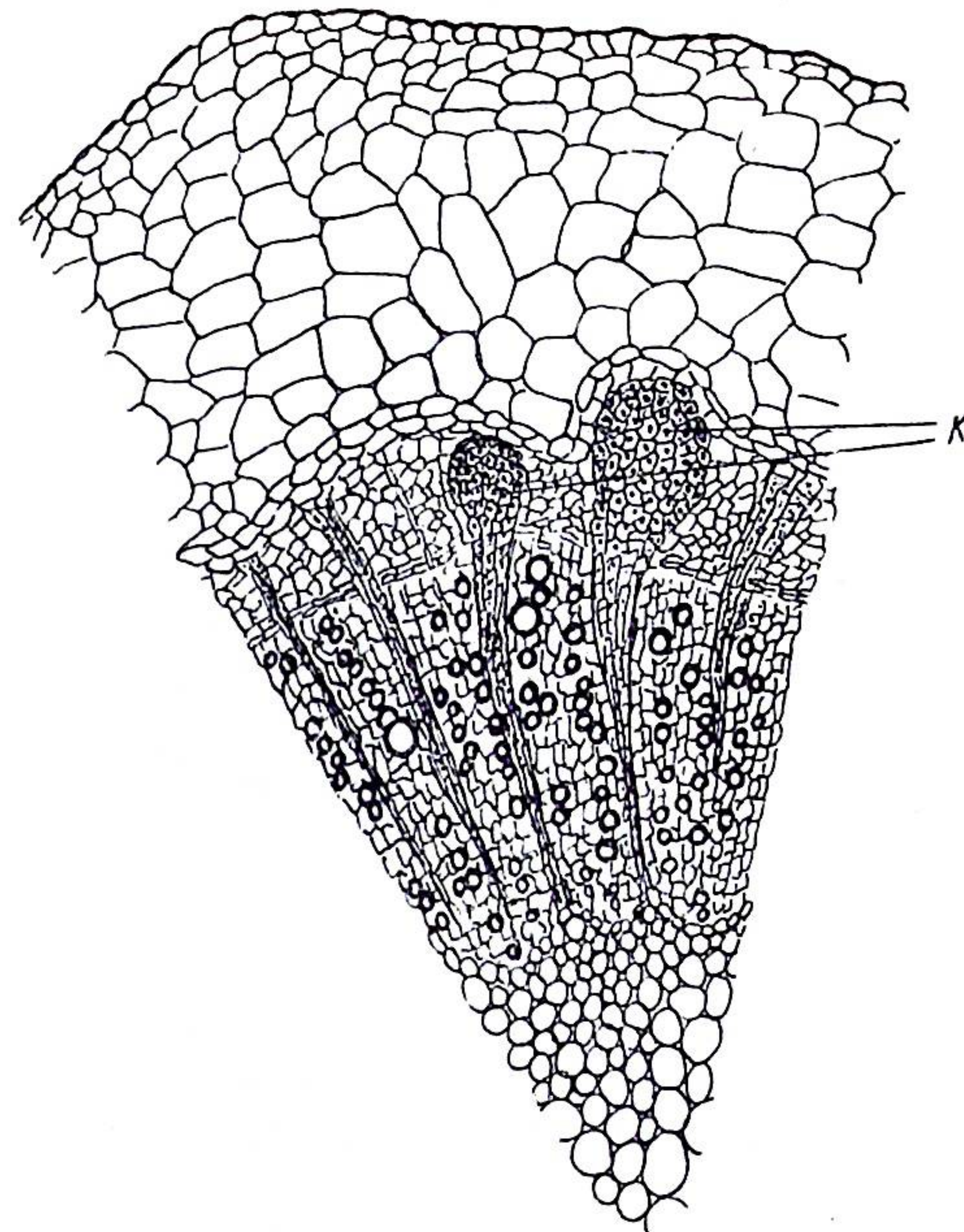
Р и с. 11. Поперечный срез черешка георгины (*Dahlia variegata*). Заложение корня (k) около проводящего пучка (n). $\times 22$

и та же. Постоянным местом возникновения корневых меристем у исследованных черенков являются ткани проводящих пучков. Корнеобразовательная функция была присуща чаще перициклу, реже — камбию.

Заложение корневых меристем в перицикле проводящих пучков отмечено нами у герани, дурмана, вишни Полевки, белладонны и георгины (см. рис. 10, 7, 8, 11). У фикуса корневые меристемы закладываются в камбиальной зоне проводящих пучков (см. рис. 9). При этом заложение адвентивных корней может происходить в каждом пучке черешка. Такой тип заложения корней был отмечен нами раньше для черенков тау-сагыза (Баранова, 1945). Возникновение адвентивных корней в зоне камбия характерно также для черенков томата. В отличие от фикуса, здесь корневые зачатки возникают против луча (см. рис. 12). В черешках аукубы и лавровишни не удалось установить, в какой ткани проводящего пучка — в перицикле или камбии — начинает формироваться корневой зачаток, так как изучавшиеся черенки имели уже довольно сильно развитые корни. Но все же можно определенно сказать, что образование адвентивных корней и у этих черешков непосредственно связано с проводящими пучками. В черешке аукубы число заложившихся корней соответствует числу проводящих пучков черешка (см. рис. 13).

Таким образом, как было показано выше, заложение корней протекало у всех исследованных объектов только в тканях проводящих пучков и не

было связано с тканью каллюса. Однако, несмотря на такую общую закономерность формирования корневых зачатков, отхождение корней у черешков различных растений происходит по-разному. По признаку отхождения адвентивных корней листовые черенки можно разбить на три группы. В черенках первой группы (томат) корни выходят наружу выше каллюса, причем на довольно большом протяжении черешка и в большом



Р и с. 12. Поперечный срез черешка томата (*Solanum lycopersicum*). Против лучей видны корневые зачатки (k)

количестве (см. рис. 4). В черенках второй группы (аукуба, лавровишня) корни выходят непосредственно над каллюсом в небольшом количестве (см. рис. 5). К третьей группе (фикус) относятся такие черенки, у которых корни выходят наружу через каллюс (см. рис. 5). В данном случае создается полное, но ложное впечатление того, что адвентивные корни образуются непосредственно в ткани каллюса. Обычно такие ложнокаллюсные корни некоторыми авторами трактуются просто как каллюсные корни. Подобная ошибочная трактовка происходит вследствие отсутствия микроскопических исследований.

Интересно остановиться на тех изменениях в тканях черешков, которые происходят под влиянием индолил-масляной кислоты и гетероауксина. Реакция черешков на эти вещества выражалась прежде всего в более интенсивном делении клеток перицикла и паренхимной ткани вокруг проводящих пучков по сравнению с контролем.

Изменения наблюдаются также и внутри самого проводящего пучка. Проводящие пучки черешка неукорененного листа имеют неактивный камбий, т. е. не продуцирующий вторичных элементов.

После укоренения листа деятельность камбия в проводящих пучках черешка становится уже заметной. Наиболее активна она у листьев, обработанных указанными веществами, как это наблюдается, например, в черешках герани и томата. Под влиянием индолил-масляной кислоты и гетероауксина можно наблюдать, кроме изменения в самой структуре черешков, более быстрое и более многочисленное заложение адвентивных корней по сравнению с контрольными черешками (см. рис. 4).

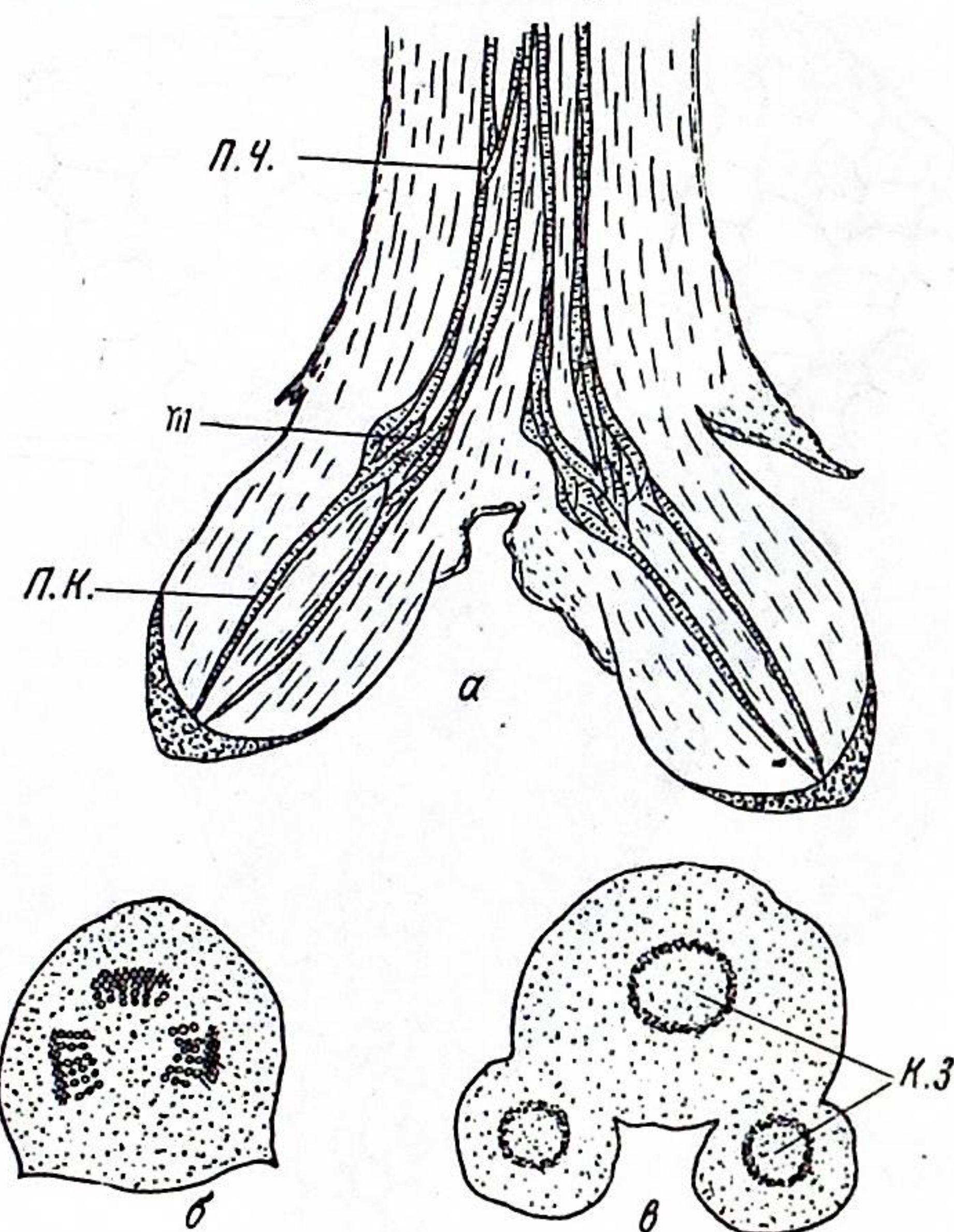


Рис. 13. Черешок аукубы (*Aucuba japonica*):
а — продольный срез; видна связь проводящей системы черешка (п. ч.) и корня (п. к.) посредством трахейд (т.); б — поперечный срез до укоренения; в — поперечный срез с корневыми зачатками (к. з.)

4. Рост изолированных листьев

Как из литературных данных (Mathuse, 1906), (Schwarz, 1933), так и из собственных опытов (с листьями табака) нам было известно, что рост изолированных листьев продолжается. Изучая поведение изолированных листьев табака, мы установили (Дубровицкая, 1945), что ростовые процессы продолжают только у укоренившихся листьев, причем прирост пластинки листьев, обработанных гетероауксином и индолил-масляной кислотой, был значительно больше, чем у контрольных листьев.

Наши опыты показали следующее: 1) листья, более молодые по собственному возрасту, имеют больший прирост по сравнению с более взрослыми; 2) закончившие рост листья могут после их укоренения в некоторых случаях увеличиваться в размерах. Этот прирост, согласно наблюдениям Матусэ и Шварца, происходит за счет увеличения размера клеток без увеличения их числа. Таким образом, отделение (а возможно, и укоренение)

действует как стимул для продолжения роста органов, иногда даже закончивших уже рост на материнском растении. В наших опытах наблюдалось небольшое увеличение размера уже закончивших рост листьев: дурмана (25-дневный возраст) и фикуса и аукубы (годовалый возраст); 3) листья, обработанные индолил-масляной и 2.4 дихлор-фенокси-уксусной кислотами, имели больший прирост по сравнению с контрольными. На рис. 14 показаны

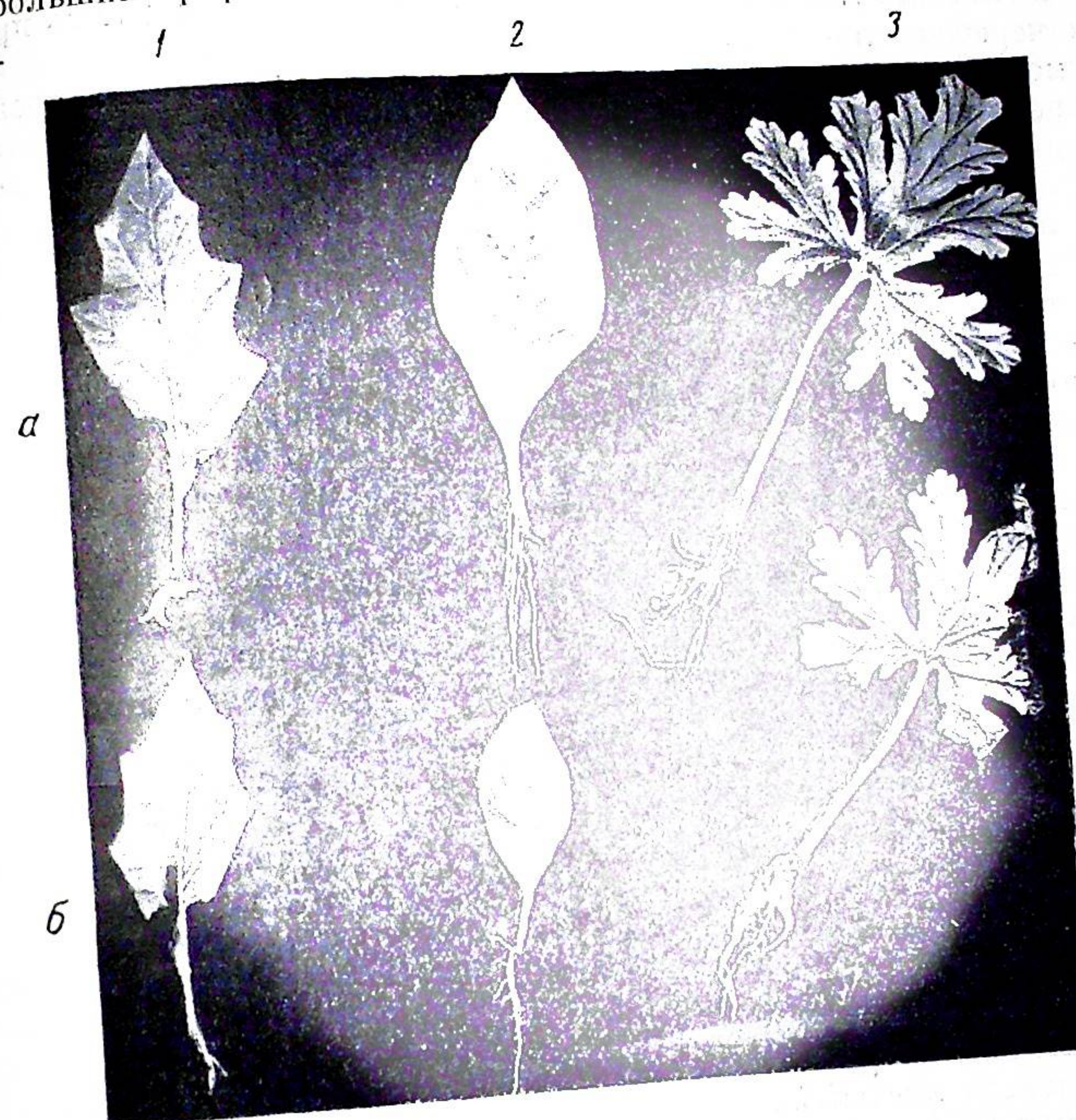


Рис. 14. Укоренившиеся листья:
1 — дурмана; 2 — белладонны; 3 — герани; а — листья, обработанные ростовыми веществами; б — контрольные листья. Все листья черенкованы в 7-дневном возрасте. Обработанные листья имеют большую величину к моменту фотографирования (22/VIII)

заны укоренившиеся молодые (7-дневного возраста) листья дурмана, белладонны и розовой герани.

В первом ряду (а) листья были обработаны перед черенкованием: лист дурмана — 2.4 дихлор-фенокси-уксусной кислотой (концентрация 0.0005%), листья белладонны и герани — индолил-масляной кислотой (концентрация 0.005%). Во втором ряду (б) помещены контрольные листья. Величина листьев каждой пары была почти одинаковой перед началом опыта. В момент фотографирования (22 августа) ясно видна большая величина листьев первого ряда.

У листа дурмана (лист 1, ряд а), обработанного 2 апреля 2.4 дихлор-фенокси-уксусной кислотой, корни оказались значительно толще и неправильной формы по сравнению с контрольным листом (лист 1, ряд б). Формативное действие 2.4 дихлор-фенокси-уксусной кислоты было отмечено Тумановым (1947).

5. Продолжительность жизни изолированных листьев

Давно известно, что при укоренении и внимательном уходе можно продлить жизнь изолированных листьев. Молиш отмечает, что листья пеларгонии жили до 3 лет, лист воскового дерева — до 7 лет, листья бегонии (*Begonia rex*) в его опытах — до 2—3 лет. Нам удалось продлить жизнь черешков листьев бегонии в культуре до 9—10 лет.

Изменение анатомической структуры укорененного черешка после 7 лет 3 месяцев культуры было исследовано нами в 1940 г. Мы считаем, что жизнь изолированного листа можно разделить на три периода: до корнеобразования, до появления придаточных побегов, после побегообразования.

Из исследованных нами листовых черенков мы наблюдали эти три периода только у изолированных листьев бегонии (Дубровицкая, 1933 и 1940), табака (Дубровицкая, 1945) и розовой герани. У листьев герани, черенкованных в конце апреля — середине мая, корнеобразование наступало обычно через 3—4 недели, у листьев, обработанных индолил-масляной кислотой и гетероауксином — на 1—2 недели раньше. Если листья не укоренялись через 3—4 недели, они начинали желтеть и отмирать.

Придаточные побеги у листьев, черенкованных весной и в начале лета, появлялись обычно через 1—1½ месяца после начала корнеобразования. Через 1½—2 месяца после появления придаточных побегов погибал материнский лист, а придаточный побег усиленно развивался, и уже в августе получалось новое мощное растение.

Если появлялся придаточный побег, то лист герани жил 5—6 месяцев (обычно листья на растении живут 3—4 месяца).

При более поздних сроках черенкования (в середине июля) корнеобразование наступило через 1½—2 месяца, а придаточные побеги или совсем не образовывались, или образовывались на следующий год.

Жизнь листовых черенков других исследованных видов, не давших придаточных побегов, можно разделить на два периода: до появления корней и после корнеобразования.

У травянистых растений (томат, дурман, белладонна, георгина) неукоренившиеся листья начинали желтеть и погибать через 3—4 недели, так же, как и неукоренившиеся листья герани. У аукубы, вишни, лавровишни, фикуса и рододендрона гибель неукоренившихся листовых черенков наступала позднее (через 2—4 месяца).

Для продолжительности жизни укоренившихся листьев имеет большое значение возрастное состояние листа в момент черенкования. Например, листья томата, черенкованные после окончания их роста, жили 1—1½ месяца и погибали вскоре после укоренения, а черенкованные в период интенсивного роста жили после укоренения от 2 до 3½ месяцев и тоже погибали, не дав побегов-регенерантов. Продолжительность жизни укоренившихся листьев фикуса, аукубы, лавровишни еще неизвестна; во всяком случае, она гораздо больше, чем продолжительность жизни листьев на растении. В наших прежних опытах (Дубровицкая, 1933а) укоренившиеся листья фикуса и аукубы жили до 4 лет, не дав побегов-регенерантов. Продолжительность жизни изолированных листьев зависит, очевидно, от их общего и собственного возраста и от условий культуры, а эти факторы изменчивы. Опыты в этом направлении продолжаются.

Данные Янсе (Janse, 1921) о том, что у листового черенка камелии корни образовались только в конце первого года культуры, а придаточный

побег появился через 2½ года, показывают выявление потенциальной возможности к регенерации некоторых листовых черенков после разных сроков жизни их в изолированном состоянии.

ВЫВОДЫ

1. Регенеративная способность листовых черенков зависит от ряда внешних и внутренних факторов. Среди последних имеет большое значение возрастное состояние черенков.

2. У некоторых листовых черенков (герань, белладонна, георгина) фаза интенсивного роста листьев является наиболее благоприятной для процессов корнеобразования.

Листья томата, вишни (сорт Полевка), лавровишни, аукубы, фикуса укореняются как в период роста, так и после его окончания. Листья рододендрона и вишни (сорт Владимирская) в наших опытах пока не укоренились.

3. Придаточные побеги были получены от листовых черенков розовой герани, причем от листьев, черенкованных в фазе интенсивного роста. Подобное явление обнаружено нами раньше у листовых черенков табака. Кроме того, уже в 1948 г. были получены 2 придаточных побега от укоренившихся листьев аукубы и один побег от листьев лавровишни, черенкованных в 2-месячном возрасте.

4. Заложение придаточных побегов было экзогенным из клеток черешка; кроме того, в одном случае (у герани) побег-регенерант развивался на придаточном корне.

5. В результате анатомического изучения установлено, что возникновение адвентивных корней происходит в тканях проводящих пучков черешка: в перицикле, окружающем проводящие пучки, или в камбии пучков.

6. У всех исследованных листовых черенков в большей или меньшей степени развивается каллюс, но заложения адвентивных корней в каллюсе не наблюдалось.

7. Исследованные листовые черенки при укоренении вели себя различно: у герани, белладонны и георгины формирование корневых меристем и самая активная деятельность корнеобразующих тканей происходят в период, соответствующий фазе интенсивного роста листа (в момент посадки). У фикуса, аукубы, томата активность тканей к заложению корневых меристем сохраняется даже тогда, когда лист закончил свой рост.

8. При обработке листовых черенков индолил-масляной кислотой и гетероауксином наблюдается: а) более быстрое и более многочисленное заложение адвентивных корней по сравнению с контролем; б) в некоторых случаях более активная деятельность камбия в проводящих пучках; в) более активное деление клеток основной паренхимы черешка. Все это приводит к более мощному развитию корневой системы.

9. Рост изолированных листьев после их укоренения продолжается, причем более молодые по собственному возрасту листья растут сильнее, чем более взрослые. Закончившие рост листья также могут иногда немного увеличиваться в размерах.

10. Продолжительность жизни листа в укорененном состоянии зависит от наследственных свойств растения, от общего и собственного возраста листьев в момент черенкования, а также от условий их дальнейшей культуры.

11. Изучение возрастной изменчивости изолированных органов, помимо изучения других внутренних и внешних факторов, обуславливающих регенеративную способность органов, внесет много ценного в выяснение причин и механизма регенерационных процессов.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова Е. А. Анатомические закономерности корнеобразования в черенках тау-сагыза. — Рефераты научно-исслед. работ Отд. биол. наук АН СССР за 1945 г., М., 1945.
- Бельская Т. Н. Экспериментальные придаточные побеги у 2 сортов картофеля. — Сб. «Феногенетическая изменчивость», изд. Биол. ин-та им. Тимирязева, М., 1933, т. II.
- Вехов Н. К. и Ильин Т. П. Вегетативное размножение древесных растений летними черенками, 1934.
- Дубровицкая Н. И. Изменения в черенке укорененного листа бегонии (*Begonia rex* L.). — Сб. «Феногенетическая изменчивость», изд. Биол. ин-та им. Тимирязева, М., 1933а, т. II.
- Дубровицкая Н. И. Экспериментальные придаточные побеги у картофеля. — Там же, М., 1933б.
- Дубровицкая Н. И. Экспериментальное изменение исторических функций органа. — Изв. АН СССР, 1940, № 2.
- ✓ Дубровицкая Н. И. Влияние возрастного состояния растения и его частей на побегообразование у вишни. — Рефераты научно-исслед. работ Отд. биол. наук АН СССР за 1944 г., М., 1944.
- Дубровицкая Н. И. Регенеративная способность листьев табака и ее зависимости от возрастного состояния. — Рефераты научно-исслед. работ. Отд. биол. наук АН СССР за 1945 г., М., 1945.
- Евтушенко Г. А. Главнейшие результаты исследовательской работы группы физиологии ВИТИМа. — Табак, 1940, № 6.
- Кренке Н. П. Хирургия растений, изд. «Новая деревня», М., 1928.
- Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений, М., Сельхозгиз, 1940.
- Максимов Н. А. и Можая Л. В. Возрастные изменения коллоидно-химических свойств протоплазмы растительных клеток. II. Изменение проницаемости и вязкости в клетках листьев конских бобов и овса. — ДАН СССР, 1944, т. XLII, № 6.
- Максимов Н. А. и Турецкая Р. Х. Укоренение черенков картофеля в связи с их возрастным состоянием. — Сов. ботаника, 1947, т. XV, № 1.
- Мичурин И. В. Принципы и методы работы, Сельхозгиз, М., 1939, т. I.
- ✓ Правдин Л. Ф. Вегетативное размножение растений, Сельхозгиз, М., 1938.
- ✓ Правдин Л. Ф. Влияние величин и возраста древесных черенков на их укоренение. — Сов. ботаника, 1944, № 2.
- Протасеня Р. З. Получение полиплоидных растений при регенерации. — Тр. Никитского ботанического сада, 1935, т. XIX, вып. 1.
- Туманов И. И. Ростовые вещества, изд. «Московский рабочий», М., 1947.
- Христьян А. И. Влияние гетероауксина на корнеобразование черешков герани. — ДАН СССР, 1940, т. XXVI, № 5.
- Hagemann A. Untersuchungen an Blattstecklingen. — Gartenbauwiss., 1932, Bd. VI.
- Janse I. Ein Blattsteckling von *Camelia japonica* mit Adventivknospe. — Flora, 1921, Bd. XIV, H. 3 u. 4.
- Mathuse O. Über abnormales sekundäres Wachstum von Laub. blättern, insbesondere von Blattstecklingen Pflanzen. — Beihefte zum Bot. Zbl., 1906, Bd. XX., № 1.
- Molisch H. Die Lebensdauer der Pflanzen, Jena, 1929.
- Schwarz W. Die Strukturänderungen sprossloser Blattstecklinge und ihre Ursachen, — Jahrb. wiss. Bot., 1933, Bd. XXIII.
- Swingle C. Regeneration and vegetative propagation. — Bot. Rev., 1940, v. VI.

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ ТАУ-САГЫЗА

Е. А. БАРАНОВА

Закон о пятилетнем плане восстановления и развития народного хозяйства СССР на 1946—1950 гг. требует: «Создать сырьевую базу по производству натурального каучука путем увеличения посевных площадей и урожайности, правильного размещения каучуконосных культур и улучшения агротехники их возделывания» и организовать в крупных размерах производство натурального каучука в СССР.

Тау-сагыз — исключительное по своим высоким каучуконосным свойствам растение. Но его введение в культуру встречает затруднения по ряду биологических свойств. Надо упорно и настойчиво работать над преодолением этих препятствий, чтобы превратить этого дикаря в культурное растение и тем самым способствовать повышению производства натурального каучука в СССР.

Естественно, что Главный ботанический сад Академии Наук СССР, одной из задач которого является разработка основ акклиматизации растений, участвует в разработке проблемы окультуривания тау-сагыза, ведущейся в широком масштабе в системе Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина.

Публикуемая работа представляет собой попытку сравнительной оценки биологических особенностей видов тау-сагыза на основе анатомо-морфологического анализа.

В свете новейших ботанических исследований тау-сагыз в Кара-Тау представлен рядом отличных по своей биологии и морфологии видов и форм, имеющих свой ареал и связанных с определенными местообитаниями (Культиасов, 1938).

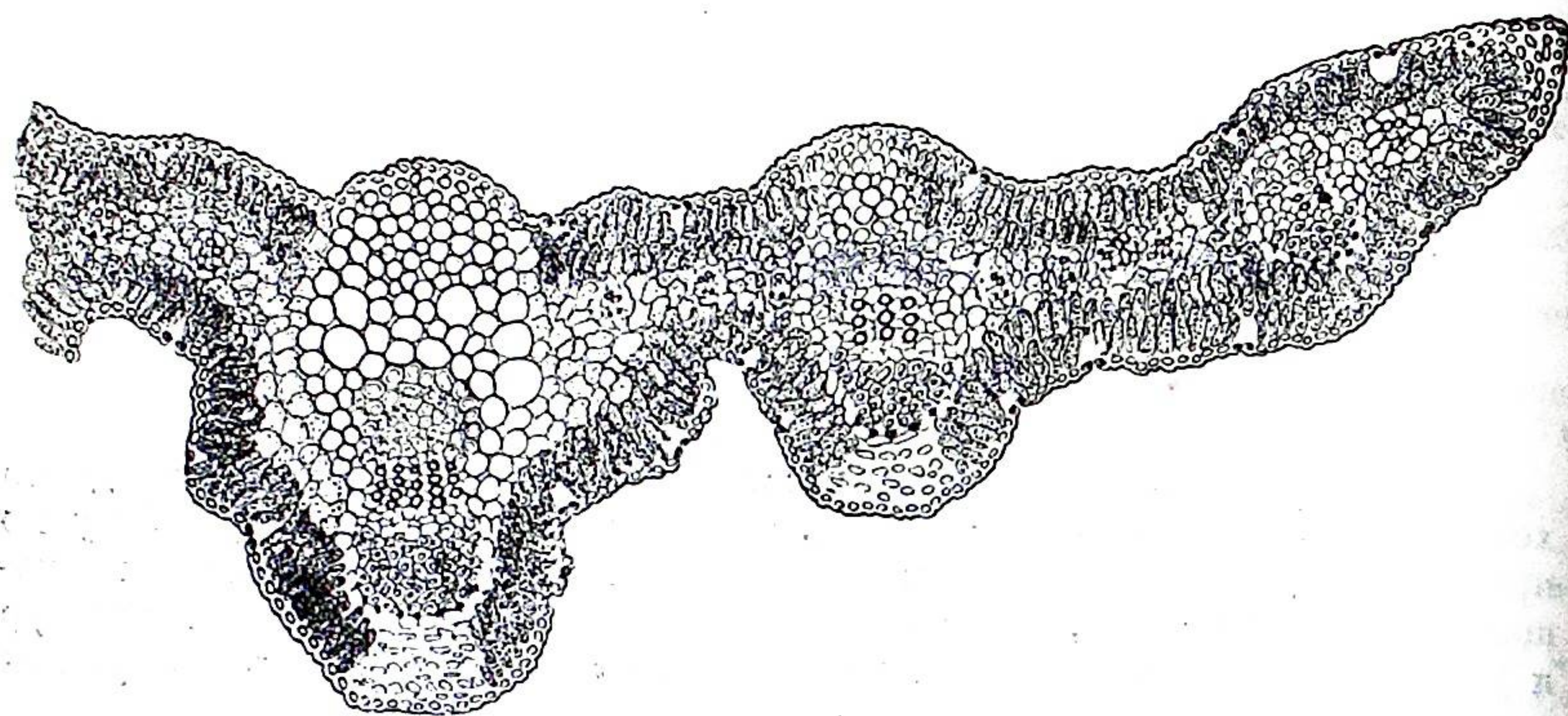
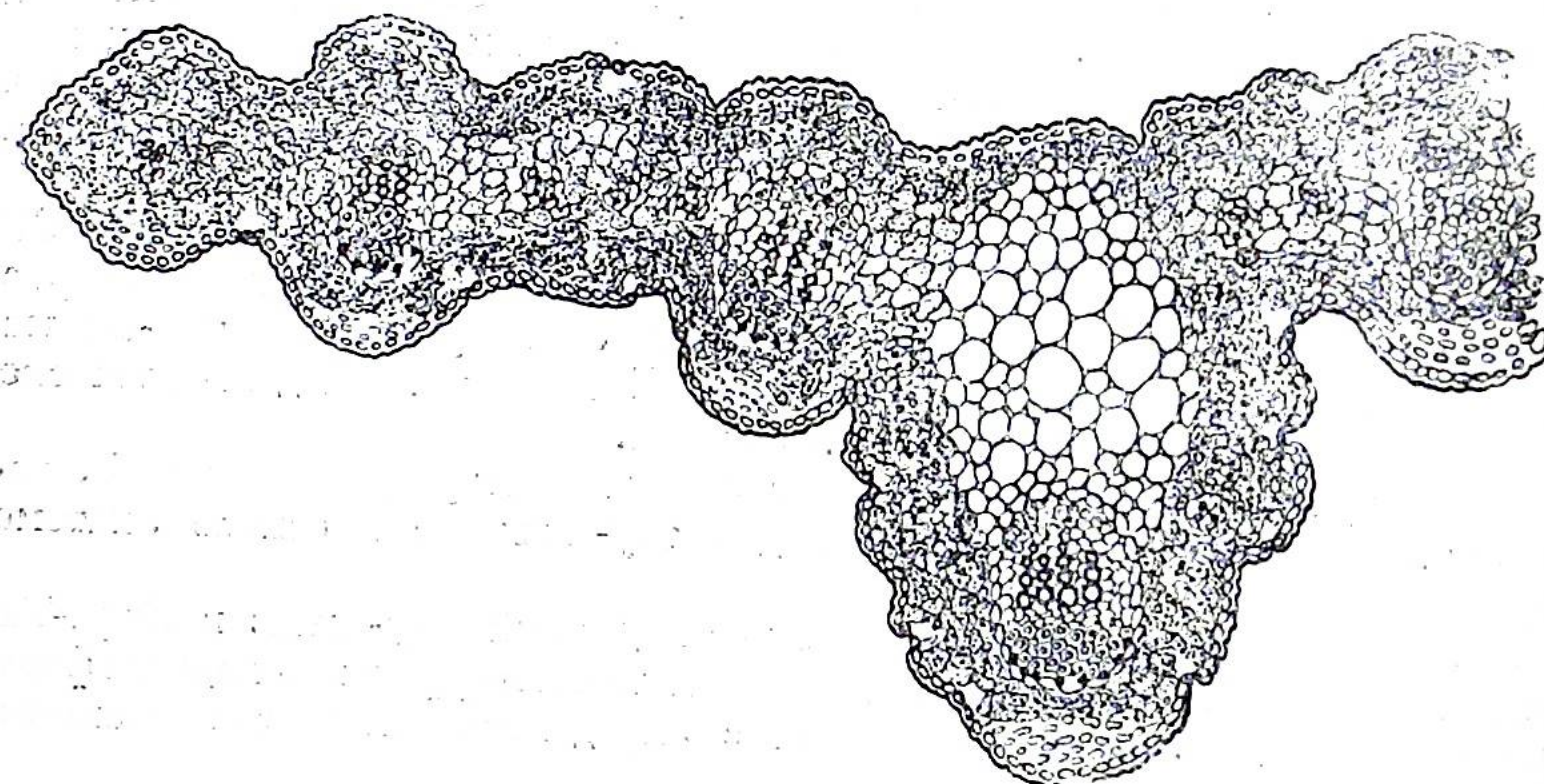
Разнообразие морфологических признаков дает основание предполагать, что и анатомическая структура видов тау-сагыза может быть неоднородной.

С целью выяснения биологических различий, выраженных в анатомическом строении отдельных видов тау-сагыза, были проанализированы лист, цветочный и каудекс у пяти видов: *Scorzonera tau-saghyz* Lipsch. et Bosse, *Sc. karataviensis* M. Kult., *Sc. longipes* M. Kult., *Sc. Mariae* M. Kult. и *Sc. Vavilovii* M. Kult.

Из числа анализируемых видов три, а именно *Sc. longipes*, *Sc. Mariae* и *Sc. Vavilovii*, обитают в пустынных условиях, остальные два вида — в степных, причем ареал *Sc. tau-saghyz* находится в районе кустарниковой степи, а ареал *Sc. karataviensis* — в районе разнотравной сухой степи.

АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛИСТА

Scorzonera tau-saghyz (рис. 1). Форма листа злаковидная, листовая пластинка ясно выражена, причем ширина ее может варьировать от 2 мм до 1.5 см. Количество проводящих пучков в листьях 3—7. Наиболее часто встречаются листья с пятью жилками.

Рис. 1. Лист *Scorzonera tau-saghyz*Рис. 2. Лист *Scorzonera karataviensis*

На поперечном срезе видно, что листья *Sc. tau-saghyz* дорзивентральны. Эпидермальные клетки мелкие. Устьица присутствуют на верхней и нижней сторонах листа на уровне клеток эпидермиса. Столбчатая ткань как на верхней, так и на нижней стороне листа одно-двурядная. Губчатая ткань плотная, состоит из 3—4 рядов, клетки ее имеют довольно правильную округлую форму. В толще губчатой паренхимы в промежутках между жилками листа располагаются мелкие проводящие пучки, состоящие из 2—3 сосудов, небольшой группы луба и нескольких млечников. Характерными чертами листа являются мелкоклетчатость его тканей и сильная утолщенность механических волокон в проводящих пучках и паренхимных клетках центральных жилок.

Scorzonera karataviensis (рис. 2). Тип анатомической структуры тот же, что и у *Sc. tau-saghyz*, однако имеются некоторые отличия. Так, например, столбчатая паренхима обычно бывает двурядной только на верхней стороне листа. На нижней стороне его она или однорядна, или отсутствует вовсе. Клетки всех тканей в листе тонкостенны. Клетки паренхимы в средней жилке листа, будучи очень тонкостенными, часто деформируются и стенки их разрываются, в результате чего внутри паренхимной ткани образуется полость.

Scorzonera longipes (рис. 3). Анатомическая структура листа неодинакова у различных форм этого вида. Часто можно найти листья злаковидные с хорошо развитыми листовыми пластинками, которые на поперечном срезе напоминают своим строением листья *Sc. tau-saghyz* и *Sc. karataviensis* (см. рис. 1, 2). Такие листья обычно встречаются у *Sc. longipes* var. *kysyl-kulensis* и некоторых форм типичной популяции *Sc. longipes*. Однако у других форм типичной популяции *Sc. longipes* и у *Sc. longipes* var. *tau-taryensis* листья по характеру изменения листовой пластинки показывают большое сходство с листьями другого пустынного вида — *Sc. Mariae*.

Scorzonera Mariae (рис. 4). Листья отличаются от листьев рассмотренных выше видов тау-сагыза своей пятигранно-шиловидной формой. Анатомический анализ показал, что структура листа *Sc. Mariae* сходна со структурой черешков широких листьев других видов. Это сходство с черешком определяется отсутствием хорошо выраженной листовой пластинки. Только в верхней части листа развивается небольшая листовая пластинка, в мезофиле которой заключаются маленькие проводящие пучки. Наиболее крупные проводящие пучки располагаются в утолщенной части листа. Ассимиляционная ткань представлена 4—5 рядами округлых клеток. Вся центральная часть листа заполнена крупными тонкостенными клетками паренхимы, в которой могут легко образоваться разрывы. На границе ассимиляционной ткани и паренхимы между крупными проводящими пучками имеется много мелких пучочков. Эпидермис мелкоклетчатый, содержит большое количество устьиц, расположенных на уровне его клеток.

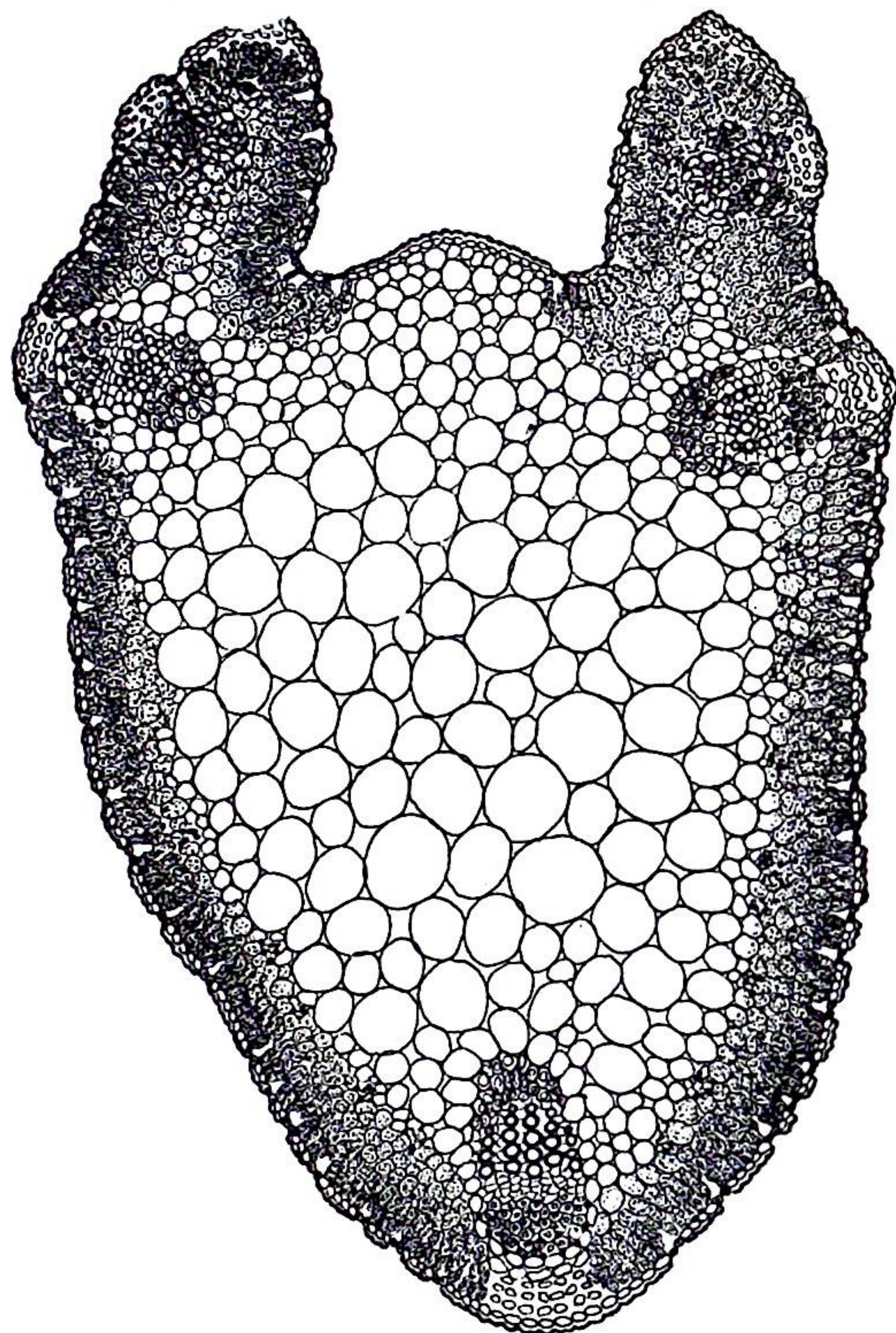
Отсутствие нормально развитой листовой пластинки и характерное расположение проводящих пучков в листе дает основание предполагать, что подобная структура листа возникла в результате сильного разрастания центральной жилки.

Scorzonera Vavilovii (рис. 5). Лист цилиндрический ребристый, филлоидного типа; по своей анатомической структуре близок к листу *Sc.*

Рис. 3. Лист *Scorzonera longipes*

Mariae, от которого в основном отличается почти полным отсутствием листовой пластинки. Последняя намечается только в верхней части листа.

Ассимиляционная ткань представлена в виде очень узких полосок между ребрами листа. В некоторых случаях она располагается и над пучками, образуя непрерывное кольцо. В основном ассимиляционная ткань состоит из губчатой паренхимы; столбчатая паренхима отсутствует. Паренхима в центральной части листа крупноклетчатая, стенки клеток



Р и с. 4. Лист *Scorzonera Mariae*

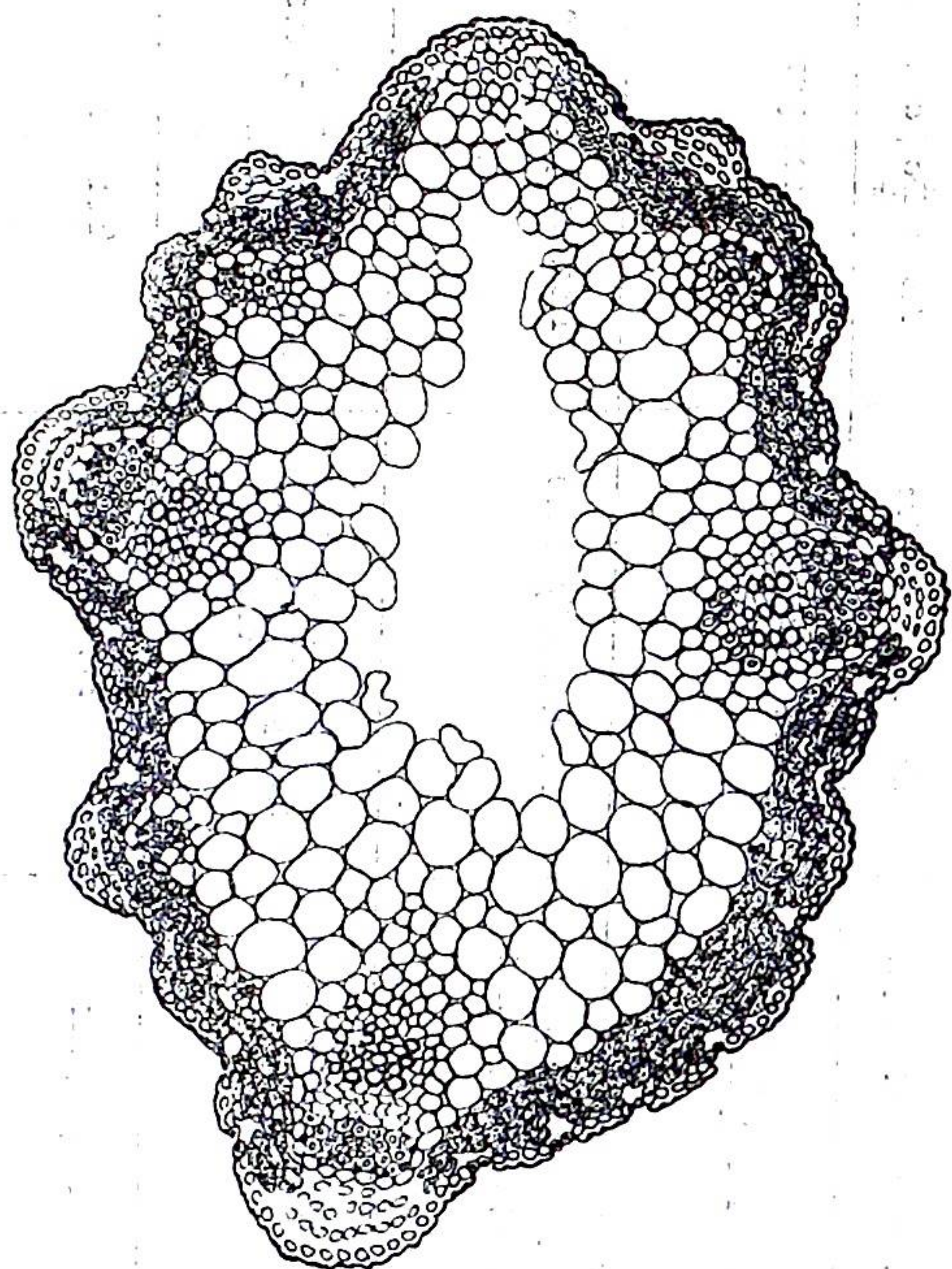
очень тонки, легко подвергаются деформации и, как правило, разрываются. Поэтому в паренхимной ткани в центре листа образуется полость. Устьица, как и у предыдущих видов, располагаются на уровне клеток эпидермиса.

Сравнивая анатомическую структуру листьев рассмотренных пяти видов, можно установить различие между этими видами по характеру строения ассимиляционной ткани, распределению крупных проводящих пучков, развитости тонкостенной нехлорофиллоносной ткани, толщине стенок лубяных волокон и паренхимных клеток, наличию полости в центральной жилке. Наличие и степень выраженности этих признаков по видам представлены в табл. 1.

Таблица 1

Анатомическая структура листьев исследованных видов тау-сагыза

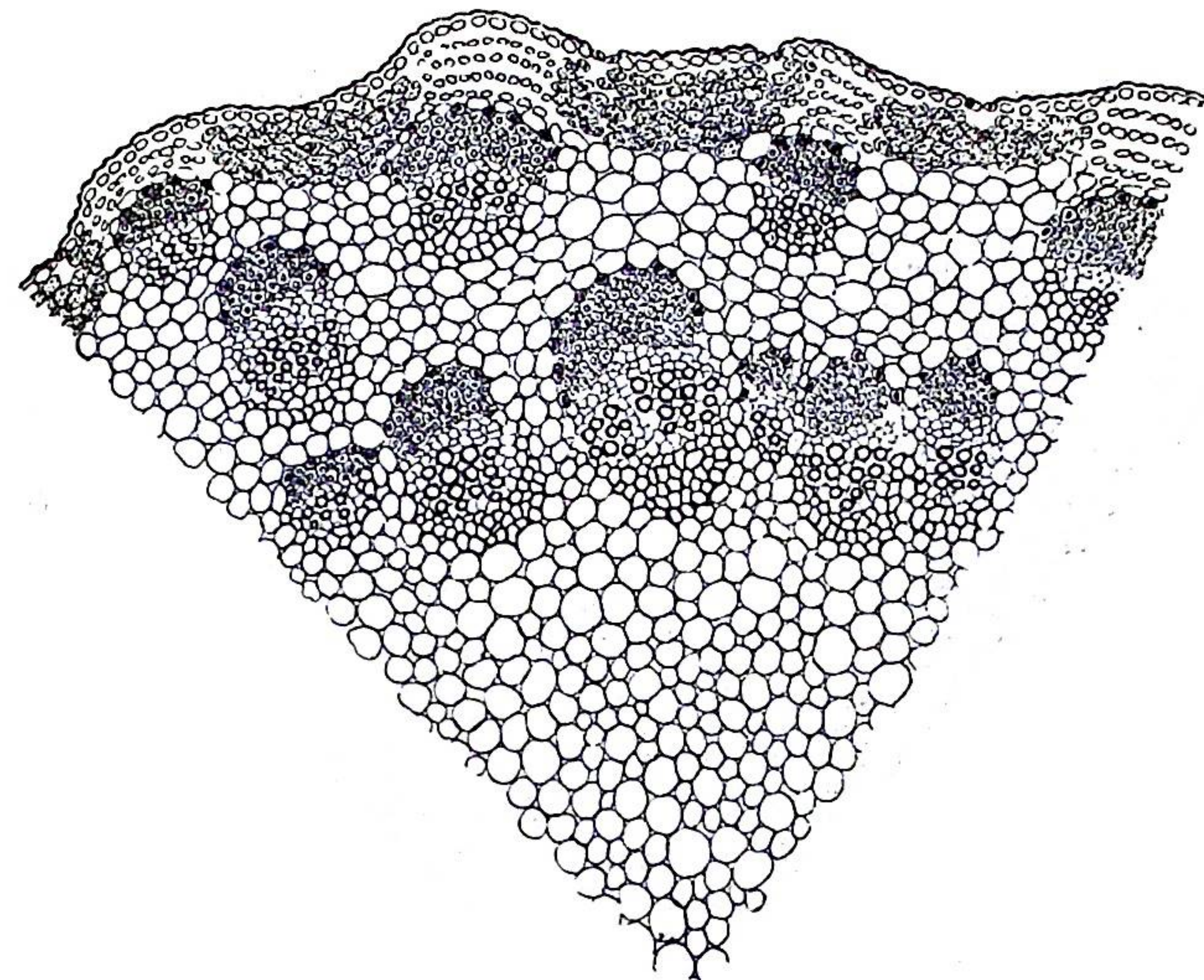
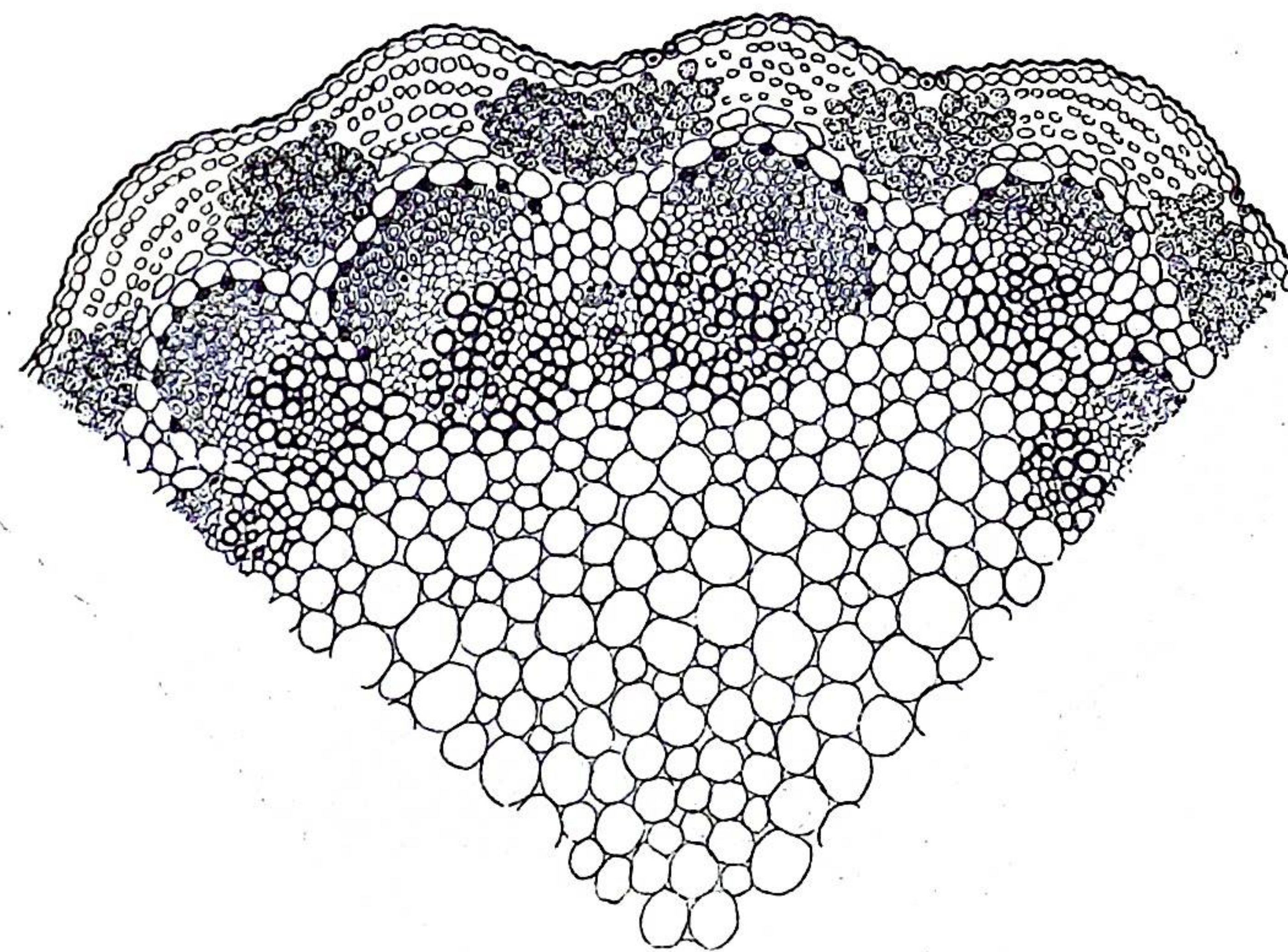
П р и з н а к и	В и д ы			
	<i>Scorzonera tau-saghyz</i>	<i>Scorzonera harataviensis</i>	<i>Scorzonera longipes</i>	<i>Scorzonera Mariae</i>
Палисадная ткань	Двурядная	Однорядная	Одно-двурядная; может отсутствовать	Отсутствует
Расположение крупных проводящих пучков	Линейное	Линейное	Линейное или подковообразное	Подковообразное
Развитие нехлорофиллоносной паренхимной ткани	В центральной жилке	В центральной жилке	В центральной жилке	Заполняет всю центральную часть листа
Толщина стенок лубяных волокон и клеток центральной жилки	Сильно утолщены	Сильно утолщены	Утолщены	Тонкие
Наличие полости в центральной жилке	Нет	Может быть	Нет	Может быть
				Есть

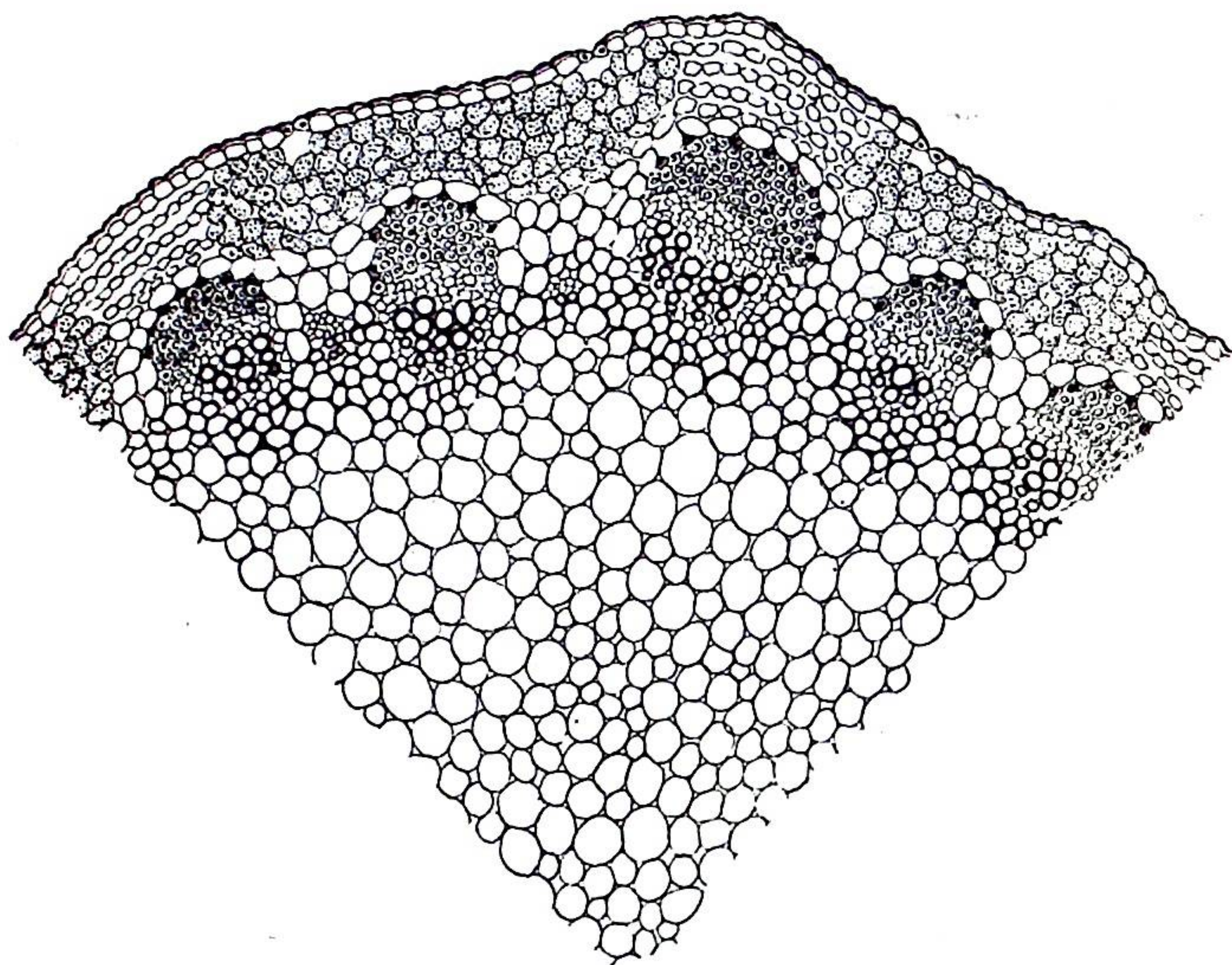
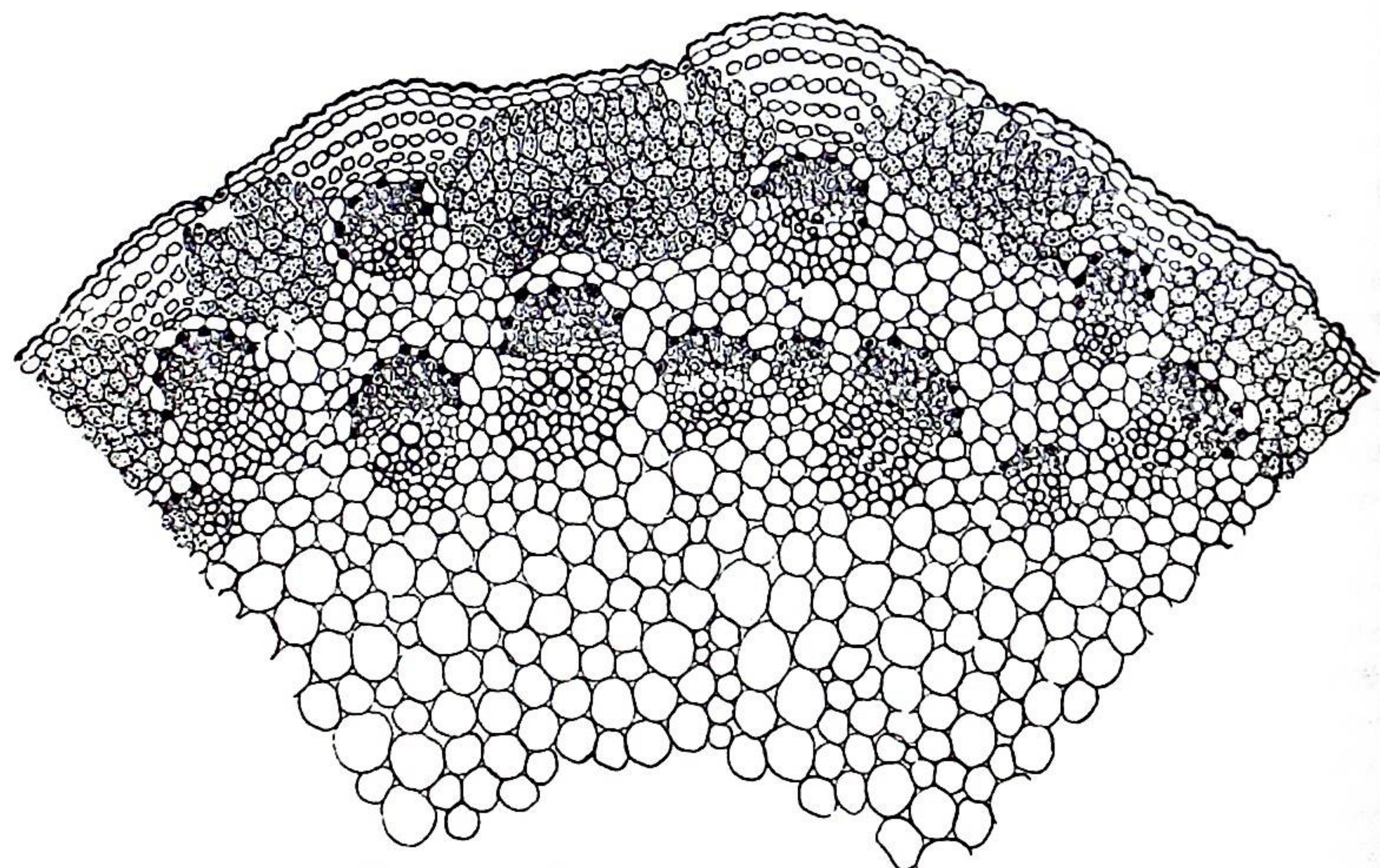
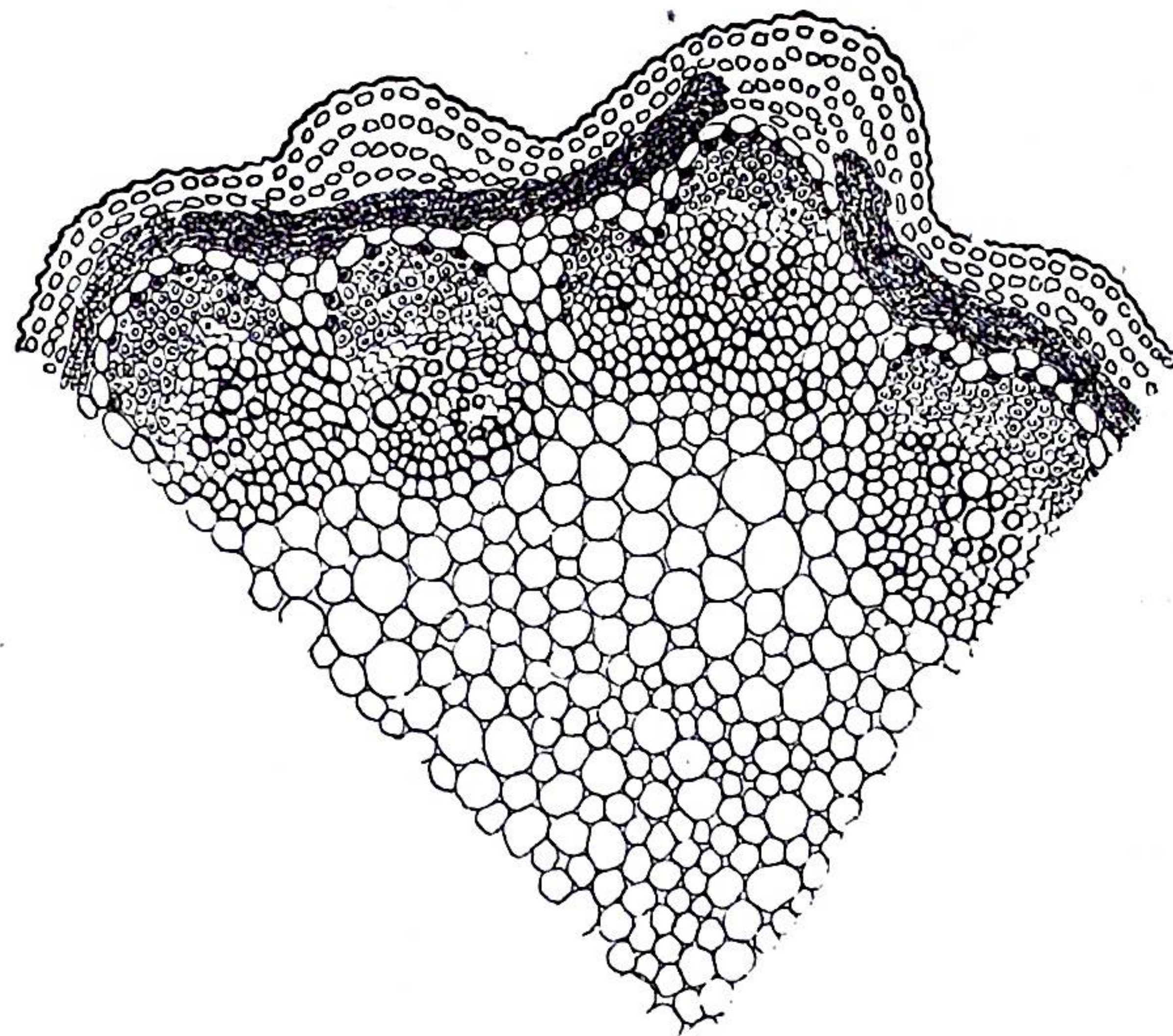
Р и с. 5. Лист *Scorzonera Vavilovii*

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЦВЕТОНОСА

Анатомическая структура цветоноса у всех пяти видов тау-сагыза довольно однообразна. Обычно поверхность цветоносов более или менее ребристая. На поперечных срезах ясно видно, что под эпидермисом располагаются участки хлорофиллоносной ткани, отделенные друг от друга колленхимой; как правило, клетки ассимиляционной паренхимы имеют округлую форму. Проводящие пучки всегда располагаются в одно кольцо. На рис. 6 и 9 видно вхождение листовых следов. Центральная часть цветоноса заполнена тонкостенной паренхимой. Описанная структура без каких-либо существенных изменений наблюдается у *Scorzonera tau-saghyz* (рис. 6), *Sc. karataviensis* (рис. 7) и *Sc. Mariae* (рис. 8).

При этом цветонос *Sc. tau-saghyz* несколько отличается мелкоклетчатостью тканей. Некоторые изменения в структуре цветоноса наблюдаются у *Sc. Vavilovii* и *Sc. longipes*. Для *Sc. Vavilovii* характерно наличие полости в центральной части цветоноса и более мощное развитие хлорофиллоносной паренхимы (рис. 9). Наибольшее отклонение от обычного типа строения цветоноса отмечается у *Sc. longipes*. Выражается оно в том, что клетки колленхимы располагаются не только в ребрах цветоноса над проводящими пучками, но и между ребрами над хлорофиллоносной тканью, охватывая сплошным кольцом весь цветонос (рис. 10). Этот признак настолько характерен для *Sc. longipes*, что проявляется даже у такой var. *tau-taryensis*. Хлорофиллоносная ткань состоит из 4—6 слоев тонко-

Р и с. 6. Цветонос *Scorzonera tau-saghyz*Р и с. 7. Цветовое *Scorzonera karataviensis*

Р и с. 8. Цветонос *Scorzonera Mariae*Р и с. 9. Цветонос *Scorzonera Vavilovii*Р и с. 10. Цветонос *Scorzonera longipes*

стенных клеток округлой формы. Благодаря небольшому диаметру клеток и частому их смятию слой хлорофиллоносной паренхимы в цветоносах *Sc. longipes* очень узок. Иногда ассимиляционная ткань проходит непрерывным кольцом по всему цветоносу.

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КАУДЕКСА

Сравнение поперечных срезов каудексов различных видов тау-сагыза показывает однотипность их анатомического строения, выражающуюся прежде всего в дициклической структуре. Проводящие пучки располагаются в два ряда. Как правило, проводящие пучки наружного круга имеют нормальное расположение, т. е. лубяная часть пучка обращена к периферии, древесинная же — к центру. Пучки внутреннего круга по отношению к наружному имеют обратную ориентацию, т. е. лубом обращены к центру. Проводящие пучки в каудексах тау-сагыза состоят из узкой полоски древесины, в состав которой входят сосуды и древесная паренхима, и такой же узкой полоски луба с большим количеством млечников. В лубе и в древесине механических волокон нет. На поперечных срезах каудекса видно, что правильное камбиальное кольцо отсутствует благодаря непрерывному вхождению в наружный круг новых, более молодых листовых следов и повороту части проводящих пучков на 180° с последующим вхождением их во внутренний круг (Баранова, 1940).

Сердцевина каудекса небольшая, состоит из тонкостенных паренхимных клеток. Типичных сердцевинных лучей нет, их заменяют клетки обычной паренхимы. Паренхима, находящаяся в лубе, древесине, между проводящими пучками и в сердцевине, отличается исключительной рыхлостью и тонкостью клеточных стенок, благодаря чему в ней часто образуются

разрывы и деформации клеток. В более старых участках каудексов кора отсутствует, так как она отрезается нацело пробкой при образовании корки. Очень часто пробка отрезает вместе с коровой паренхимой участки луба, иногда захватывает и древесину. Кора периодически сбрасывается, так что в большинстве случаев типичная многослойная кора отсутствует, и внешним покровом каудекса является наиболее молодой слой пробки.

Такое строение каудексов характерно для всех видов тау-сагыза. Однако, несмотря на это, можно указать ряд структурных признаков, по которым исследованные виды отличаются друг от друга. К таким признакам относятся: диаметр млечников, соотношение в развитии луба и древесины, насыщенность поперечного среза млечниками, процентное содержание каучука в каудексах.

Изменчивость этих признаков по отдельным видам представлена в табл. 2.

Таблица 2

Анатомическое строение каудекса у исследованных видов тау-сагыза

Признаки	В и д ы				
	<i>Scorzonera tau-saghyz</i>	<i>Scorzonera karataviensis</i>	<i>Scorzonera longipes</i>	<i>Scorzonera Mariae</i>	<i>Scorzonera Vavilovii</i>
Соотношение луба и древесины	Преобладание луба над древесиной	Преобладание луба над древесиной	Развитие луба и древесины одинаково	—	Преобладание древесины над лубом
Диаметр млечников в наружном круге проводящих пучков (в μ)	18—20.2	20—22	13—18	17—19	18—20
Количество млечников на 1 мм ² площади среза	131—207	160—296	66—145	70—131	106—160
% каучука (наиболее часто встречающиеся средние)	4—5	5.5—6.5	1.4—1.8	2.0—2.6	3.1—3.6

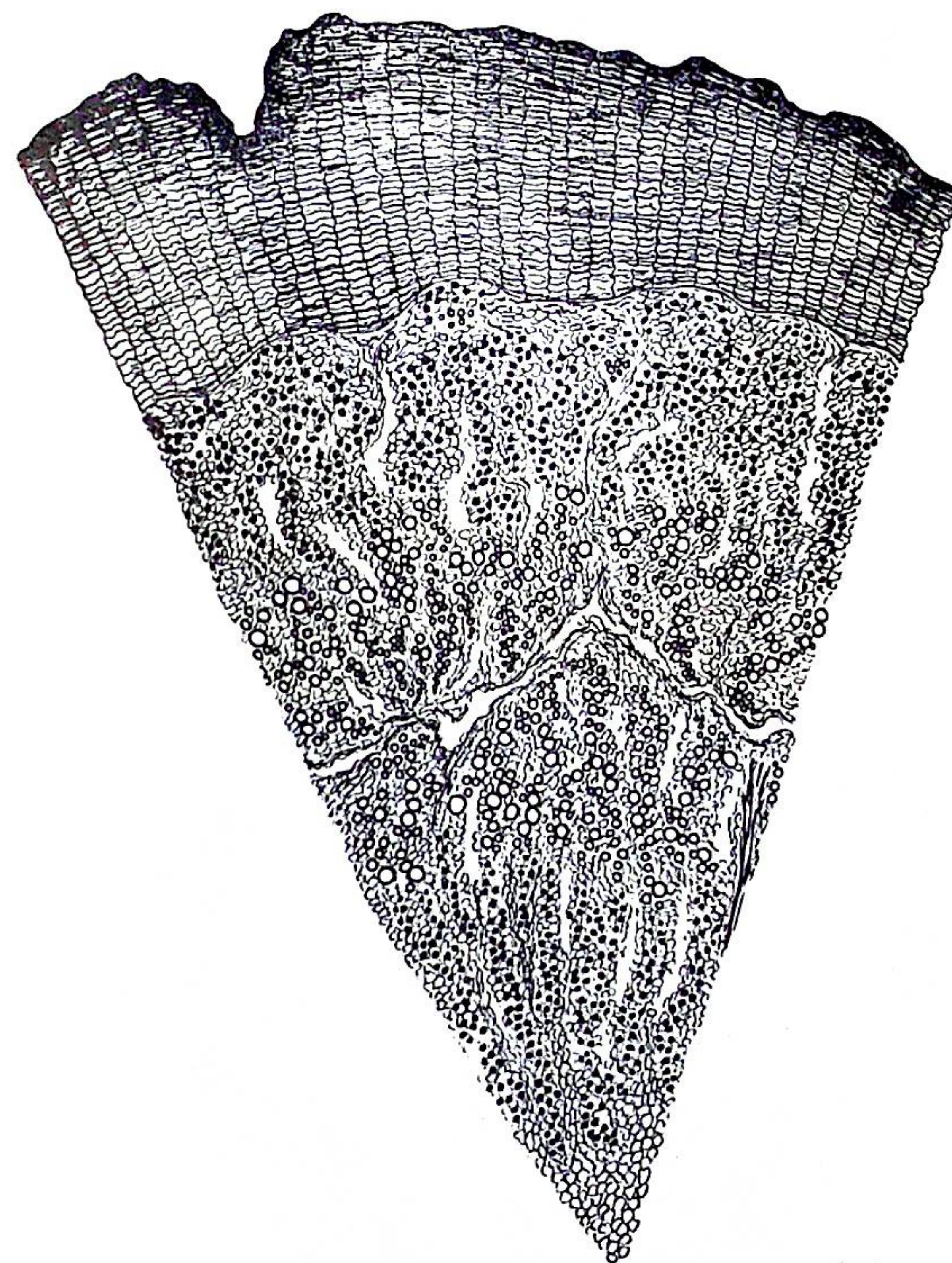
Примечание. Цифровой материал получен в результате анализа большого количества каудексов (в среднем 60—80 для каждого вида). Процент каучука вычисляется по методу Прокофьева.

Из приведенных в табл. 2 показателей видно, что виды, произрастающие в степных условиях [*Sc. tau-saghyz* и *Sc. karataviensis* (рис. 11—12)], отличаются от видов пустынных преобладанием луба над древесиной, большей насыщенностью млечниками и более высоким процентом содержания каучука.

Мелкоклетчатость тканей, характерная для листа и цветоноса *Sc. tau-saghyz*, проявляется и в каудексах растений этого вида (см. рис. 11).

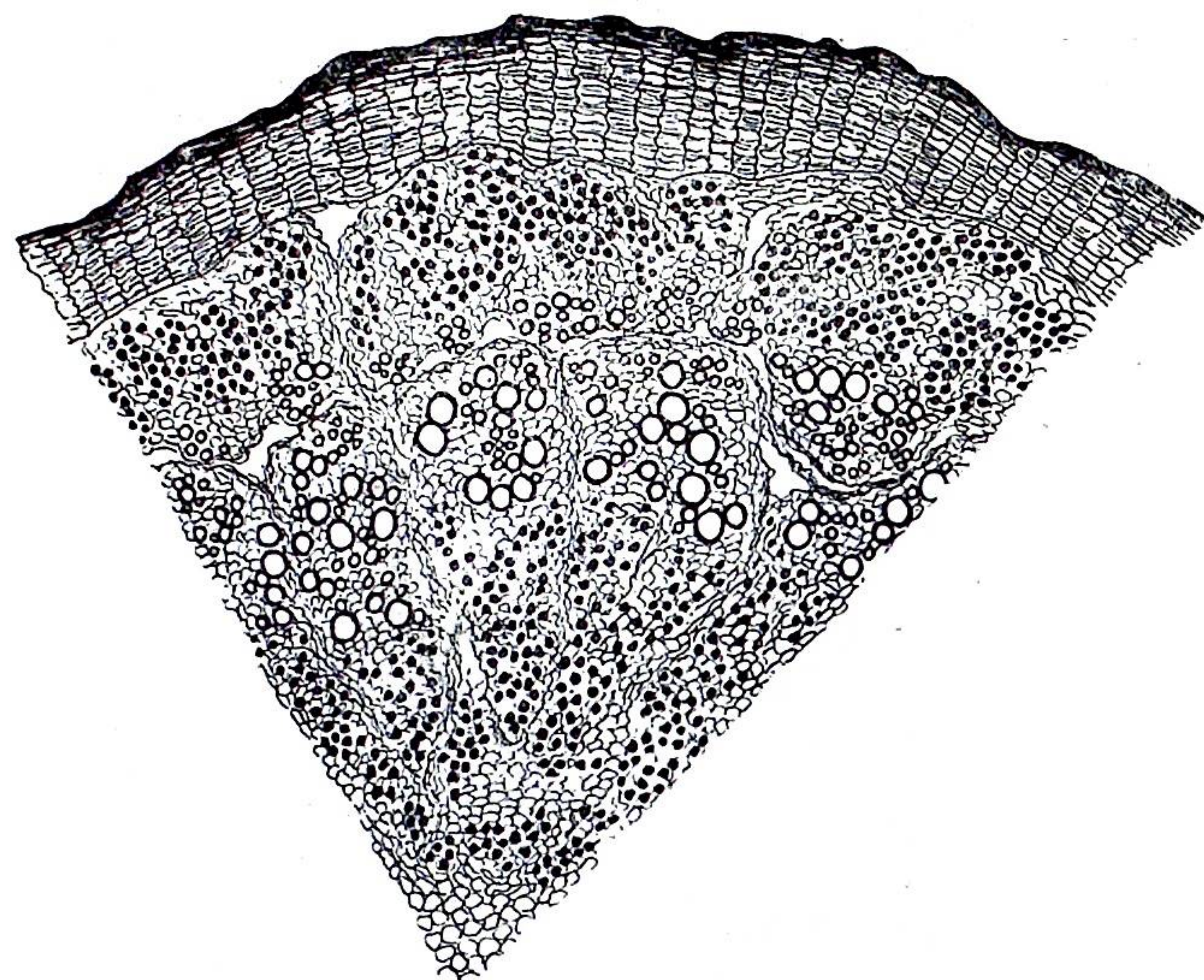
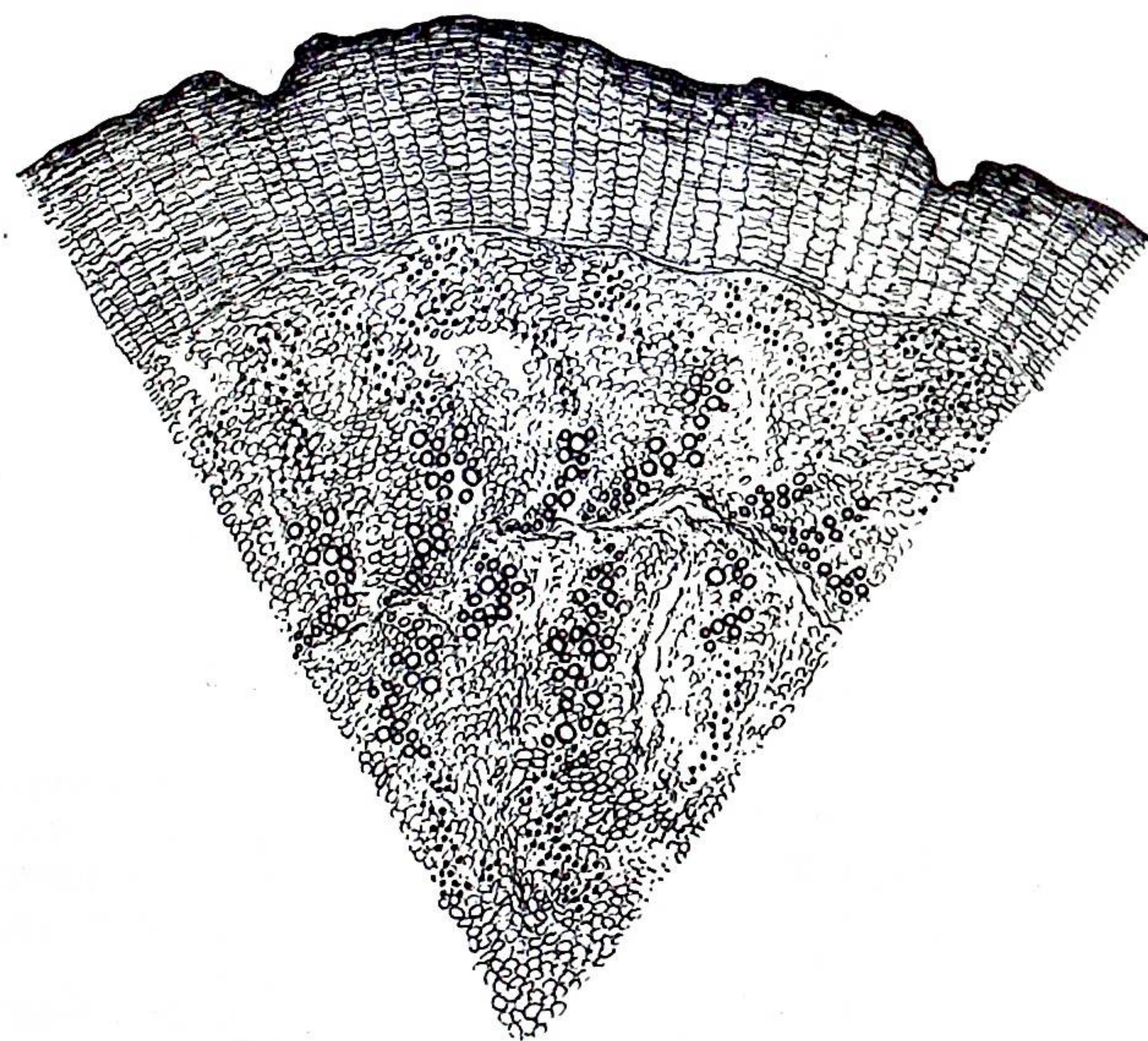
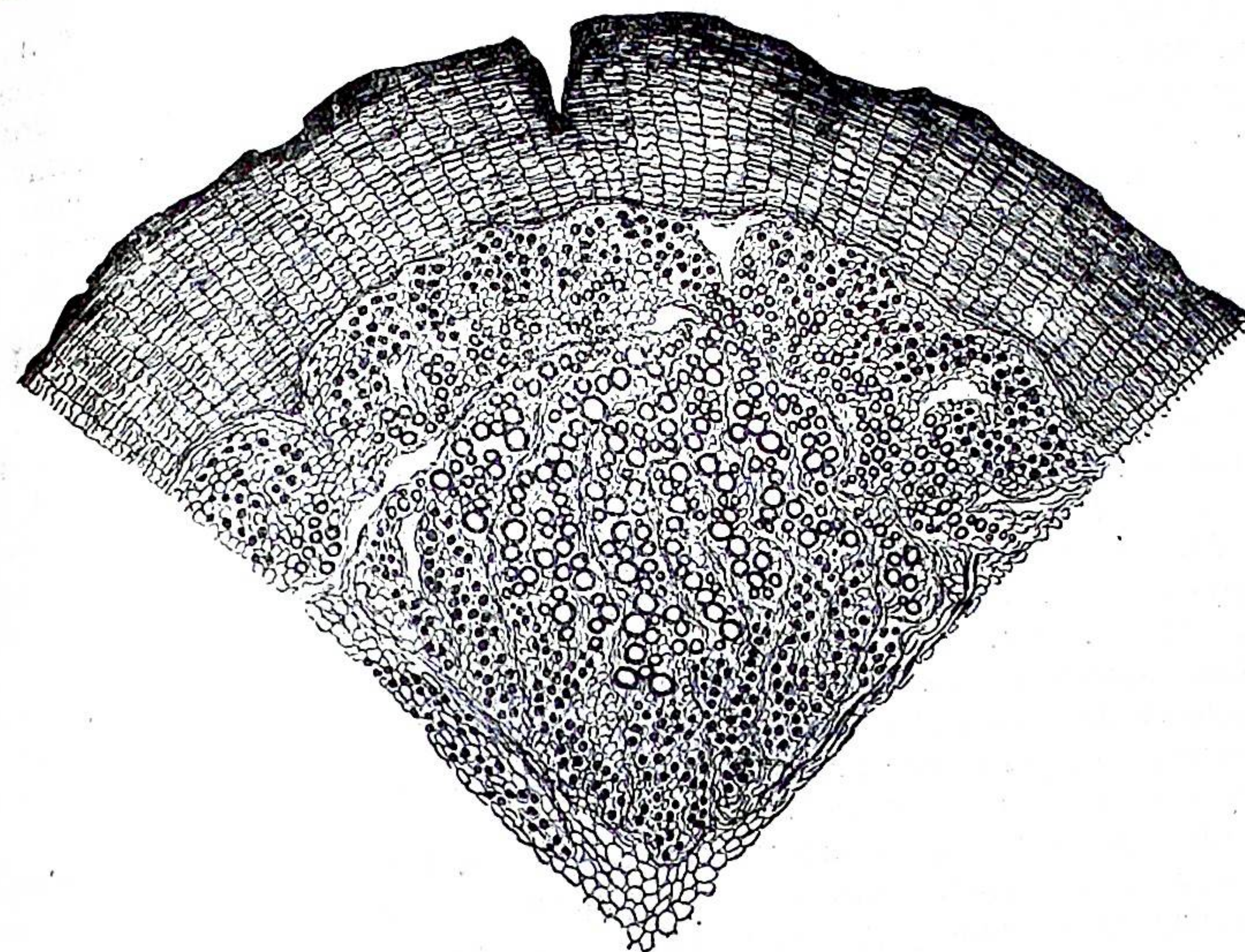
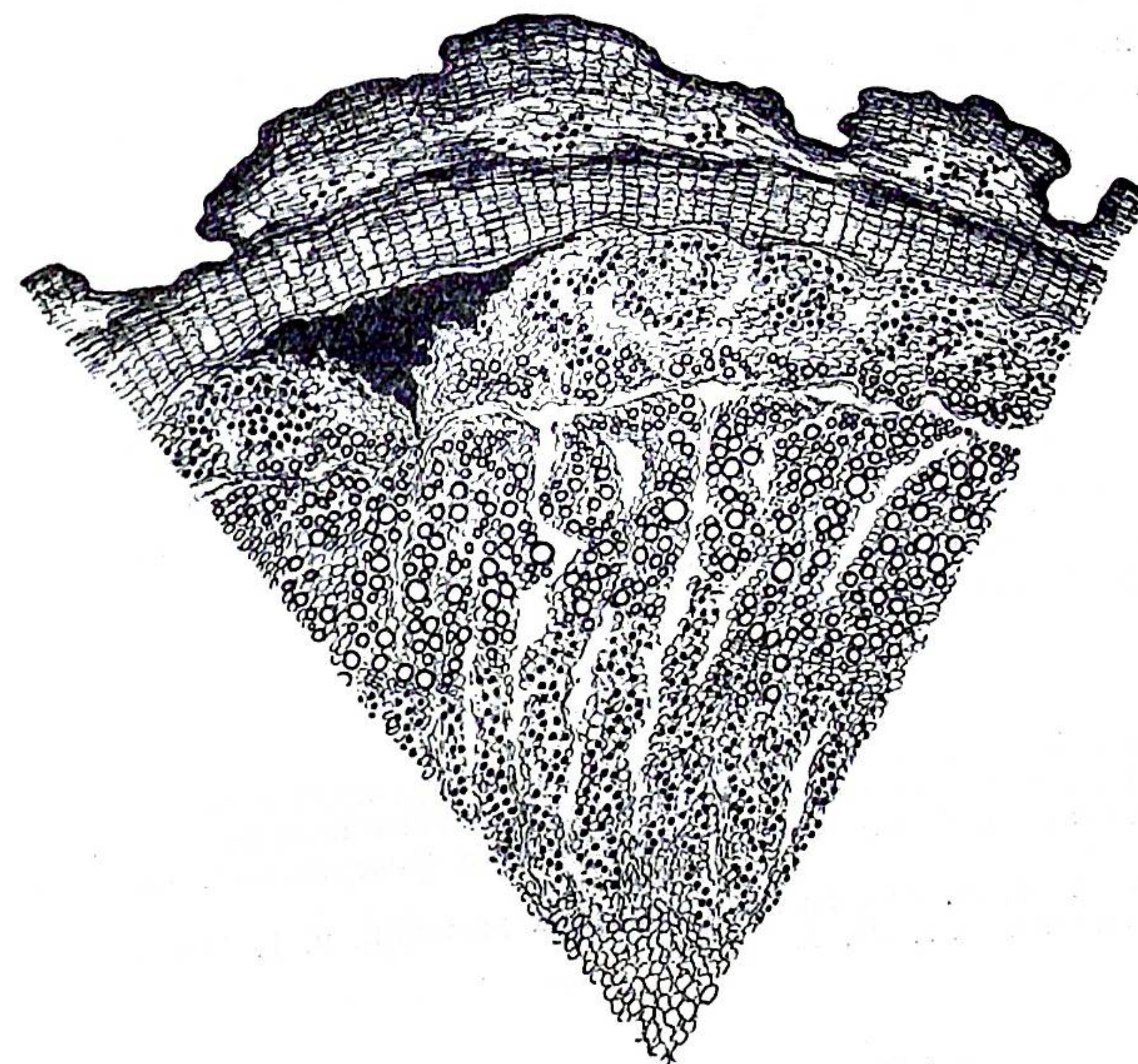
Среди пустынных видов по строению каудексов наиболее резко отличается *Sc. longipes* (рис. 13). На поперечном срезе каудекса этого вида прежде всего бросается в глаза сильная удаленность проводящих пучков друг от друга и незначительные размеры их элементов — млечников и сосудов древесины. Преобладающей тканью в каудексах *Sc. longipes* является паренхима.

Для каудексов *Sc. Vavilovii* характерно преобладание древесины над лубом (рис. 14). Крупный диаметр млечников выделяет *Sc. Vavilovii* среди других пустынных видов.

Рис. 11. Каудекс *Scorzonera tau-saghyz*

В результате проведенного исследования приходим к выводу, что анатомическая структура каждого вида тау-сагыза из числа исследуемых нами отличается рядом особенностей, специфических для данного вида. В листе, цветоносе и каудексе выражен ряд анатомических признаков, которые по-разному проявляются у различных видов.

Степные виды — *Sc. tau-saghyz* и *Sc. karataviensis* — более близки друг к другу по анатомическому строению, чем к видам пустынным. Анатомически *Sc. tau-saghyz* отличается от *Sc. karataviensis* главным образом мелкоклетчатостью тканей листа, цветоноса и каудекса.

Р и с. 12. Каудекс *Scorzonera karataviensis*Р и с. 13. Каудекс *Scorzonera longipes*Р и с. 14. Каудекс *Scorzonera Vavilovii*Р и с. 15. Каудекс *Scorzonera Mariae*

Пустынные виды по анатомическим признакам значительно сильнее различаются между собой. Намечаются как бы два типа анатомической структуры пустынных видов — *Sc. Vavilovii* и *Sc. longipes*.

Sc. Vavilovii отличается своеобразной структурой листа, наличием полости в цветоносе и наиболее сильным развитием проводящей системы в каудексе. У *Sc. longipes* этих признаков нет. По строению листа одни формы этого вида очень близки к степным видам (*Sc. tau-saghyz* и *Sc. karataviensis*), другие же формы структурой листа напоминают листья *Sc. Mariae*. Анатомическое своеобразие *Sc. longipes* определяется характерным развитием колленхимы в цветоносе и структурой каудекса.

Для *Sc. Mariae* нельзя наметить отдельных, специфичных для нее признаков. С одной стороны, она показывает черты сходства с *Sc. Vavilovii*, с другой — близка к *Sc. tau-saghyz*. Отличительной особенностью *Sc. Mariae* является именно сочетание признаков двух удаленных друг от друга видов в анатомической структуре листа, цветоноса и каудекса (рис. 15; см. рис. 4 и 8).

Нам кажется важным подчеркнуть следующие положения. Если степные виды тау-сагыз близки друг к другу по своему анатомическому строению, то пустынные виды *Sc. longipes* и *Sc. Vavilovii* такой близости между собой не показывают.

Цилиндрический филлоидный тип листа *Sc. Vavilovii* хорошо может быть объяснен приспособлением к суровым условиям жизни в пустыне (Культиасов). Однако у другого вида тау-сагыз — *Sc. longipes*, обитающего в не менее пустынных условиях, мы встречаем типичный дорзивентральный лист с хорошо выраженной листовой пластинкой.

Это обстоятельство, повидимому, говорит за то, что нельзя рассматривать возникновение каждого признака как результат приспособления к современным условиям среды.

Можно думать, что эволюция *Sc. Vavilovii* и *Sc. longipes* протекала различно, и объяснение дифференциации их структуры следует искать не только в современных условиях их произрастания, а и в тех условиях, в которых протекала эволюция этих видов.

Наше исследование является только первым этапом в изучении биологических черт тау-сагыз на основе анализа анатомического строения различных его видов. Мы уверены, что дальнейшие морфологические и анатомические исследования тау-сагыз дадут возможность ближе подойти к пониманию природы тау-сагыз, его биологических особенностей и будут немало способствовать разрешению вопроса о введении его в культуру и повышению его полезных свойств.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова Е. А. Влияние олиственности на структуру осевых органов тау-сагыз и их каучуконость. — Вестник технических культур, 1940, № 2.
Культиасов М. В. Тау-сагыз и введение его в культуру, изд. АН СССР, М.—Л., 1938.
Прокофьев А. А. Анализ каучуконосных растений, ч. 1. Методы микроскопического анализа, ОНТИ, М., 1936.

ДДТ КАК СРЕДСТВО БОРЬБЫ С ЗАПЯТОВИДНОЙ ЩИТОВКОЙ

М. И. ИЛЬИНСКАЯ

В области научной организации защиты плодово-ягодных, овощных, технических и других культур в СССР достигнуты значительные успехи. Советские энтомологи и фитопатологи активно участвуют в борьбе за высокие урожаи, охраняя посевы от губительного действия сельскохозяйственных вредителей и болезней.

Практика зеленого строительства выдвигает перед работниками защиты растений новые задачи. Строительство Главного ботанического сада Академии Наук СССР и других ботанических садов, широкий размах работ по озеленению городов и промышленных центров, развитие садоводства в совхозах и колхозах — все это требует организации защиты зеленых насаждений, древесно-кустарниковых и цветочно-декоративных растений от вредителей и болезней.

Наше исследование посвящено изысканию эффективных средств борьбы с одним из наиболее распространенных вредителей зеленого строительства — запятовидной щитовкой.

Запятовидная щитовка (*Lepidosaphes ulmi* L.) распространена повсеместно и относится к числу вредителей, наносящих большой ущерб молодым насаждениям — плодовым садам, ягодникам, декоративным кустарникам.

В качестве мер борьбы с запятовидной щитовкой обычно применяются минерально-масляные эмульсии и препараты анабазина и никотина. Опрыскивание растений минерально-масляными эмульсиями рекомендуется проводить осенью и рано весной — до начала распускания почек, а препаратами анабазина и никотина — в более поздний период, когда отродившиеся личинки бродят по веткам и побегам.

Однако в производственных условиях минерально-масляные эмульсии и препараты анабазина и никотина весьма мало эффективны против запятовидной щитовки. Причина этого кроется в том, что названные яды не действуют на яйца щитовки и не обладают способностью длительное время сохранять токсические свойства в условиях природы, вследствие чего для полного уничтожения вредителя требуется проведение неоднократных повторных опрыскиваний.

В последние годы широкую известность получили препараты ДДТ (дихлор-дифенил-трихлорэтан). В СССР и в ряде других стран ДДТ уже находит практическое применение в борьбе с сельскохозяйственными вредителями и бытовыми паразитами.

Механизм действия ДДТ недостаточно изучен. Однако результаты многих экспериментальных работ, выполненных научно-исследовательскими

учреждениями, характеризуют ДДТ как высокотоксичный инсектицид, являющийся одним из наиболее эффективных средств защиты растений от вредных насекомых (Богданов-Катков и Шевченко, 1946). В одной из работ, опубликованных за последние годы, указывалось на возможность применения ДДТ против *Aonidiella aurantii* Mosk. [Линдгрен и Бойс (Lindgren a. Boyce), 1944]. Можно было ожидать, что ДДТ окажется надежным средством борьбы и против других видов щитовок.

В 1945–1946 гг. мы провели токсикологические испытания препаратов ДДТ на *Lepidosaphes ulmi* L. и получили вполне удовлетворительные результаты, представляющие особый интерес для специалистов и практиков декоративного садоводства.

На запятовидной щитовке испытывались концентраты ДДТ, изготовленные Центральным научно-исследовательским дезинфекционным институтом — на хлорбензоле и Научно-исследовательским химико-фармакологическим институтом (НИХФИ) — на скипидаре. Концентраты содержали 25% токсического начала. Испытываемые препараты применялись в виде водных эмульсий в концентрациях 0.06–3% по действующему началу. В лабораторных опытах испытывался также заграничный препарат лаузето.

Изучению токсического действия препаратов ДДТ в нашем исследовании предшествовали опыты по определению скорости их проникновения через шкурки личинок *Chironomus plumosus* L. из отряда Diptera. Предварительные результаты изучения механизма действия ДДТ обусловили план дальнейших лабораторных работ, а также программу и методику проведения токсикологических опытов в природных условиях.

В процессе изучения вопросов проницаемости, в частности, выявилась необходимость испытания активности ДДТ на тлях и на личинках запятовидной щитовки. На *Aphis mali* de Geer, *Brevicoryne brassicae* L. и *Lepidosaphes ulmi* L. испытывались пылевидные препараты ДДТ (5%-ные дусты) — гезарол, ДДТ-НИХФИ и ДДТ-Ленинградский.

ОПЫТЫ ПО ИСПЫТАНИЮ ДДТ НА ПРОНИЦАЕМОСТЬ

Механизм действия ядовитых веществ можно схематически разложить на три этапа. Первым необходимым условием действия яда является его проникновение через защитный слой покровов насекомого; следующий этап — накопление проникающего химического вещества; затем наступает третий этап — физиологическое действие яда.

Причина наблюдаемых различий токсичности ядов заключается, следовательно, не только в свойствах самого яда, но и в природе насекомого, в его способности или неспособности препятствовать проникновению и действию яда. Поэтому всестороннее изучение факторов, определяющих сложный процесс механизма действия яда и, прежде всего, скорость его проникновения через защитные покровы насекомых, должно предшествовать токсикологическим испытаниям или проводиться наряду с ними.

Целесообразность такого подхода к оценке токсического действия химических веществ, применяемых в качестве овицидов, а также методика исследования проницаемости покровов насекомых обоснованы в ранее опубликованных нами работах (Ильинская, 1943).

Объекты нашего исследования настолько малы по размерам, что непосредственное наблюдение процесса проникновения яда через их оболочки практически невозможно. Нам пришлось поэтому, как уже упоминалось выше, использовать в качестве модели шкурки личинок *Chiro-*

nomus plumosus L. из отряда Diptera. В качестве биологического индикатора была принята культура парameций.

Шкурки личинок *Chironomus* обладают такими же физико-химическими свойствами, как и оболочки личинок яблонной тли (Ильинская, 1946). Испытывая ДДТ на шкурках личинок *Chironomus*, мы допускали, что и покровы запятовидной щитовки обладают теми же свойствами. Последние токсикологические опыты подтвердили предположение о сходстве механизма действия ДДТ на яблонную тлю и запятовидную щитовку.

В опытах по изучению проницаемости шкур *Chironomus* испытывались водные эмульсии концентратов ДДТ, изготовленных на хлорбензоле и на скипидаре, а также мыльно-водные эмульсии и эмульсии машинно-масляного концентрата — без добавки и с добавкой ДДТ.

В процессе исследования была выяснена роль растворителей, их способность проникать через защитные оболочки и оказывать действие на парameции, что позволило установить, обладает ли ДДТ сам по себе теми же свойствами и в какой мере соединение растворителя с ДДТ усиливает токсичность последнего.

Для химических соединений общепротоплазматического действия показателем токсичности может служить пороговая концентрация яда, необходимая для убивания парameций, заключенных в обработанную шкурку, лишенную полупроницаемости. С другой стороны, токсичность яда обусловлена его способностью проникать через защитные покровы насекомого (через нормальные шкурки *Chironomus*), причем скорость проникновения характеризуется коэффициентом проницаемости. Если ядовитое вещество не проникает через защитный слой оболочки, оно не в состоянии проявить и токсического действия.

Результаты опытов, приведенные в табл. 1, показывают, что нормальные шкурки личинок *Chironomus* непроницаемы для водно-мыльных эмульсий и эмульсий машинно-масляного концентрата. Они непроницаемы также и для ДДТ, введенного как в мыльно-водную эмульсию, так и в 5%-ную эмульсию машинно-масляного концентрата. Эти препараты, следовательно, не в состоянии оказать токсическое действие на яйца насекомых. Что касается ДДТ, то, так как он не обладает токсичностью и для парameций, можно предполагать, что в данном случае ДДТ не является и овицидом.

Концентрат ДДТ (на скипидаре) и растворитель имеют равные коэффициенты проницаемости. Показательно, что сравнительно высокий коэффициент проницаемости концентрата ДДТ (на хлорбензоле) тоже равен таковому растворителя.

С другой стороны, равенство порогов токсичности концентратов ДДТ и растворителей свидетельствует, что проницаемость шкур личинок *Chironomus* и токсичность концентратов ДДТ для парameций должны быть полностью отнесены к активности растворителей и их способности проникать через покровы насекомого.

Таким образом, результаты опытов по изучению проницаемости дают основание полагать, что ДДТ не относится к ядам общепротоплазматического действия и не обладает овицидными свойствами. Нетоксичность испытанных препаратов для яиц яблонной тли и запятовидной щитовки была затем подтверждена результатами наших токсикологических опытов. Но, как установлено многими исследователями, ДДТ, не будучи овицидом, тем не менее является чрезвычайно эффективным средством борьбы с вредными насекомыми.

Большинство исследователей указывает, что ДДТ представляет собой типичный контактный яд нервного типа [Лаугер, Мартин и Мюллер

Таблица 1

Проницаемость шкурок личинок *Chironomus plumosus* L. для ДДТ
(опыты в лаборатории в апреле 1945 г.)

Препарат	Концентрация препарата и растворителя по ДДТ (в %)	Среднее время (в минутах и секундах) гибели парамений, заключенных в шкурки		Порог токсичности		Коэффициент проницаемости
		нормальные	обработанные	нормальные шкурки	обработанные шкурки	
ДДТ в 5%-ной эмульсии машинно-масляного концентрата	1.0	> 30'	8' 10"	≈	1.0	0
Эмульсия машинно-масляного концентрата	1.0	> 30'	9' 38"	}	≈	1.0
	3.0	> 30'	7'			
	5.0	> 30'	2' 20"			
ДДТ в мыльно-водной эмульсии*	0.125	> 30'	13' 45"	}	≈	0.5
	0.25	> 30'	14' 30"			
	0.50	> 30'	6' 07"			
	1.00	> 30'	6' 25"			
	2.00	> 30'	2' 50"			
Мыльно-водная эмульсия (без ДДТ)	0.06	> 30'	27'	}	≈	0.5
	0.125	> 30'	16' 35"			
	0.25	> 30'	5' 2"			
	0.50	> 30'	6' 32"			
	1.00	> 30'	2' 10"			
Концентрат ДДТ (на скипидаре)	0.0075	—	15' 10"	}	0.125	0.015
	0.015	—	7' 06"			
	0.03	—	3' 45"			
	0.06	14' 58"	—			
	0.125	8' 17"	—			
	0.25	5' 43"	—			
Скипидар (растворитель)	0.0075	—	16' 23"	}	0.125	0.015
	0.015	—	7' 40"			
	0.03	—	3' 40"			
	0.06	14' 50"	3' 07"			
	0.125	6' 18"	—			
	0.25	5' 33"	—			
Концентрат ДДТ (на хлорбензоле)	0.03	> 30'	20' 8"	}	0.125	0.06
	0.06	> 30'	6' 23"			
	0.125	7' 30"	1' 17"			
	0.25	2' 26"	—			
Хлорбензол (растворитель)	0.03	> 30'	12' 37"	}	0.125	0.06
	0.06	> 30'	6' 02"			
	0.125	6' 46"	3' 07"			
	0.25	3' 16"	—			

* Препарат НИХФИ содержал 4% ДДТ и 2% хозяйственного мыла.

(Lauger, Martin u. Müller, 1944)]. В таком случае он должен обладать способностью проникновения через защитные покровы личинок или взрослых насекомых, ибо только при этом условии яд может оказать физиологическое действие на нервную систему насекомого.

Задача наших дальнейших работ заключалась в том, чтобы проследить, на какой именно стадии развития защитных покровов и нервной системы личинок или взрослых сосущих насекомых проявляется токсическая активность препаратов ДДТ.

ТОКСИЧНОСТЬ ДДТ ДЛЯ ЗАПЯТОВИДНОЙ ЩИТОВКИ

В 1945 г. нами проведены токсикологические испытания концентратов ДДТ (на хлорбензоле и скипидаре) и лаузето против запятовидной щитовки (Ильинская, 1947).

Опыты по изучению контактного действия названных концентратов мы проводили в энтомологической лаборатории Главного ботанического сада АН СССР и в природных условиях (на питомниках). Для проведения лабораторных опытов 21 апреля были срезаны ветки венгерской сирени, сильно зараженной запятовидной щитовкой. Подопытные ветки на одну минуту погружали в раствор исследуемого инсектицида и затем ставили их в сосуды с водой. Все подопытные и контрольные ветки, зараженные запятовидной щитовкой, оставались в лаборатории до момента полного выхода личинок из-под щитков на контрольных ветках.

При учете результатов действия яда на запятовидную щитовку, ввиду невозможности подсчета пустых оболочек и целых яичек без предварительного искусственного вскрытия щитков, мы были вынуждены ограничиться наблюдениями за личинками, начиная с момента их отрождения (4 июня) и до массового выхода из-под щитков (6 июня). Интенсивность выхода личинок на подопытных ветках сравнивалась с контролем. Полный выход личинок фиксировался вскрытием щитков (8 июня).

Лабораторные опыты показали, что препараты ДДТ — на хлорбензоле, скипидаре и лаузето, примененные в виде эмульсий в концентрациях 0.125—3%, не влияют на выход личинок и, следовательно, по отношению к яйцам запятовидной щитовки не обладают овицидным действием. Таким образом, лабораторные испытания подтвердили предположение, высказанное на основании опытов по исследованию проницаемости.

Путем лабораторной проверки удалось также установить токсическую активность ДДТ для молодых, точнее, только что отродившихся, личинок запятовидной щитовки. Отрождавшиеся на подопытных ветках личинки неизменно гибли вскоре после выхода из-под щитка. Наблюдение за дальнейшим развитием небольшого числа личинок, избежавших гибели непосредственно после выхода из-под щитка, не проводилось, так как ветки, находившиеся в лаборатории в течение 1½ месяцев, не могли нормально функционировать.

Особо следует отметить тот факт, что препараты ДДТ — на хлорбензоле, скипидаре и лаузето — губительно действуют не только на личинки, уже вышедшие из-под щитка, но и на личинки, находящиеся под щитком. На ветках, обработанных высокими концентрациями препарата (от 0.5% и выше), гибель личинок под щитком достигала почти 100%.

Наличие мертвых личинок под щитком не оставляет сомнений в присутствии под ним яда. Нельзя, следовательно, утверждать, что щиток запятовидной щитовки надежно ограждает ее от губительного действия яда. Накопление яда под щитком происходит, очевидно, в результате его проникновения через щиток или нарушения защитных свойств последнего.

* * *

Испытание концентрата ДДТ (на хлорбензоле), наряду с лабораторными опытами, проводилось и в природных условиях. Концентрат применялся в виде водной эмульсии (в концентрациях 0.06—3% по токсическому началу), а также в 5%-ной эмульсии зеленого масла (в тех же концентрациях). Для сравнения проводилось испытание 5%-ной эмульсии зеленого масла в чистом виде.

Ветки сирени, сильно заселенные запятовидной щитовкой, обрабатывались путем опрыскивания (до полной смачиваемости) раствором данной концентрации препарата. Опыты подвергались три ветки размером 0.5—0.75 м каждая. Обработка зараженных веток проводилась в нормальный для ранневесеннего опрыскивания срок — 23 апреля.

Для определения токсичности препаратов в природных условиях велись систематические наблюдения за выходом личинок из-под щитка, за их состоянием и дальнейшим развитием до момента образования щитка. Наблюдение за отрождением личинок велось в период с 10 по 15 июня (от начала выхода личинок на контрольных ветках до момента присасывания), а за образованием новых щитков — в период с 20 июня по 15 июля (от момента образования белого восковидного щитка и до его потемнения). Полученные результаты наблюдений приведены в табл. 2.

Таблица 2

Токсическое действие концентрата ДДТ (на хлорбензоле) для запятовидной щитовки (опыты в природных условиях 23 апреля 1945 г.)

Препарат	Концентрация ДДТ (в %)	Влияние препарата	
		на отрождение личинок	на образование щитка
Концентрат ДДТ Эмульсия зеленого масла (5%) + концентрат ДДТ	1.0	Под щитком оболочки яиц. На ветках много мертвых личинок	Новые щитки на ветках не образовались
	1.0		
Концентрат ДДТ Эмульсия зеленого масла (5%) + концентрат ДДТ	2.0	То же	То же
	2.0		
Концентрат ДДТ Эмульсия зеленого масла (5%) + концентрат ДДТ	3.0	Под щитком и на ветках много мертвых личинок	То же
	3.0		
Эмульсия зеленого масла (5%)	—	Под щитком оболочки яиц. На ветках масса живых личинок	На ветках образовались новые щитки в большом количестве
Контроль (без опрыскивания)	—	То же	То же

Данные табл. 2 показывают, что концентрат ДДТ, примененный в виде водной эмульсии, а также в сочетании с 5%-ной эмульсией зеленого масла, не оказал овицидного действия на покрытые щитком яички запятовидной щитовки. Как на контрольных, так и на подопытных ветках сирени выход личинок начинался в одно и то же время. Одновременно проходил и массовый выход личинок. Наконец, вскрытие щитков, произведенное после присасывания личинок, показало, что личинки вышли из всех яичек и на контрольных и на подопытных ветках.

Однако отродившиеся на подопытных ветках личинки гибли либо под щитком, либо по выходе из-под него. Таким образом, и в природных условиях препарат ДДТ оказал токсическое действие не на яички, а на вышедшие из них личинки запятовидной щитовки. Гибель личинок под щитком на ветках, обработанных растворами препарата ДДТ высокой концентрации, достигала, как и в лабораторных опытах, почти 100%.

Наблюдения показали, что личинки, отродившиеся на неопрыснутых частях подопытных веток и переползавшие на участки, обработанные препаратом ДДТ, гибли на границе перехода. Нет, следовательно, ничего неожиданного в том, что на подопытных ветках, обработанных препаратом ДДТ, не отмечено случаев образования новых щитков.

Наряду с этим испытание 5%-ной эмульсии зеленого масла дало отрицательные результаты. На ветках, опрыснутых этим препаратом, найдено много живых личинок и отмечено образование новых щитков, развитие которых протекало вполне нормально. Добавление зеленого масла к концентрату ДДТ не оказало влияния на повышение токсичности последнего.

В период проведения опытов кусты сирени находились в безлистном состоянии, и опрыскивание их инсектицидами не мешало нормальному развитию растений, в частности, не отразилось на распускании почек.

Как известно, в 1945 г. была затяжная, холодная и дождливая весна, что обусловило более позднее, чем обычно, развитие растений и задержку выхода личинок запятовидной щитовки. От момента опрыскивания зараженных запятовидной щитовкой кустов сирени до учета результатов опытов прошло более 1½ месяцев. И если столь длительное нахождение исследуемых препаратов в условиях природы не нарушило полностью их токсических свойств, тем самым получено убедительное доказательство их стойкости.

Для выяснения вопроса о зависимости токсического действия яда от времени опрыскивания мы 17 мая провели повторное испытание препаратов ДДТ на нескольких, еще не подвергавшихся опрыскиванию ветках сирени, сильно заселенных вредителем. На этот раз опрыскивание было проведено, как впоследствии оказалось, за 24 дня до отрождения личинок. Результаты наблюдений, проводившихся в период выхода личинок и образования новых щитков, приведены в табл. 3.

Как и при первом, раннем, опрыскивании, концентрат ДДТ применялся в виде водной эмульсии, а также в соединении с 5%-ной эмульсией зеленого масла. Препараты испытывались как в ранее принятых концентрациях — 1, 2 и 3%, так и в более слабых растворах — 0.5 и 0.25% по токсическому началу.

Из табл. 3 видно, что выводы, полученные на основании данных первого опыта, не только подтверждаются, но могут быть расширены. Препараты, испытанные в тех же концентрациях, дали лучшие результаты: много мертвых личинок обнаружено не только на ветках, но и под щитками. Еще большего внимания заслуживает тот факт, что результаты,

Таблица 3

Токсическое действие концентрата ДДТ (на хлорбензоле) для запятовидной щитовки (опыты в природных условиях 17 мая 1945 г.)

Препарат	Концентрация ДДТ (в %)	Влияние препарата	
		на отрождение личинок	на образование щитка
Концентрат ДДТ Эмульсия зеленого масла (5%) + концентрат ДДТ	0.25	Под щитком оболочки яиц. На ветках мертвые и живые личинки	На ветках образовались новые щитки в небольшом количестве
	0.25		
Концентрат ДДТ Эмульсия зеленого масла (5%) + концентрат ДДТ	0.5	Под щитком оболочки яиц. На ветках мертвые личинки	Новые щитки на ветках не образовались
	0.5		
Концентрат ДДТ Эмульсия зеленого масла (5%) + концентрат ДДТ	1.0	Под щитком и на ветках много мертвых личинок	То же
	1.0		
Концентрат ДДТ Эмульсия зеленого масла (5%) + концентрат ДДТ	2.0	То же	То же
	2.0		
Концентрат ДДТ Эмульсия зеленого масла (5%) + концентрат ДДТ	3.0	Под щитком личинки, погибшие при выходе из яиц	То же
	3.0		
Эмульсия зеленого масла (5%).	—	Под щитком оболочки яиц. На ветках масса живых личинок	На ветках образовались новые щитки в большом количестве
Контроль (без опрыскивания)	—	То же	То же

полученные в первом опыте от применения препаратов в концентрациях 1 и 2%, теперь достигнуты при концентрации препарата, равной 0.5%.

Таким образом, с приближением срока опрыскивания к моменту выхода личинок запятовидной щитовки токсическое действие ДДТ заметно повышается.

О том же красноречиво свидетельствуют и результаты проведенного нами 3 июня третьего испытания контактного действия концентрата ДДТ. Как и в предыдущих опытах, сильно зараженные запятовидной щитовкой ветки сирени были опрысканы препаратом ДДТ (на хлорбен-

золе). На этот раз (табл. 4) препарат был испытан даже в таких слабых концентрациях, как 0.06 и 0.125%, причем дал такие же результаты, какие в предыдущих опытах были получены от применения препарата в концентрации 0.25%. В концентрациях же 1, 2 и 3% эффективность действия яда теперь была еще выше, чем при более ранних опрыскиваниях. Следует отметить, что хлорбензол (растворитель), испытанный в природных условиях, не повлиял на выход личинок и образование новых щитков на подопытных ветках.

Таблица 4

Токсическое действие концентрата ДДТ (на хлорбензоле) для запятовидной щитовки (опыты в природных условиях 5 июня 1945 г.)

Препарат	Концентрация препарата и растворителя по ДДТ (в %)	Влияние препарата	
		на отрождение личинок	на образование щитка
Концентрат ДДТ	0.06 0.125	Под щитком оболочки яиц. На ветках живые и мертвые личинки	На ветках образовались новые щитки в небольшом количестве
	0.25 0.5	Под щитком оболочки яиц. На ветках мертвые личинки	Новые щитки на ветках не образовались
	1.0	Под щитком и на ветках много мертвых личинок	То же
	2.0 3.0	Под щитком личинки, погибшие по выходе из яиц	То же
	2.0 3.0	Под щитком полный выход личинок. На ветках масса живых личинок	На ветках новые щитки в большом количестве
Хлорбензол (растворитель)	2.0 3.0	То же	То же
Контроль (без опрыскивания)		То же	То же

Сравнивая данные трех опытов (см. табл. 2, 3 и 4), получим следующие результаты применения водной эмульсии препарата ДДТ (на хлорбензоле) в одних и тех же концентрациях, но в разные сроки.

Концентрация 2%: первый опыт — много мертвых личинок на ветках; второй опыт — много мертвых личинок не только на ветках, но и под щитками; третий опыт — под щитками личинки, погибшие по выходе из яиц.

Концентрация 1%: первый опыт — много мертвых личинок только на ветках; второй и третий опыты — мертвых личинок много не только на ветках, но и под щитками.

Концентрация 0.5%: второй и третий опыты — на ветках мертвые личинки, новые щитки не образовались.

Концентрация 0.25%: второй опыт — на ветках мертвые личинки, но образовались и новые щитки; третий опыт — на ветках мертвые личинки, новых щитков уже нет.

Наши выводы прекрасно иллюстрирует и такое сопоставление. Для получения вполне удовлетворительных результатов, характеризующих наличием под щитками пустых оболочек яиц, наличием мертвых личинок на ветках и отсутствием на них новых щитков, достаточно было применить препарат ДДТ: за 48 дней до выхода личинок запятовидной щитовки — в концентрации 1%, за 24 дня — в концентрации 0.5% и за 5 дней — в концентрации 0.25%.

Установленная нашими опытами зависимость токсического действия ДДТ от степени концентрации препарата и времени опрыскивания им зараженных запятовидной щитовкой веток сирени, рельефно выступает в табл. 5.

Таблица 5
Зависимость токсического действия ДДТ от концентрации препарата и времени опрыскивания

П р е п а р а т	Концентрация препарата и растворителя по ДДТ (в %)	Оценка результатов опытов, проведенных		
		23/IV	17/V	5/VI
5%-ная эмульсия зеленого масла	—	V	—	—
Хлорбензол (растворитель)	2.0 3.0	— —	— —	V V
Концентрат ДДТ (на хлорбензоле)	0.06	—	—	IV
	0.125	—	—	IV
	0.25	—	IV	III
	0.50	—	III	III
	1.00	III	II	II
	2.00 3.00	III II	II I	I I
Контроль	—	V	V	V

В этой таблице сопоставлены данные трех опытов, проводившихся в разные сроки, причем все описательные характеристики результатов действия ДДТ сведены к пяти основным группам. Каждой группе дано условное цифровое обозначение, характеризующее степень активности яда. Группы эти следующие:

- I. Все личинки погибли под щитками. Новых щитков нет.
- II. Под щитками и на ветках мертвые личинки. Новых щитков нет.
- III. Под щитками оболочки яиц. На ветках мертвые личинки. Новых щитков нет.
- IV. Под щитками оболочки яиц. На ветках мертвые и живые личинки. Образовались новые щитки.
- V. Под щитками оболочки яиц. На ветках живые личинки. Образовались новые щитки в большом количестве.

Очевидно, что для борьбы с запятовидной щитовкой в стадии яйца концентрат ДДТ (на хлорбензоле) вполне пригоден. Примененный в концентрации 1%, этот препарат может быть эффективен и при неблагоприятных метеорологических условиях.

Концентраты ДДТ (на скипидаре) и лаузето, испытывавшиеся нами только в лабораторных условиях, обладают, по видимому, сходными токсическими свойствами. Надо полагать, что в природных условиях эти препараты тоже окажутся пригодными для борьбы с запятовидной щитовкой, как и ДДТ (на хлорбензоле).

* * *

В 1946 г. опыты по изучению контактного действия ДДТ на запятовидную щитовку были поставлены в производственных условиях, причем препаратом данной концентрации обрабатывались не отдельные ветки, а целые кусты сирени.

Одновременно производилось сравнительное изучение токсического действия на запятовидную щитовку нового препарата — гексахлорциклогексана. Этот препарат испытывался нами впервые.

Оба препарата изготовлены Центральным научно-исследовательским дезинфекционным институтом. Концентрат ДДТ содержал 25%, а гексахлорциклогексан — 20% токсического начала. Препараты применялись в виде эмульсий, в концентрациях 0.06—2% по действующему началу.

Обработке раствором данной концентрации подвергались кусты венгерской сирени (от одного до трех), сильно зараженной запятовидной щитовкой. Опрыскивание производилось 26 апреля.

Для сравнительного определения токсичности препаратов ДДТ и гексахлорциклогексана было установлено систематическое наблюдение за выходом личинок из-под щитка, за их состоянием и дальнейшим развитием. Наблюдение за отрождением личинок велось в период с 28 мая по 1 июня, за образованием новых щитков — с 5 по 30 июня. Результаты наблюдений приведены в табл. 6.

Испытание 6%-ной эмульсии веретенного масла (на глине) дало отрицательные результаты. На растениях, опрыснутых этим препаратом, найдены только живые личинки и отмечено образование большого количества новых щитков, развитие которых протекало вполне нормально. Эмульсии гексахлорциклогексана в концентрации 1% и ниже не токсичны для запятовидной щитовки. Применение этого препарата в концентрации 2% также не дало сколько-нибудь удовлетворительных результатов. Следует отметить, что концентрат гексахлорциклогексана и эмульсии, изготовленные из него, содержали нерастворившиеся кристаллы препарата.

Что касается ДДТ, то, как показали наши опыты, водные эмульсии препарата в концентрации 1% и выше губительно действуют на отродившиеся личинки запятовидной щитовки. Больше того, личинки, отродившиеся на неопрыснутых частях подопытных растений, погибают, как только переползают на участки, обработанные концентратом ДДТ. На всех, даже сильно зараженных кустах сирени, опрыснутых 2%-ной эмульсией концентрата ДДТ, в дальнейшем не отмечено случаев образования новых щитков.

Пылевидный же препарат ДДТ — гезарол не обладает токсичностью для личинок-бродяжек запятовидной щитовки. Кусты сирени, заселенные этим вредителем, были обильно опылены препаратом гезарол в период

Таблица 6

Токсическое действие концентратов ДДТ и гексахлорциклопексана для запятовидной щитовки (опыты в природных условиях 26 апреля 1946 г.)

Препарат	Концентрация препарата и растворителя по токсическому началу (в %)	Влияние препарата	
		на отрождение личинок	на образование щитка
6%-ная эмульсия веретенного масла (на глине)		Полный выход личинок из-под щитков. На ветках много живых личинок	На ветках много новых щитков. Развитие их нормальное
Концентрат гексахлорциклопексана	0.06 0.125 0.25 0.50	Полный выход личинок из-под щитков. На ветках много живых личинок и единичные мертвые личинки	То же
	1.0 2.0	Под щитками оболочки яиц. На ветках много мертвых и живых личинок	То же
Концентрат ДДТ (на хлорбензоле)	0.06 0.125	Под щитками оболочки яиц. На ветках много живых и единичные мертвые личинки	То же
	0.25	Под щитками оболочки яиц. На ветках живые и мертвые личинки. Особенно много мертвых личинок на участках веток, сильно заселенных старыми щитками	На ветках, преимущественно на молодых побегах, много новых щитков. Развитие их нормальное
	0.5	Под щитками оболочки яиц и мертвые личинки. На ветках много мертвых личинок. На молодых ветках живые личинки	На ветках, преимущественно на молодых побегах, новые щитки
	1.0	Под щитками и на ветках много мертвых личинок и единичные живые личинки на молодых ветках	На ветках, преимущественно на молодых побегах, новые щитки в небольшом количестве

Препарат	Концентрация препарата и растворителя по токсическому началу (в %)	Влияние препарата	
		на отрождение личинок	на образование щитка
Концентрат ДДТ (на хлорбензоле)	2.0	Под щитками личинки, погибшие по выходе из яиц	Новых щитков нет
Хлорбензол (растворитель)	2.0	Под щитками оболочки яиц. На ветках масса живых личинок	На ветках масса новых щитков. Развитие их нормальное
Контроль (без опрыскивания)	—	Под щитками оболочки яиц. На ветках масса живых личинок	На всех участках веток масса новых щитков. Развитие их нормальное

массового отрождения личинок (30 мая), и тем не менее гибель личинок не превышала 25%. В течение всего последующего периода наблюдения большинство личинок нормально развивалось и в дальнейшем образовало щитки. В июне все ветки кустарника, обработанные гезаролом, были очень сильно заселены запятовидной щитовкой.

Особого внимания заслуживает тот факт, что эмульсии концентрата ДДТ губительно действуют на личинки запятовидной щитовки, отродившиеся даже спустя месяц и больше после опрыскивания зараженных ею кустов сирени. Наиболее высокая смертность наблюдалась на старых ветках, покрытых неровной, шероховатой корой, а также на участках веток, сильно заселенных старыми щитками. Очевидно, на неровной поверхности препарат лучше задерживается, дольше сохраняется, вследствие чего гибель отродившихся личинок здесь особенно высока. Наоборот, на гладких участках коры верхних частей веток и молодых побегов, опрыснутых препаратом ДДТ в концентрации 0.25 и 0.5%, гибель личинок значительно меньше, а количество новых щитков больше. На верхних, более молодых частях веток сирени, обработанных 1%-ной эмульсией ДДТ, также отмечено небольшое количество живых личинок и образование новых щитков.

Все это говорит о необходимости тщательной обработки кустарников эмульсиями концентрата ДДТ. Ранневесеннее опрыскивание должно быть обильным, обеспечивающим полную смачиваемость всех частей растения. Только таким путем можно создать наибольший контакт вредителя с ядом. Чем меньше не покрытые ядом поверхности, тем выше вероятность гибели личинок от соприкосновения с обработанными частями растения.

В природных условиях растения необходимо опрыскивать растворами повышенной концентрации, чтобы каждая личинка запятовидной щитовки, даже при кратковременном контакте с обработанной поверхностью, получила токсическую дозу яда.

Длительное инсектицидное действие концентрата ДДТ является, можно сказать, его специфическим свойством, выгодно отличающим этот препара-

рат от многих других химических средств защиты растений от вредных насекомых. Благодаря этому ценнейшему качеству концентрат ДДТ следует рекомендовать в качестве истребительно-профилактического средства борьбы с запятовидной щитовкой и, возможно, другими видами щитовок.

Необходимо иметь в виду еще одно важное обстоятельство. ДДТ не препятствует нормальному развитию растений, если они опрысканы в обезлиственном состоянии; в частности, обработка этим препаратом кустов сирени, проведенная ранней весной, не отразилась ни на распускании почек, ни на цветении. Однако, поскольку испытывавшийся нами препарат изготовлен на хлорбензоле, вполне вероятно, что для зеленых частей растений он не безопасен. Для применения ДДТ в виде эмульсий против сельскохозяйственных вредителей необходимо изготовить специальные, безвредные для насаждений, концентраты ДДТ на органических растворителях и, что предпочтительнее, — в виде минерально-масляных эмульсий.

ТОКСИЧНОСТЬ ДДТ ДЛЯ ЯБЛОННОЙ ТЛИ

На яйцах яблонной тли испытаны эмульсии концентрата ДДТ (на хлорбензоле). Испытания происходили в условиях ориентировочных лабораторных опытов в апреле — мае 1945 г.

Ветки, зараженные яйцами яблонной тли, срезаны с яблонь 21 апреля. Подопытные ветки погружали на одну минуту в раствор исследуемого инсектицида, примененного в виде водных эмульсий в концентрациях 0.25, 0.5 и 1% (по токсическому началу), и затем ставили в сосуды с водой для наблюдения за выходом личинок из яиц. Эти наблюдения велись с момента отрождения личинок до массового их выхода. Интенсивность выхода личинок на подопытных ветках сравнивалась с контролем.

Опыты показали, что концентрат ДДТ, примененный в виде эмульсий, сам по себе не обладает овицидным действием по отношению к яйцам яблонной тли.

Специфические особенности вредителя (черный цвет яйцевых оболочек) не позволили произвести подсчет и установить соотношение пустых и целых, т. е. погибших, яиц. Но самый факт наличия на подопытных ветках погибших яиц следует в данном случае объяснить не активностью ДДТ, а присутствием растворителя (хлорбензола), обладающего способностью проникать через яйцевые оболочки и оказывать на яйца яблонной тли овицидное действие.

Для понимания механизма действия ДДТ значительно больший интерес представляет другой факт, установленный нашими опытами, а именно способность концентратов ДДТ оказывать токсическое действие на только что отродившиеся личинки. На обработанных препаратами ДДТ ветках личинки яблонной тли погибли немедленно после их выхода из яиц, тогда как на контрольных ветках все вышедшие из яиц личинки перешли на почки и нормально развивались в течение всего периода наблюдения — с 3 по 11 мая.

Нельзя не обратить внимание на сходство результатов токсикологического испытания препаратов ДДТ на яйцах яблонной тли и на яйцах запятовидной щитовки. В том и другом случае испытанные препараты ДДТ не оказали овицидного действия, но были высоко токсичны для отродившихся личинок обоих вредителей.

Несколько иные результаты получены нами при испытании токсичности ДДТ для взрослых личинок и половозрелых самок яблонной тли. На

взрослых особях яблонной тли мы испытывали ДДТ в виде 5%-ного дуста (гезарол). Опыты были поставлены в природных условиях в июле 1946 г. Ветки молодых яблонь, заселенные колониями яблонной тли, опыливали препаратом ДДТ. Для сравнения были приняты 5%-ный анабадуст и 7%-ный дуст гексахлорциклогексана. Опыливание проводили 3 раза — 4, 18 и 27 июля — в пятикратной повторности. Число живых и погибших объектов подсчитывали через 24 часа после обработки подопытных веток. Результаты сведены в табл. 7.

Таблица 7

Токсичность дустов ДДТ и гексахлорциклогексана для яблонной тли (опыты в природных условиях в июле 1946 г.)

Дуст	Время опыта	Число объектов	% гибели тли
Гезарол (5%)	4/VII	1468	50.0
	18/VII	1054	57.4
	27/VII	1166	56.8
Гексахлорциклогексан (7%)	4/VII	1290	84.4
	18/VII	2104	81.2
	27/VII	974	80.0
Анабадуст (5%)	4/VII	1104	96.2
	18/VII	1438	98.7
	27/VII	780	99.9
Контроль (без опыливания)	4/VII	870	0
	18/VII	694	0
	27/VII	814	0

Данные табл. 7 показывают, что гезарол слабо токсичен для яблонной тли. Действительно, гибель объектов, обработанных гезаролом, не превышает 57.4%, в то время как применение 7% дуста гексахлорциклогексана дало 80% смертности, а опыливание зараженных веток 5% анабадустом — почти полную гибель колоний вредителя (96.2—99.9%). Таким образом, и в данном случае подтверждается высказанное выше предположение о сходстве механизма действия ДДТ на запятовидную щитовку и яблонную тлю.

ТОКСИЧНОСТЬ ДДТ ДЛЯ КАПУСТНОЙ ТЛИ

На капустной тле испытаны эмульсии концентратов ДДТ (на хлорбензоле и скипидаре) и для контроля взят хлорбензол как растворитель. Испытаны также дусты ДДТ-НИХФИ, ДДТ-Ленинградский и гезарол. Эталоном служили: в первом случае — водный раствор анабазин-сульфата с хозяйственным мылом в концентрации 0.25%, во втором — 5% анабадуст.

Токсичность препаратов испытывали в лабораторных условиях на взрослых личинках капустной тли. Личинки погружали в растворы яда на 10 сек. Температура растворов оставалась постоянной — 19—20°C. Препарат данной концентрации испытывали в нескольких опытах, состоявших из 5 серий, по 15—20 объектов в каждой. Объекты после обработки переносили в стаканы и через 24 часа подвергали осмотру для определения смертности. При этом тяжело больные экземпляры относили к погибшим, а из общего числа больных объектов одну половину относили к мертвым, другую к живым. Результаты испытания концентратов ДДТ на взрослых личинках капустной тли представлены в табл. 8.

Таблица 8

Токсичность эмульсий концентратов ДДТ для капустной тли (опыты в лаборатории в сентябре 1945 г.)

Концентрация ДДТ (в %)	Число объектов			% гибели тли		
	ДДТ (на скипидаре)	ДДТ (на хлорбензоле)	Хлорбензол	ДДТ (на скипидаре)	ДДТ (на хлорбензоле)	Хлорбензол (растворитель)
0.06	252	232	254	53.0	60.3	76
0.125	259	208	205	65.5	60.3	83
0.25	323	197	230	64.6	78.5	100
0.5	331	164	216	77.7	98.3	100

Анабазин-сульфат с хозяйственным мылом в концентрации 0.25% дал 100% гибели тли; в опыте было 234 тли. Контроль: число тлей в опыте — 286, смертность — 3.5%.

Хотя активность ДДТ как инсектицида в данном случае не может быть непосредственно определена, тем не менее приведенные данные все же позволяют считать ДДТ нетоксичным для капустной тли. Токсическое действие испытанных эмульсий концентратов ДДТ, очевидно, обусловлено высокой токсичностью для капустной тли растворителя, входящего в состав препарата.

При испытании препаратов ДДТ, изготовленных в виде 5%-ных дустов, объекты опыливались в аппарате Степанова (экспозиция 10 мин.). Опыты с данным препаратом проводились 3—4 раза. Каждый опыт состоял из 5 серий по 40—50 объектов в каждой. Опыты сопровождался контролем. Погибшие объекты подсчитывались через 24 часа после опыливания. Результаты опытов иллюстрируются табл. 9.

Как видно из табл. 9, дусты ДДТ слабо токсичны для капустной тли: гибель объекта не превышает 50—57%, в то время как опыливание анабадустом, примененным в такой же концентрации, дало 97% смертности тли.

Таким образом, наши опыты показали, что пылевидные препараты ДДТ (5%-ные дусты) недостаточно эффективны против взрослых особей яблонной тли, капустной тли и запятовидной щитовки, тогда как водные эмульсии концентратов ДДТ высоко токсичны для только что отродившихся личинок яблонной тли и запятовидной щитовки.

Результаты токсикологических испытаний, следовательно, дают основание для вывода о зависимости токсического действия ДДТ от стадии

Таблица 9

Токсичность 5%-ных дустов ДДТ для капустной тли (опыты в лаборатории в сентябре 1945 г.)

Дуст	Число объектов	% гибели тли
ДДТ-НИХФИ	789	50.4
ДДТ-Ленинградский	873	57.2
Гезарол	626	57.2
Анабадуст	759	97.0
Контроль	840	8.1

развития насекомого, определяющей физико-химические свойства его защитных покровов, и от физиологической активности яда. Вместе с тем данные исследования подтверждают целесообразность всестороннего изучения факторов, определяющих сложный процесс механизма действия яда на организм насекомого, потому что токсичность инсектицида зависит не только от свойств самого яда, но и от силы сопротивления насекомого, от его способности или неспособности препятствовать проникновению и физиологическому действию данного яда.

ВЫВОДЫ

Изучение инсектицидных свойств, механизма действия и эффективности ДДТ для запятовидной щитовки дало положительные результаты. Лабораторные испытания и опыты, проводившиеся в природных условиях на питомнике Главного ботанического сада АН СССР, показали следующее:

1. ДДТ — не овицид. Препараты ДДТ, по видимому, не относятся к ядам общепротоплазматического действия, они не токсичны по отношению к яйцам сосущих насекомых (запятовидной щитовки и яблонной тли).
2. Но концентраты ДДТ токсичны для молодых, недавно вылупившихся личинок запятовидной щитовки. При контакте с ядом личинки гибнут либо под щитком, либо вскоре после выхода из-под него. На взрослые личинки-бродяжки ДДТ не действует. Таким образом, токсическая активность ДДТ находится в зависимости от стадии развития насекомого, она связана с развитием его нервной системы и защитных покровов.
3. ДДТ в течение длительного времени (1½ мес.) сохраняет токсические свойства в условиях природы. Благодаря исключительной стойкости, наряду с его высокой токсичностью, концентрат ДДТ может быть рекомендован как надежное истребительно-профилактическое средство борьбы с запятовидной щитовкой и другими видами сосущих насекомых.
4. Токсичность ДДТ возрастает по мере приближения срока опрыскивания к моменту отрождения личинок.
5. При проведении ранневесенних опрыскиваний необходимо обеспечить обильное смачивание всех частей растения, особенно же гладких поверхностей молодых веток.
6. При обработке кустарников концентратом ДДТ целесообразно применять эмульсии повышенной концентрации (1% по действующему началу), чтобы каждая личинка запятовидной щитовки даже при кратковременном соприкосновении с обработанной поверхностью получала токсическую дозу яда.

7. Концентраты ДДТ, изготовленные на хлорбензоле и на скипидаре, не безопасны для зеленых частей растений, но не препятствуют нормальному развитию растений при условии, если опрыскивание проведено до распускания почек. Необходимо организовать производство концентратов ДДТ, безвредных для растений в период их вегетации. Такие препараты найдут широкое применение в сельском хозяйстве и в практике зеленого строительства.

ЛИТЕРАТУРА

- Богданов-Катков Н. Н. и Шевченко М. И. Дихлор-дифенил-трихлорэтан (ДДТ, гезарол, СС-5), Л., 1946.
- Ильинская М. И. Об изучении проницаемости поверхностных покровов насекомых. — Доклады ВАСХНИЛ, 1943, вып. 2.
- Ильинская М. И. Механизм действия инсектицидов и проницаемость кутикулы насекомых. — ДАН СССР, 1946, т. LI, № 7.
- Ильинская М. И. Предварительные результаты токсикологического испытания пентахлорина в качестве контактного инсектицида. — Сб. «ДДТ — пентахлорин», изд. Ин-та фармакол. АМН, М., 1947.
- Lauger P., Martin H. u. Müller P. Über Konstitution und toxische Wirkung von natürlichen und neuen synthetischen insektentötenden Stoffen. — Helv. Chim. Acta, 1944, v. XXVII, № 4.
- Lindgren D. a. Boyce A. Results with Dichloro-diphenyl-trichloroethane in Control of the California Red Scale. — T. Econ. Ent., 1944, v. XXXVII, № 1.

ЗНАЧЕНИЕ ДИСПЕРСНОСТИ ПЫЛЕВИДНЫХ ИНСЕКТИЦИДОВ

С. П. БЕРДЕННИКОВА

ВВЕДЕНИЕ

Новые инсектициды ДДТ (дихлор-дифенил-трихлорэтан) и гексахлорциклопексан, выпускаемые нашей промышленностью для широкого практического применения, быстро завоевывают себе популярность в различных областях защиты растений.

В частности, открываются благоприятные новые перспективы применения указанных инсектицидов в декоративном садоводстве, где до сих пор не разработано мер борьбы со многими вредителями. Применяя эти препараты, можно добиться успеха в борьбе не только против насекомых, живущих открыто на листьях растений, но и против скрыто живущих вредителей — минирующих молей, короедов, стеблевых совок, проволочников и других насекомых, вредящих декоративному садоводству и, в частности, растениям Главного ботанического сада.

Как ДДТ, так и гексахлорциклопексан отличаются быстрым токсическим действием и даже при краткосрочном контакте с насекомым вызывают у него быстрый паралич, нарушающий возможность передвижения насекомого. Кроме того, ДДТ обладает способностью быстро прекращать питание насекомого.

В силу указанных особенностей этих препаратов борьба с вредителями декоративных растений может проводиться путем предварительного нанесения яда на растение, прежде чем на нем появились насекомые, и тем самым предупреждать повреждения.

Для такого рода профилактических мероприятий крайне важно иметь доброкачественные инсектициды, продолжительное время удерживающиеся на растениях.

Одним из основных показателей качества пылевидных препаратов является степень измельчения частиц, от которой зависит токсичность яда и его способность удерживаться на листьях и других частях растений.

Однако величина частиц выпускаемых промышленностью дустов контролируется до настоящего времени лишь ситовым анализом. Этот метод не обеспечивает надлежащей характеристики мелких и крупных препаратов, сильно различающихся по своим свойствам и часто не отвечающих своему назначению — защите растений.

Настоящее исследование посвящено изучению свойств главных препаратов в зависимости от степени их измельчения.

К ИСТОРИИ ВОПРОСА

Одним из первых авторов, отметивших влияние степени дисперсности инсектицидов на их свойства, был Ковалев (1931). Он показал, что расход серы, применявшейся для уничтожения вредителей растений, изменялся в зависимости от величины частиц этого препарата. Так, расход серы на равную площадь составлял 5 кг для препарата, просеянного через сито минус 50 меш, и 1—2 кг при просеивании через сито минус 200 меш. В позднейших работах, посвященных этому вопросу, отмечалось, что при применении серы с различным количеством частиц, прошедших через сито минус 350 меш (до 44 μ), разница в эффективности ее против цитрусового трипса выразилась в 18%.

О влиянии степени дисперсности мышьяксодержащих инсектицидов есть указания и в работах Шипициной (1935 и 1938). Она установила способность разновозрастных личинок *Anopheles maculipennis* Mg. поглощать частицы разной величины. Ею отмечена также большая токсичность препарата с более высокой степенью дисперсности. Причина этого, по мнению автора, заключается в увеличении вероятности столкновений личинок с ядовитыми частицами более мелкого препарата. Такое влияние степени дисперсности препарата на его отравляющие свойства специфично именно для этого насекомого. Поэтому полученные Шипициной результаты нельзя прямо переносить на других вредителей, в частности на листогрызущих насекомых.

Гар и Добросмыслов (1939) подробно характеризовали сравнительную удерживаемость мышьяковистых препаратов различной дисперсности на листьях растений. В своей работе они впервые применили метод центрифугирования для оценки устойчивости по отношению к ветру препаратов, нанесенных на лист.

В иностранной литературе также имеются указания на значение степени дисперсности мышьяксодержащих инсектицидов на их токсичность, но они противоречивы, а порой и недостаточно детальны. Таким образом, в настоящее время в литературе нельзя найти ясного ответа на вопрос, какого качества в отношении дисперсности инсектициды должны выпускаться промышленностью. Изготавливавшиеся препараты характеризуются обычно лишь ситовым анализом, который не может дать представления об интересующем нас порядке величин частиц, так как сито минус 250 меш пропускает частицы до 60 μ , а сито минус 300 меш способно задержать частицы лишь свыше 45 μ . Между тем, как показала проверка токсичности, наиболее эффективными являются инсектициды, частицы которых не превышают по среднему диаметру 10—18 μ .

Мы изучали влияние дисперсности на токсичность и удерживаемость целого ряда мышьяксодержащих инсектицидов. Кроме того, в последнее время в число изучаемых инсектицидов мы включили новые препараты ДДТ и гексахлорциклопексана. Сопоставление данных, полученных для каждого из этих препаратов, дает возможность оценки их полезных свойств и выяснения условий их наиболее успешного применения.

В литературе нет четких определений для терминов «прилипаемость» и «удерживаемость». Некоторые авторы рассматривают только прилипаемость препарата к листу, другие же сосредоточивают свое внимание на удерживаемости препаратов.

Под прилипаемостью мы подразумеваем свойство препарата попадать на лист при определенных условиях распыления, определяемых

характером механических приспособлений, применяемых для нанесения яда на поверхность растений. Таким образом, прилипаемость определяется главным образом условиями распыления и применяемой аппаратурой, и оценка ее не входила в наши задачи.

В данной работе мы пользовались термином «удерживаемость», применяемым для характеристики способности препарата, нанесенного на листья растений, противостоять воздействию внешних метеорологических факторов (дождя и ветра). Для изучения этой способности нами были созданы лабораторные установки искусственного дождения и использованы существующие установки для ветрования, которые позволили получить результаты, излагаемые в настоящем сообщении.

МИКРОСКОПИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЕЛИЧИН ЧАСТИЦ ПРЕПАРАТОВ

Характеристика физического состава препаратов производилась измерением под микроскопом диаметра частиц этого препарата, помещенного в канадский бальзам при помощи иглы и заключенного между предметным и покровным стеклами. Конечный результат анализов на дисперсность был выражен для каждого препарата средним диаметром частиц по весу, в микронах.

Указанный метод расчета применялся и подробно описан работниками энтомологической лаборатории Научно-исследовательского института удобрений и инсектофунгисидов (НИУИФ). Применение этого метода в литературе описано Поповым (1937), Морозовой, Стрельцовой и Лебедевой (1939). Результаты микроскопического анализа инсектицидов и наполнителей приведены в табл. 1.

Таблица 1

Сравнительная дисперсность различных пылевидных препаратов

Препараты	Диаметр средних частиц (в μ)
I. Дусты ДДТ (5%)	
Эталон	18.1
ВНИХФИ (опытный образец 1945 г.)	25.3
Ленинградский (пробный образец 1946 г.)	67.3
II. Дусты гексахлорциклопексана (7%)	
Эталон (НИУИФ, 1945 г.)	17.3
Заводской образец 1947 г.	13.4
Пробный образец (НИУИФ, 1946 г.)	43.5
III. Мышьяксодержащие инсектициды	
Парижская зелень	9.5
Арсенат кальция	10—12
Меритоль	11—14
IV. Наполнители	
Тальк	13.15—22.5
Известь	17.50—18.20
Каолин	9.10—9.70

На рис. 1—6 изображены известные нам мышьяксодержащие инсектициды и различные образцы дустов ДДТ и гексахлорциклогексана (увеличение в 800 раз).

Из изученных инсектицидов, как указывают данные табл. 1, наиболее мелким препаратом является парижская зелень, диаметр частиц которой колеблется от 6 до 11 μ . Размеры частиц арсенита кальция и меритоля оказались несколько крупнее частиц парижской зелени.

Препарат ДДТ сильно варьирует по степени дисперсности. Наиболее мелким является препарат, имеющий средний диаметр частиц 18 μ . Пробные же препараты, полученные на опытных установках 1945 и 1946 гг., крупны и имеют диаметр частиц 25 и даже 67 μ , почему как это будет показано ниже, обладают пониженной эффективностью.

Первые образцы дустов гексахлорциклогексана, изготовленные в 1946 г., не отличались высокой степенью дисперсности. Средний диаметр частиц одного из первых образцов этого препарата равнялся 43 μ . Однако благодаря вниманию химиков-технологов, работающих с гексахлорциклогексаном, к качеству наполнителя при его производстве, диаметр удалось значительно уменьшить. В 1947 г. в НИУИФ был выпущен гексахлорциклогексан с диаметром частиц 17 μ , а на заводе — 13 μ . Таким образом, гексахлорциклогексан по степени дисперсности дает хорошие показатели и в отношении физического состава частиц превосходит имеющиеся отечественные и импортные образцы дустов ДДТ.

ВЛИЯНИЕ СТЕПЕНИ ДИСПЕРСНОСТИ ИНСЕКТИЦИДОВ НА ИХ ТОКСИЧНОСТЬ

Экспериментальная работа по испытанию токсичности препаратов, различных по величине частиц, проведена главным образом на мышьяк-содержащем препарате — парижской зелени. Определялась также токсичность и удерживаемость препаратов ДДТ различной дисперсности.

Влияние степени дисперсности мышьяк-содержащих инсектицидов на токсичность проверялось по действию парижской зелени и арсенита кальция на личинки азиатской саранчи 4 возраста.

Образцы парижской зелени, различающиеся по степени дисперсности, были получены лабораторным способом. Препарат парижской зелени разделялся на фракции при помощи лабораторного опылителя Степанова, оборудованного подставкой, имеющей отсек.

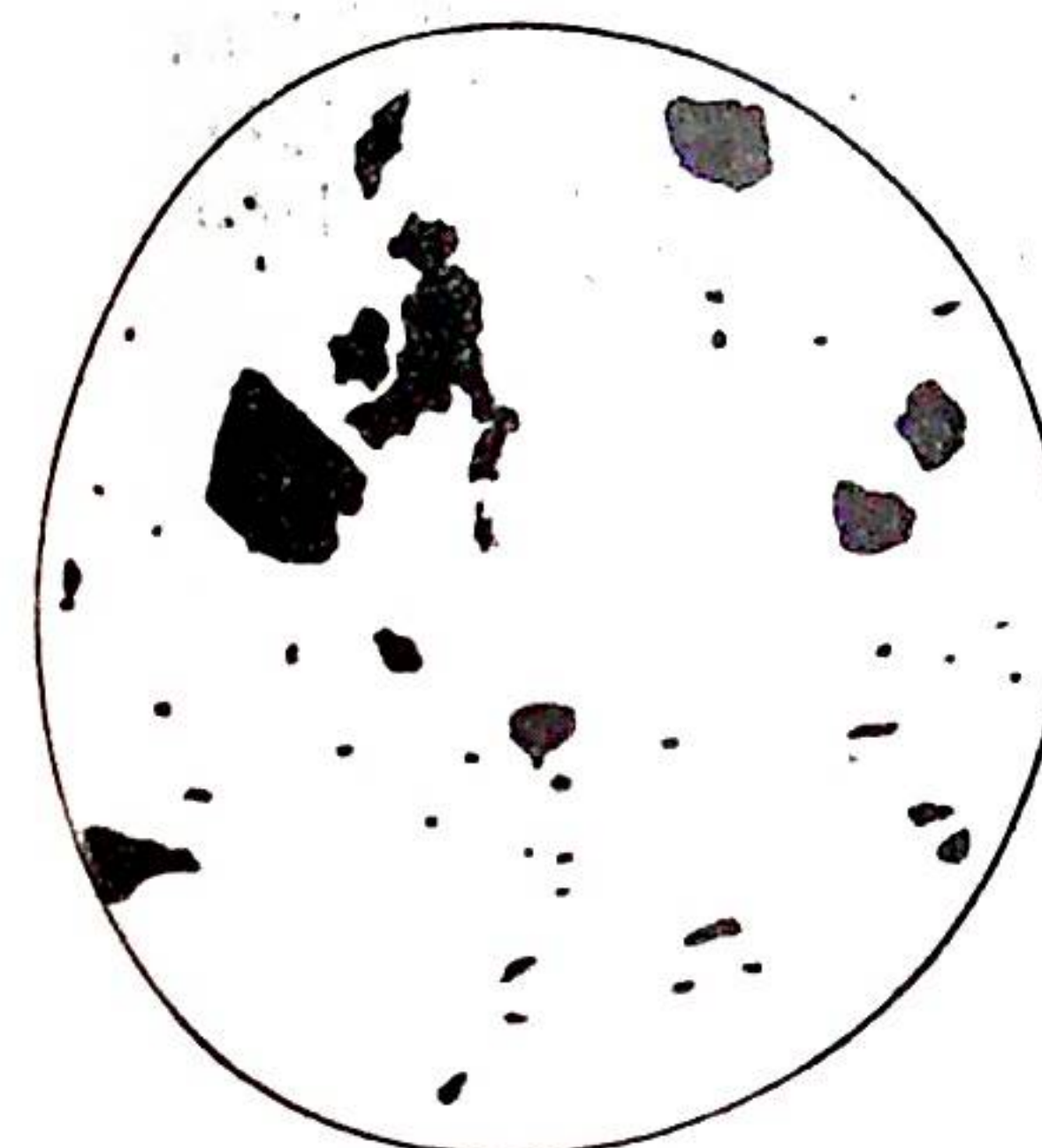
Характеристика степени дисперсности каждой фракции производилась измерениями под микроскопом и выражалась размерами среднего диаметра частиц в микронах. Всего для опытов было получено четыре фракции парижской зелени.

Первая, самая мелкая фракция, с диаметром частиц 2 μ , отсечена прибором за время между 10 мин. и 2 час. после распыления препарата, полученного заводским путем; вторая фракция, с диаметром частиц 5 μ , выделена по истечении 3 мин. и до 2 час., третья фракция, имевшая средний диаметр частиц 9 μ , отсечена в интервале времени между 40 и 70 сек. после распыления, и четвертая, самая крупная фракция зелени, со средним диаметром частиц 16 μ , была получена сбором оседающего препарата за время между 5 и 25 сек. с момента распыления.

Данные химического и физического анализа этих фракций приведены в табл. 2. Они показывают, что содержание мышьяка, как общего, так и воднорастворимого, во всех фракциях было одинаковым и, следовательно,



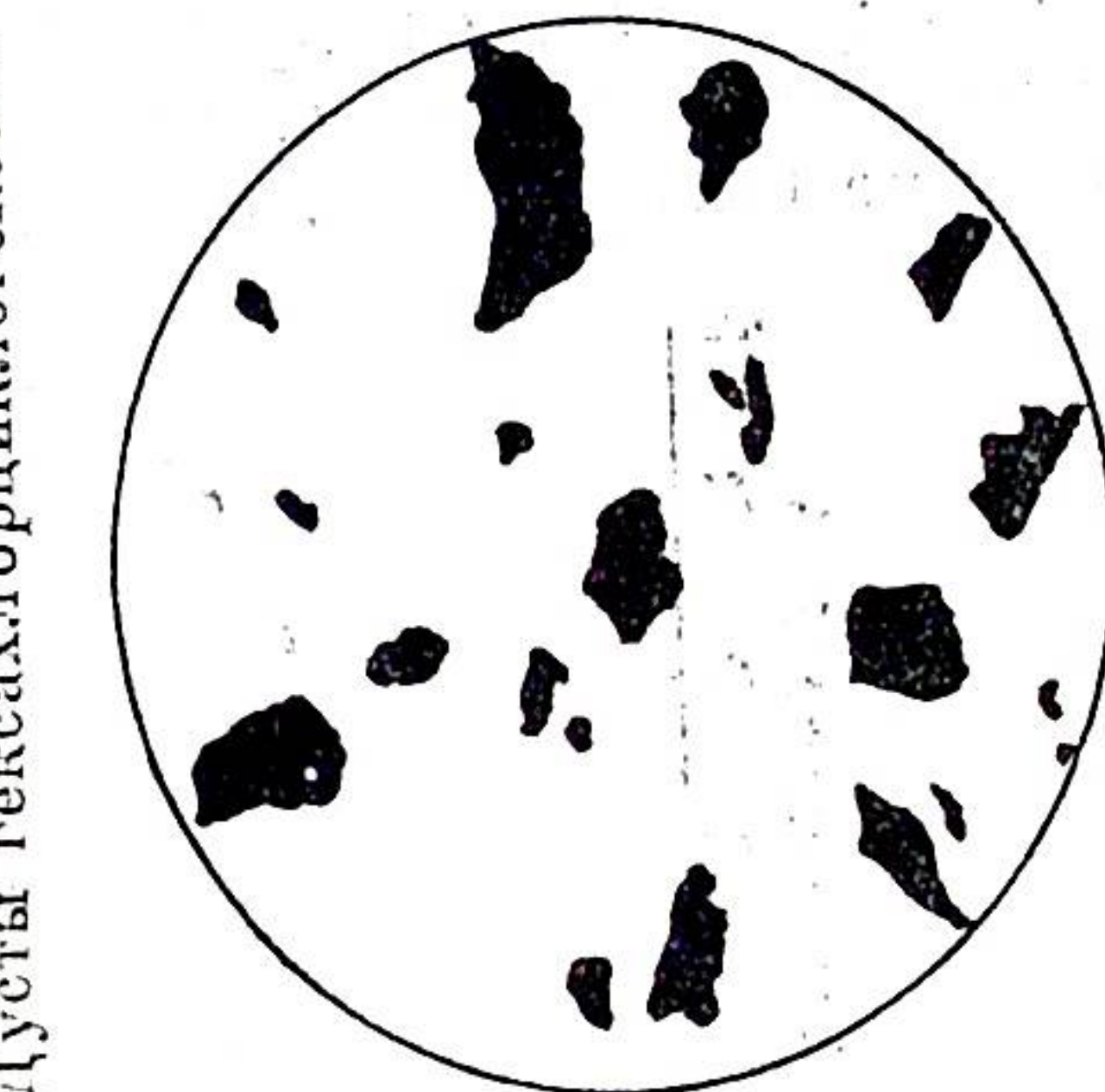
Р и с. 1. Дуст ДДТ.
Эталон ($d = 18.1 \mu$).



Р и с. 2. Дуст ДДТ.
Образец ВНИИХИ
($d = 25.3 \mu$).

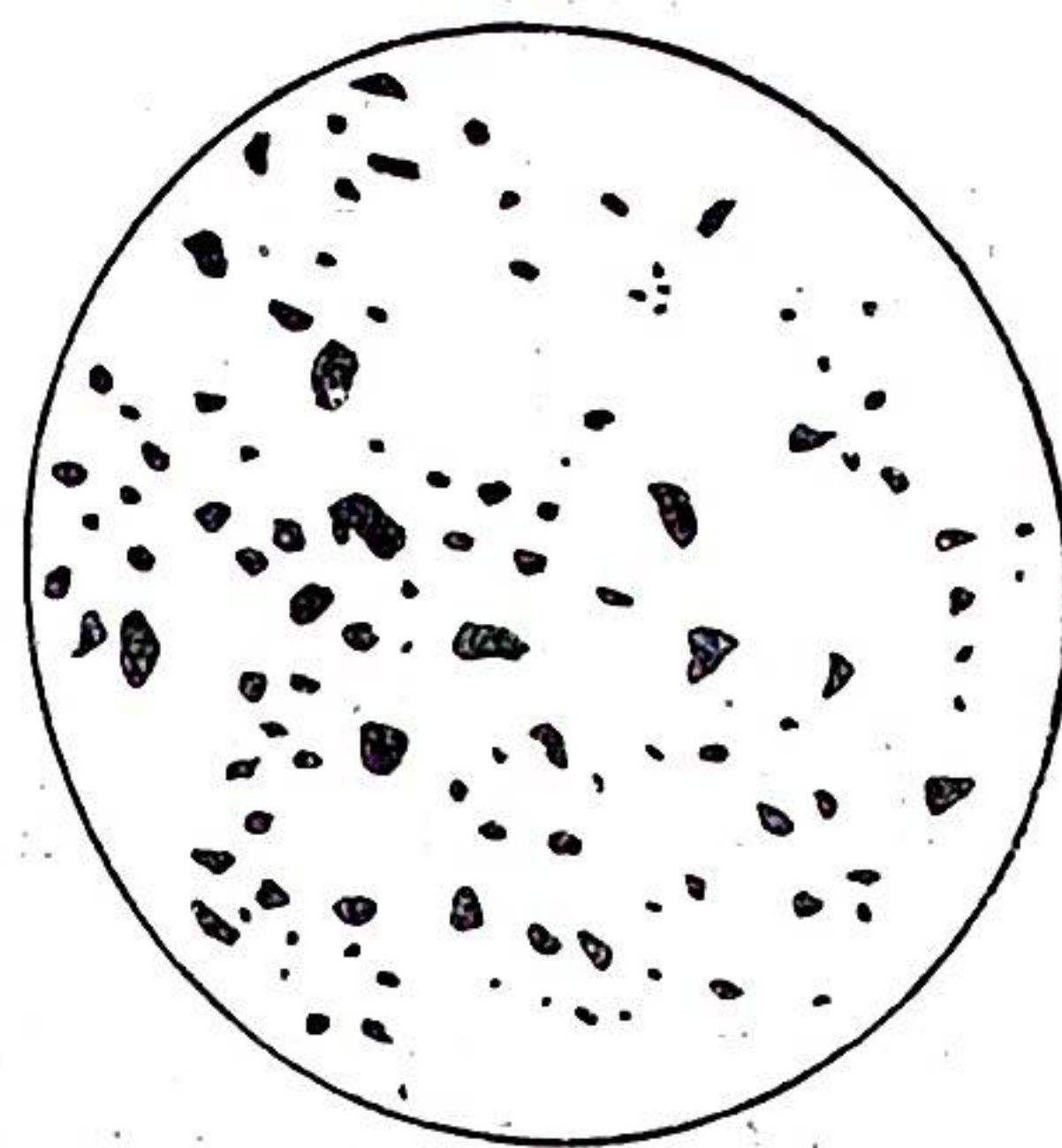


Р и с. 3. Дуст ДДТ.
Ленинградский
образец ($d = 67.3 \mu$).



Дусты гексахлорциклогексана

Р и с. 4. Дуст гексахлорциклогексана. Эталон (образец НИУИФ 1947 г.; $d = 17 \mu$).



Р и с. 5. Дуст гексахлорциклогексана. Пробный образец (НИУИФ 1946 г.; $d = 43 \mu$).

Р и с. 6. Мышьяк-содержащий инсектицид. Парижская зелень ($d = 9.5 \mu$).

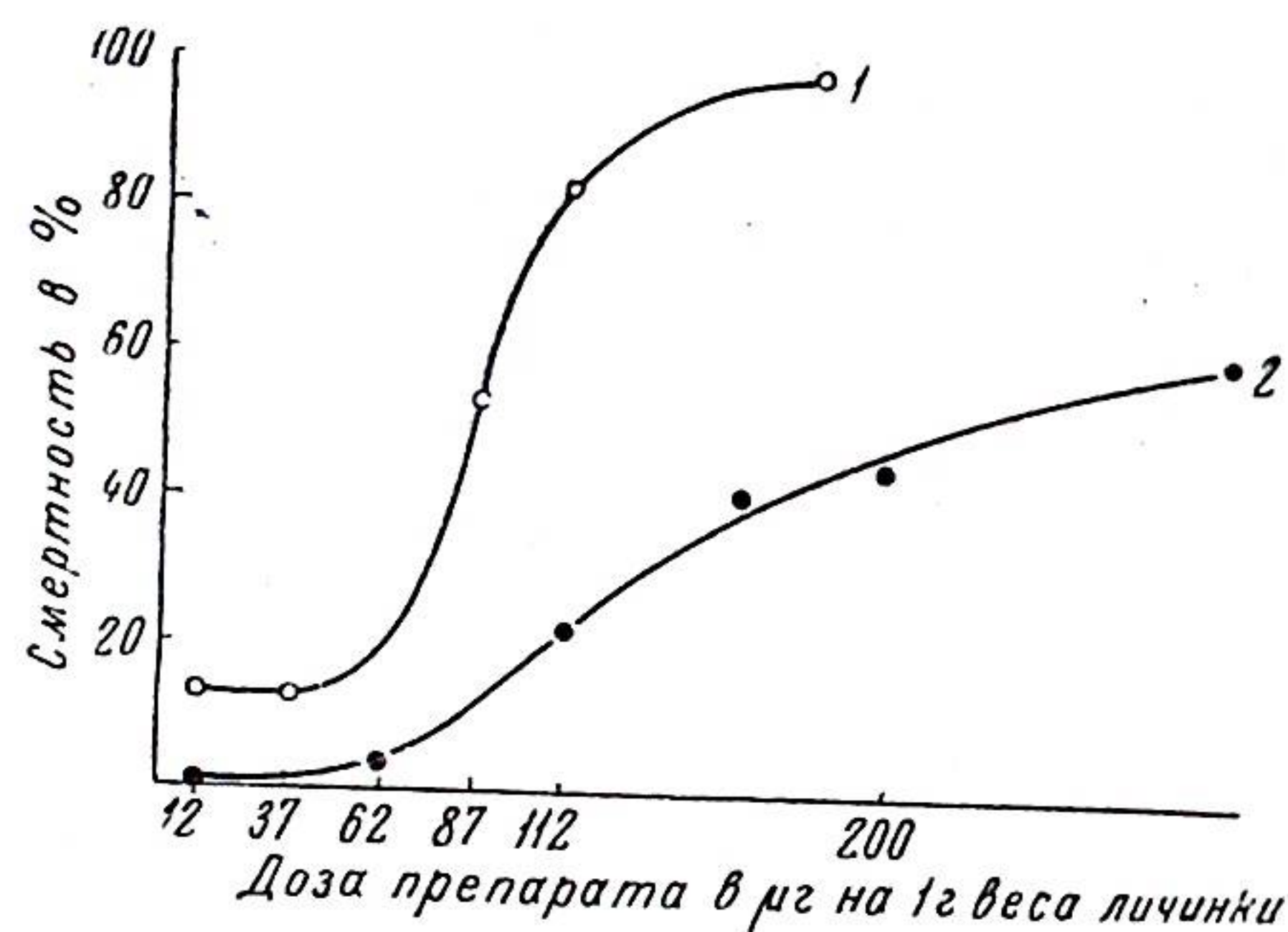
Таблица 2

Химическая и физическая характеристика различных по дисперсности фракций парижской зелени

№ фракций	Время осаждения (в минутах) От — до	Диаметр средней по весу частицы (в μ)				Содержание мышьяка (в %)	
		Повторности			Среднее	общего	воднорастворимого
		1	2	3			
1	10—120	2.3	1.4	3.0	2.2	50.3	—
2	3—120	4.8	4.6	4.7	4.7	49.9	5.09
3	0.7—1.1	9.0	10.0	9.0	9.3	49.3	5.04
4	0.08—0.4	13.8	18.9	15.4	16.1	50.5	3.97

но, образцы различались только по физическим свойствам — по степени их дисперсности, определявшейся микроскопическим путем.

После того как физико-химические характеристики этих образцов зелени были три раза проверены с получением каждый раз одинаковых результатов, мы могли считать, что они вполне отвечают предъявленным требованиям и могут быть подвергнуты токсикологической оценке.



Р и с. 7. Смертность личинок азиатской саранчи от различных по дисперсности фракций парижской зелени (3-й день опыта):
1 — $d = 2.2 \mu$; 2 — $d = 16.1 \mu$

Сравнительная оценка токсичности была проведена на личинках азиатской саранчи 4-го возраста индивидуальным методом с применением закрытой приманки — сандвича. Результаты опытов с четырьмя фракциями парижской зелени, определивших величину минимальных смертельных доз, приведены в табл. 3. Те же результаты для двух наиболее отличающихся по дисперсности фракций парижской зелени представлены на рис. 7 и 8.

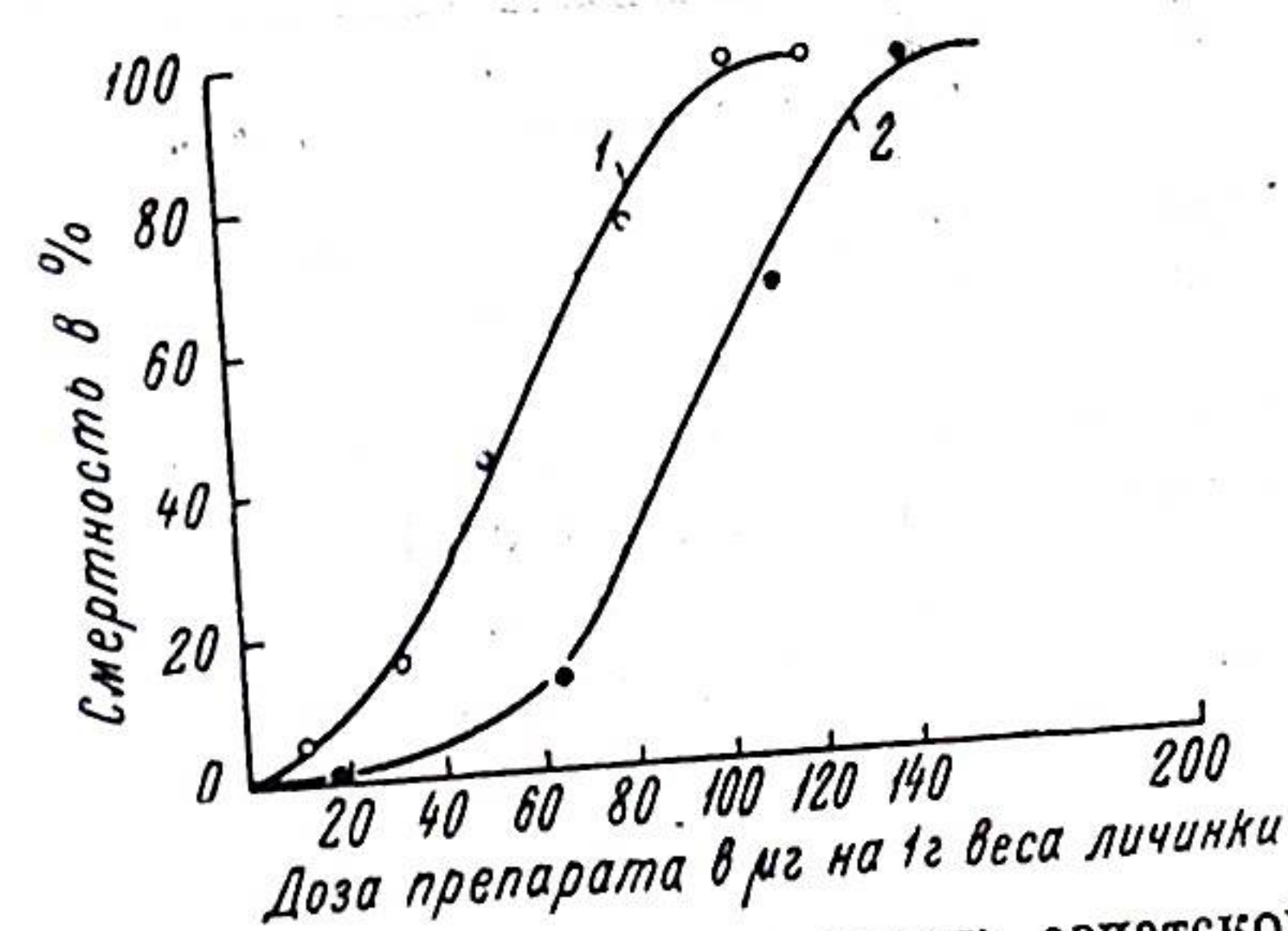
Из данных табл. 3 и рис. 7 и 8 видно, что повышение степени дисперсности парижской зелени сопровождается повышением ее токсичности по отношению к личинкам азиатской саранчи. Сравнивая показатели токсичности по кривым на рис. 7 и 8, можно видеть, что на 3-й день опыта было весьма значительным; дозы, дающие 50% смертности, резко отличались одна от другой. Однако при продолжении опыта эта разница в токсичности уменьшилась, и при окончательном результате повышение ток-

Таблица 3

Минимальные смертельные дозы различных по дисперсности фракций парижской зелени для личинок азиатской саранчи (3-й день опыта)

№ фракций	Диаметр средних по весу частиц (в μ)	Минимальная смертельная доза на 1 г веса тела насекомого (в мг)	Коэффициент токсичности
1	2.2	103	1.36
2	4.7	119	1.27
3	9.2	132	1.15
4	16.1	141	1.00

сичности парижской зелени с диаметром частиц 2μ по сравнению с диаметром 16μ , как видно из табл. 3, выразилось в снижении смертельной дозы, или в повышении коэффициента токсичности на 36%.

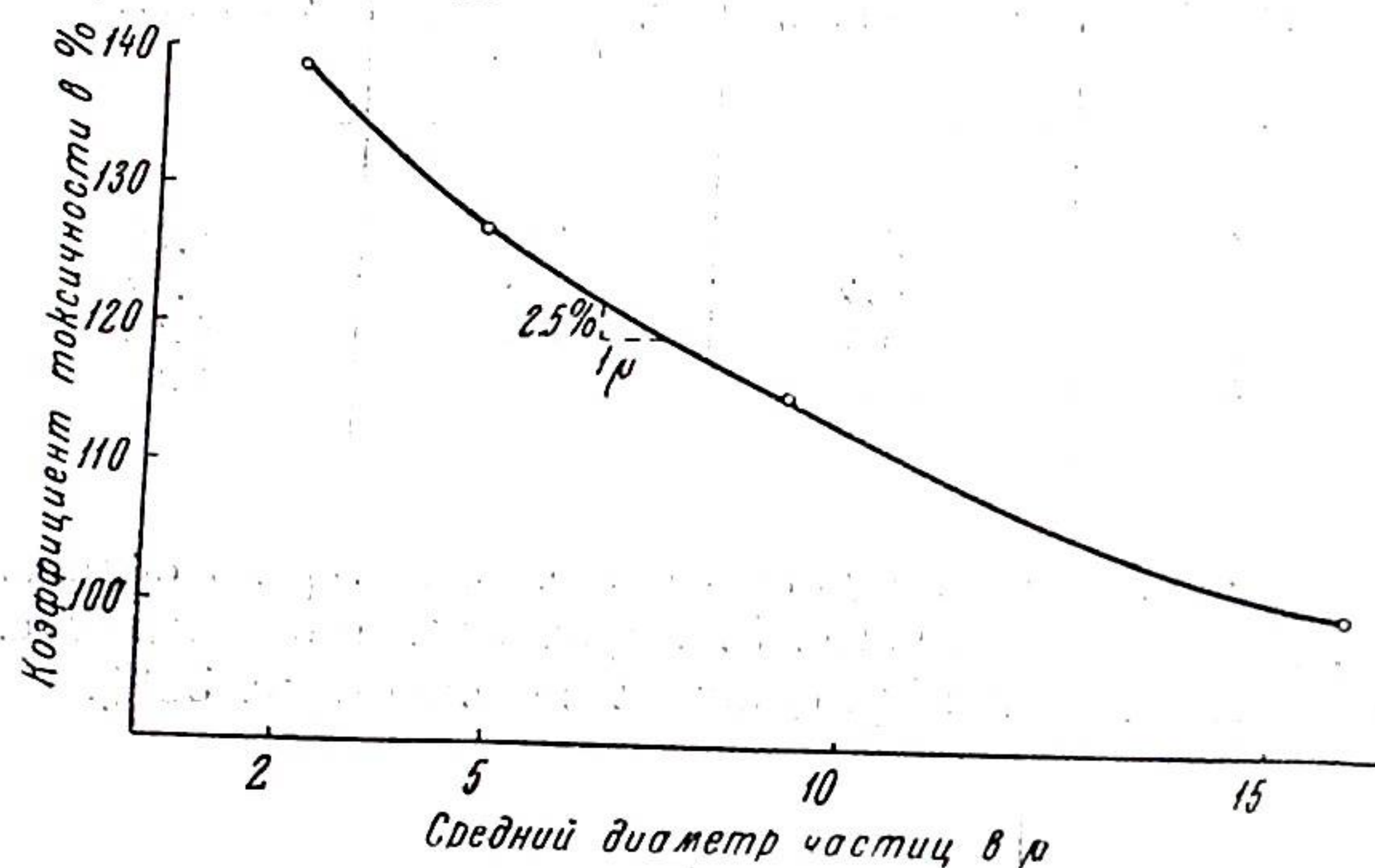


Р и с. 8. Смертность личинок азиатской саранчи от различных по дисперсности фракций парижской зелени (5-й день опыта)
1 — $d = 2 \mu$; 2 — $d = 15 \mu$

Сопоставляя полученные данные оценки токсичности различных образцов парижской зелени, можно видеть, что в пределах колебания величины частиц, характерного для выпускаемых образцов препарата, повышение дисперсности парижской зелени в среднем на 1μ сопровождается повышением ее токсичности, примерно, на 2.5—3% (рис. 9).

Сравнивая кривые токсичности различных по дисперсности фракций парижской зелени на 3 и 5-й дни опыта, можно видеть, что степень дисперсности препарата отражалась и на скорости его токсического эффекта. Так, кривые нарастания токсичности, соответствующие мелкой фракции с диаметром 2μ , были почти одинаковыми на 3 и 5-й дни опыта. Этот факт указывает на то, что токсический эффект мелкого препарата был уже полностью выражен на 3-й день опыта, в то время как для препарата с диаметром 16μ через 3 дня эффект был еще неполным, и только по истечении 5 дней он проявился полностью. Иными словами, скорость токсического действия мелкого препарата была больше, чем крупного.

Опыты с арсенитом кальция также показали увеличение токсичности препарата при увеличении степени его дисперсности. Уменьшение диаметра средних по весу частиц арсенита кальция с 22 до 2 μ сопровождалось повышением его токсичности на 75%. Это резкое повышение токсичности следует, однако, частично отнести за счет того, что химическим анализом различных по дисперсности фракций этого препарата установлена разница в содержании общего и воднорастворимого мышьяка, составляющего 10% в мелкой фракции препарата, что в значительной мере



Р и с. 9. Изменение токсичности парижской зелени в зависимости от степени ее дисперсности (5-й день опыта)

являлось причиной более резкой разницы в токсичности между фракциями арсенита кальция по сравнению с таковыми парижской зелени, которая оказалась химически однородной. Величина минимальных смертельных доз арсенита кальция для личинок азиатской саранчи представлена в табл. 4.

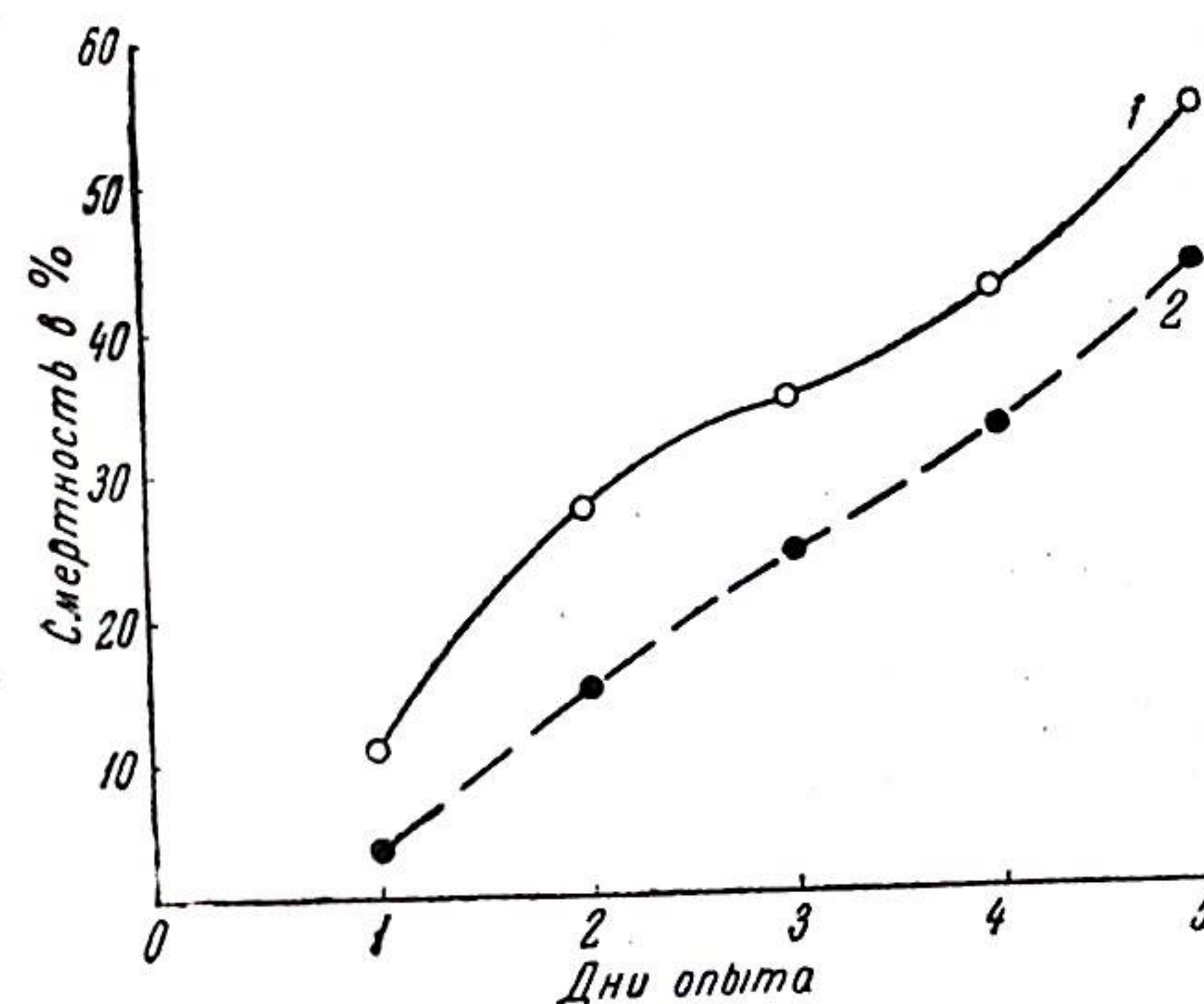
Таблица 4

Минимальные смертельные дозы различных по дисперсности фракций арсенита кальция для личинок азиатской саранчи (5-й день опыта)

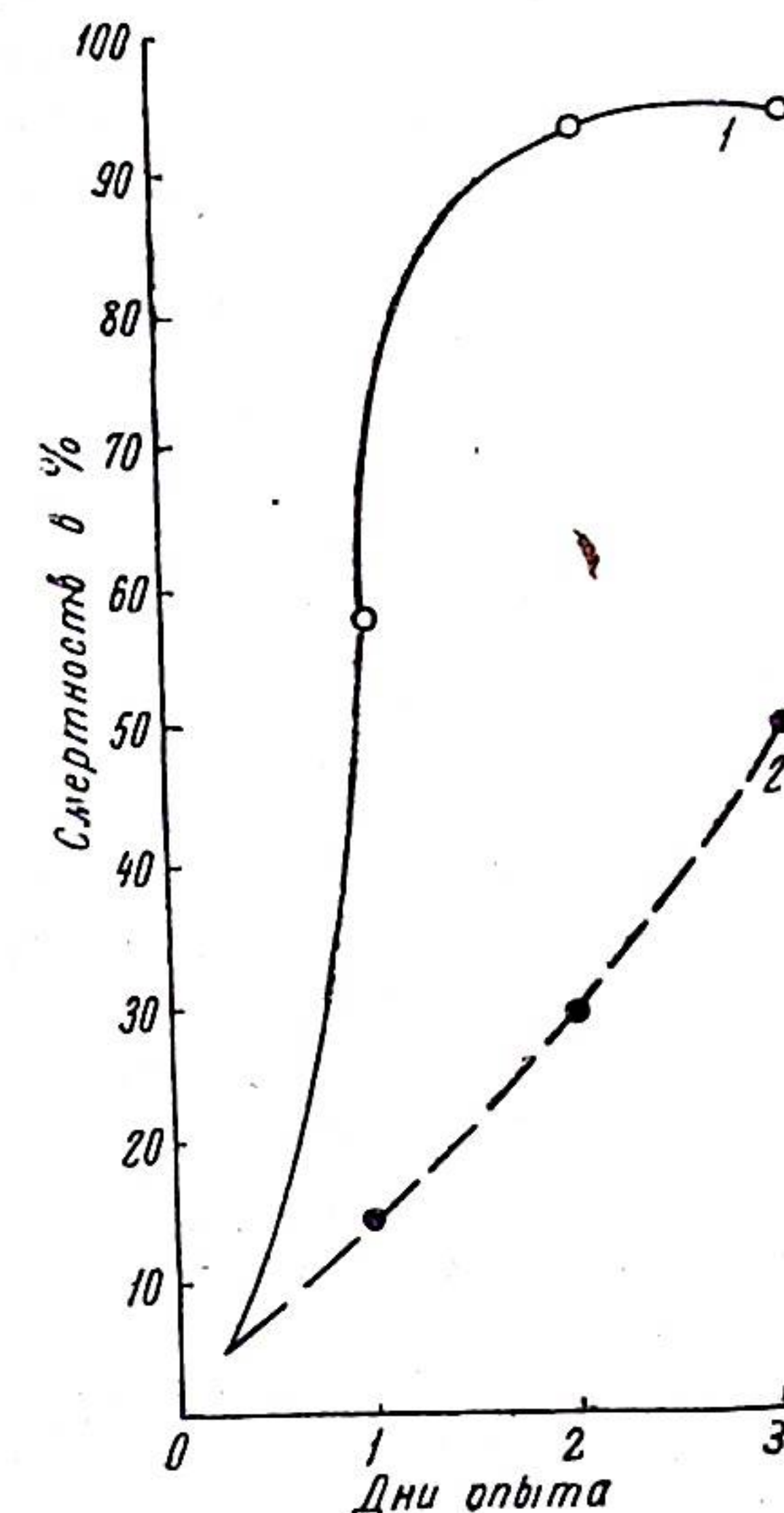
№ фракций	Диаметр средних по весу частиц (в μ)	Смертельная доза на 1 г веса тела насекомого (в мг)	Коэффициент токсичности
1	2.2	92	1.75
2	9.1	105	1.14
3	22.0	162	1.00

Имевшиеся до сих пор литературные данные не давали представления о влиянии дисперсности препарата на его токсичность. В одних работах значение дисперсности недооценивалось ввиду недостаточно четкой методики опытов, в которых степень дисперсности препаратов характеризовалась только данными ситового анализа. Другие авторы высказывали соображения, согласно которым можно было ожидать очень большого увеличения токсичности при увеличении степени дисперсности препарата.

В настоящей работе получена фактическая оценка изменения токсичности парижской зелени и других мышьяксодержащих препаратов при изменении степени их дисперсности. Полученная количественная характеристика токсичности в пределах величин частиц, встречающихся в обычных производственных образцах, позволяет считать, что степень дисперсности препарата имеет существенное значение для его токсичности. Следует также подчеркнуть, что возрастание степени дисперсности частиц сказывается не только на увеличении токсичности этого препарата (примерно на 2.5—3% при уменьшении диаметра частиц на каждый микрон), но и на большей скорости его действия. Кроме того, как будет показано ниже, удерживаемость мелкого препарата на листьях растений значительно выше, чем удерживаемость более крупных частиц.



Р и с. 10. Сравнительная токсичность для черемуховой моли дустов ДДТ различной степени дисперсности:
1 — $d = 18 \mu$; 2 — $d = 25 \mu$



Р и с. 11. Сравнительная токсичность для капустной совки дустов ДДТ различной степени дисперсности:
1 — $d = 18 \mu$; 2 — $d = 25 \mu$

Из работ Морозовой, Стрельцовой и Лебедевой (1939) известно, что в различных образцах парижской и шелковской зелени средний диаметр частиц колеблется у первой в пределах 6—11 μ , а у второй — 5—10 μ . Полученные нами данные для образцов парижской зелени с диаметром частиц 5 и 9 μ показывают, что разница в токсичности этих образцов выражается в 12%. При этом следует учесть повышение скорости действия и лучшую удерживаемость мелкого препарата. Испытание препаратов дает основание считать, что для практических целей наиболее пригодна парижская зелень со средним диаметром частиц около 6 μ . Такие образцы зелени были выпущены Щелковским химическим заводом в 1936 г. на существующей аппаратуре и, следовательно, могут выпускаться в дальнейшем при соответствующем контроле технологов, внимание которых должно быть обращено на тщательность размола препарата, а также и на изыскание оптимальных условий для проведения реакции с целью получения мелкодисперсных образцов парижской и шелковской зелени.

Эффективность дустов ДДТ также в сильной степени зависит от дисперсности препарата. При испытаниях двух образцов ДДТ со средним диаметром частиц 18 и 25 μ более эффективным оказался первый из них. Результаты этих опытов представлены на рис. 10 и 11. Различие в токсичности этих препаратов выразилось для черемуховой моли и капустной совки в 6—27%.

Для другой группы гусениц — боярышницы и капустной белянки различие в токсичности этих препаратов проявилось еще более резко, достигая 23—63% при указанном различии дисперсности образцов в 7 μ . Таким образом, увеличению среднего диаметра частиц препарата на каждый микрон соответствует в среднем около 5% снижения смертности вредителя.

УДЕРЖИВАЕМОСТЬ ПЫЛЕВИДНЫХ ИНСЕКТИЦИДОВ

Для определения удерживаемости пылевидных препаратов применялось несколько методов. Одни авторы определяли устойчивость пыли к механическому сотрясению; другими изучалась устойчивость препарата к искусственному ветру, производимому вентилятором, или к движению воздуха в специальной трубе; третьи определяли устойчивость препарата к дождю и ветру непосредственно в полевых условиях. При этом учет удерживаемости производился определением количества препарата на листе через разные сроки после опыливания и сопоставлением полученных результатов с имевшими место в это время метеорологическими условиями.

В наших опытах изучение сравнительной удерживаемости производилось для парижской зелени по способу опрыскивания, а для пылевидных препаратов мышьяка, ДДТ и гексахлорциклогексана по обычно применяемому нами способу — опыливанию.

Удерживаемость препаратов, применявшихся в виде суспензий, определялась по устойчивости к дождеванию, а для препаратов, применяемых по способу опыливания, — по устойчивости к ветру.

Такое разграничение представляло интерес с практической точки зрения, потому что в случае опрыскивания суспензиями ветер не оказывает существенного влияния на удерживаемость препарата, и основным фактором, способствующим удалению с листа частиц препарата, является дождь.

В случае же применения препаратов по методу опыливания удерживаемость частиц зависит уже в значительной степени от наличия или отсутствия ветра, а дождь обычно требует повторения обработки.

Мышьяксодержающие препараты

Оценка сравнительной удерживаемости на листьях растений пылевидных препаратов производилась при помощи воздушного потока при вращении опыленных листьев в центрифуге. Этот метод был предложен Гаром и применялся в работах энтомологической лаборатории НИУИФ еще в 1936 г.; он давал устойчивые воспроизводящиеся результаты и опубликован в работе Гара и Добросмылова (1939). Этот метод был применен без существенных изменений.

Удерживаемость пылевидных препаратов определялась на листьях бузины (*Sambucus racemosa*), из которых вырезались пластинки размером 2.5 × 5 см. Эти пластинки опыливались в аппарате Степанова навеской препарата в 200 мг.

В каждой партии часть одновременно опыляемых листовых пластинок не подвергалась испытанию и служила для определения количества осевшего препарата. Другая же часть пластинок подвергалась в центрифуге определенной скорости вращения и анализировалась на количество оставшегося на них препарата.

Скорость вращения центрифуги составляла 590, 1100, 1500 и 1820 об/мин. Применявшийся счетчик оборотов проверялся по тахометру.

Количество препарата, оставшегося после центрифугирования, выраженное в процентах по отношению к первоначальному его количеству,

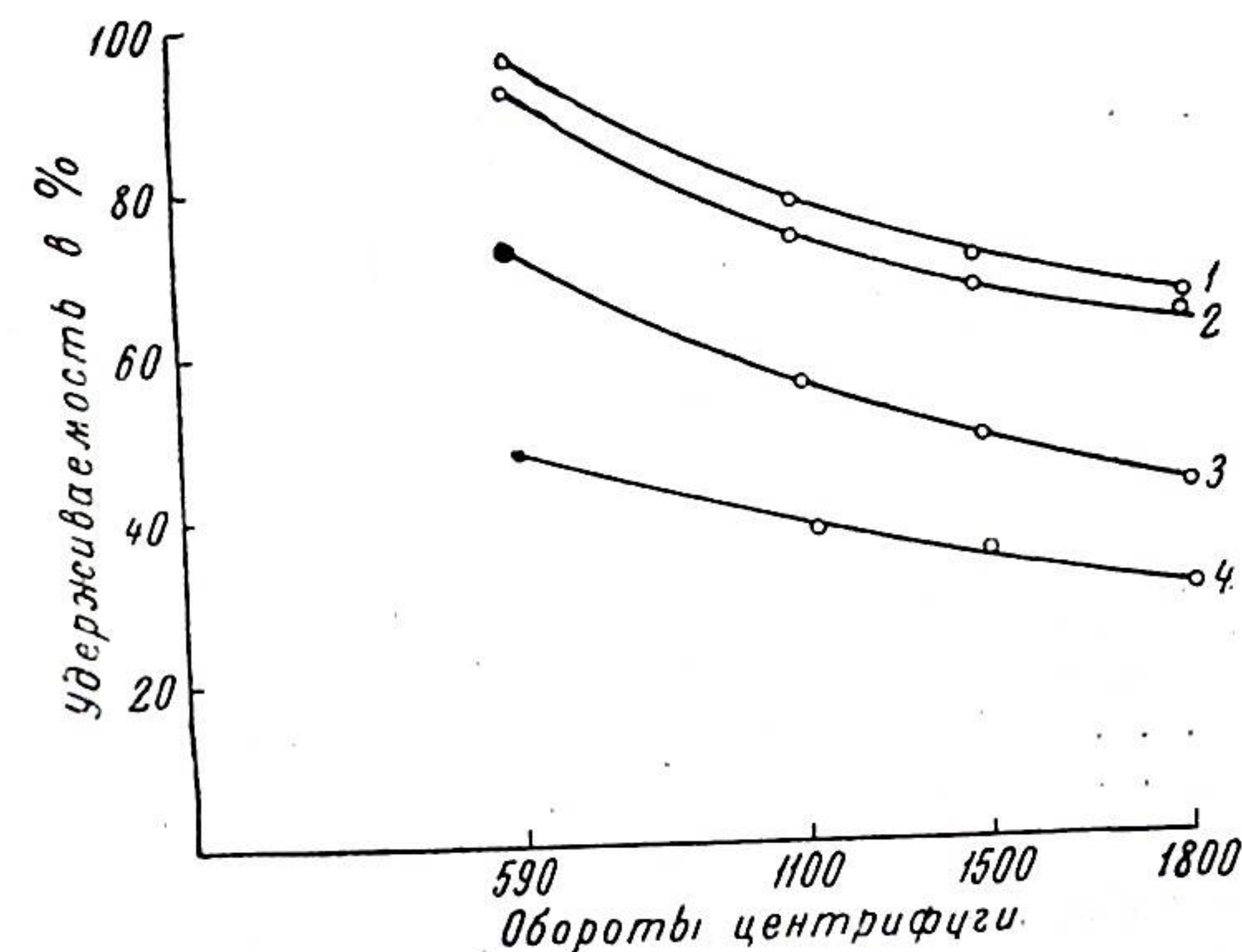


Рис. 12. Изменение удерживаемости пылевидного арсенита кальция в зависимости от степени дисперсности: 1 — $d = 2 \mu$; 2 — $d = 4 \mu$; 3 — $d = 9 \mu$; 4 — $d = 22 \mu$.

служило показателем удерживаемости. Для каждого препарата удерживаемость определялась при нескольких скоростях вращения центрифуги. Каждый опыт повторялся не менее 10 раз. Полученные таким образом данные позволили составить таблицы и построить кривые.

На рис. 12 показано, что удерживаемость пылевидного препарата сильно зависит от величины его частиц, т. е. от степени его дисперсности. Так, уменьшение среднего диаметра частиц препарата на 20 μ приводит к увеличению удерживаемости более мелкодисперсного препарата ($d = 2 \mu$) по сравнению с крупным ($d = 22 \mu$) на 48%. Разница в величине среднего диаметра частиц на 4 μ , часто наблюдавшаяся нами в различных промышленных образцах препарата, влечет за собой разницу в его удерживаемости примерно на 20%.

Таким образом, с увеличением степени дисперсности препарата на каждый микрон удерживаемость этого препарата на листьях при опыливании растений увеличивается примерно на 5%.

Дусты ДДТ и гексахлорциклогексана

Удерживаемость пылевидных препаратов ДДТ и гексахлорциклогексана определялась той же методикой, которая применялась к мышьяксодержавшим препаратам. Различие заключалось лишь в том, что в первом случае количество препарата контролировалось помощью химического

анализа, а во втором — весовым путем. Скорость вращения центрифуги в этих опытах составляла 1000, 2000 и 2500 об/мин.

Испытание удерживаемости препаратов ДДТ и гексахлорциклогексана проводилось на листьях аспидистры (*Aspidistra elatior*). Некоторые дополнительные опыты проводились также на стекле. Следует отметить, что поведение того или иного препарата на листе в общем мало отличается от его поведения на стекле, хотя абсолютная величина удерживаемости препарата на листе выше, чем на стекле. Результаты опытов по сравнительной удерживаемости различных препаратов на листьях аспидистры приведены в табл. 5.

Таблица 5
Сравнительная удерживаемость препаратов ДДТ и гексахлорциклогексана (на листе аспидистры)

Препарат	Средний диаметр частиц (в μ)	Удерживаемость (в %) при оборотах центрифуги (в минуту)			
		1000	2000	2500	3000
ДДТ (5%):					
«Эталон	18.1	43.3 ± 1.8	32.8 ± 2.7	—	9.5 ± 0.5
«ВНИХФИ	25.3	21.4 ± 0.4	17.9 ± 1.0	17.9 ± 0.9	
Гексахлорциклогексан (7%, НИУИФ)	17.4	33.3 ± 3.1	24.9 ± 6.4	9.4 ± 0.7	—
Парижская зелень	9.5	27.6 ± 0.5	14.3 ± 0.2	12.5 ± 0.6	—

Рассматривая табл. 5 и рис. 13 и 14, можно отметить прежде всего, что для дустов ДДТ, так же как и для пылевидных препаратов мышьяка,

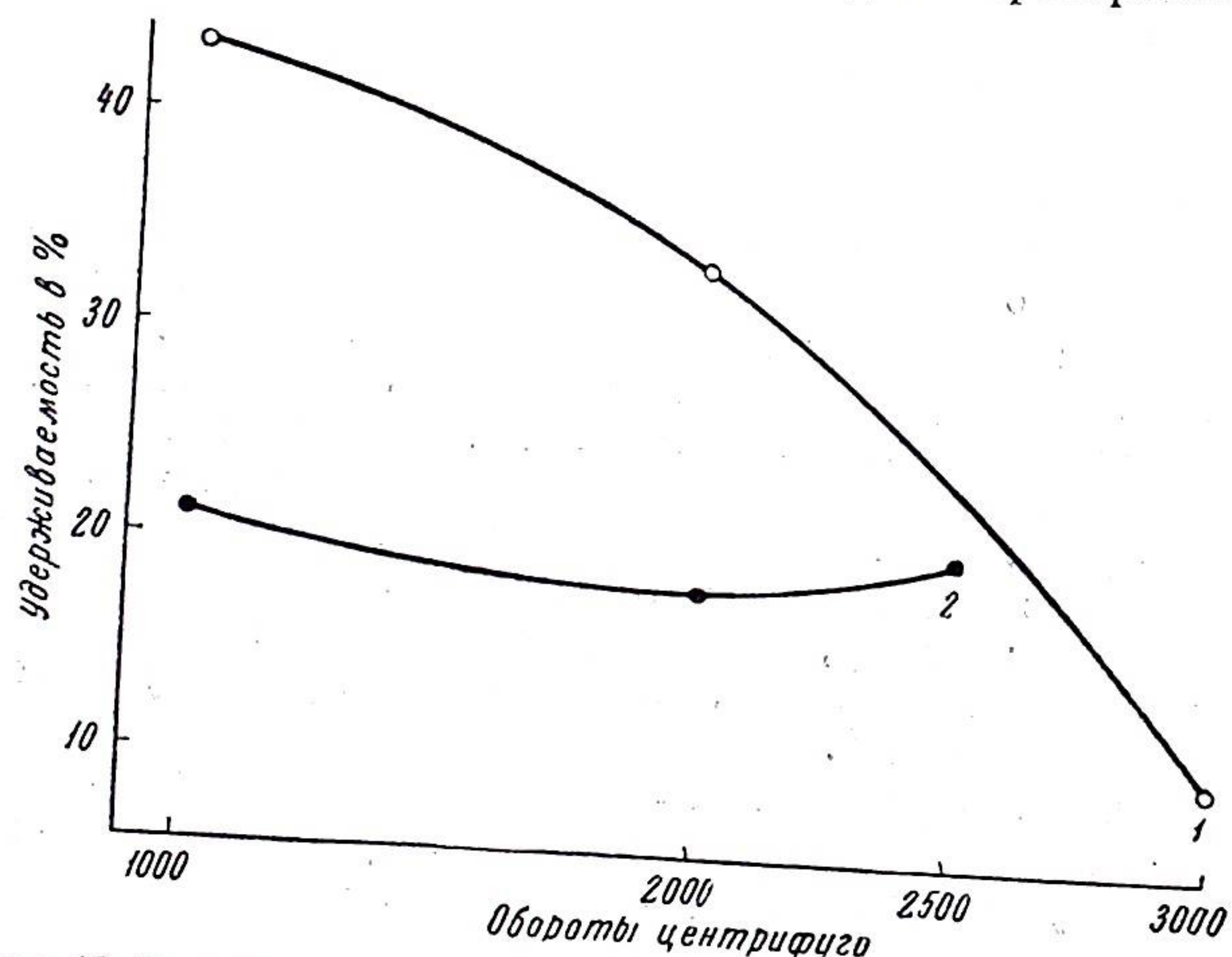


Рис. 13. Сравнительная удерживаемость дустов ДДТ различной степени дисперсности:
1 — $d = 18 \mu$; 2 — $d = 25 \mu$

размер частиц препарата оказывает существенное влияние на его удерживаемость. Так, дуст ДДТ с средним диаметром частиц 18μ удерживался в $1\frac{1}{2}$ —2 раза лучше, чем дуст ДДТ с диаметром частиц 25μ .

Сравнение удерживаемости дустов мышьяка и ДДТ показывает, что препараты ДДТ удерживаются несколько лучше, чем препараты мышьяка. Так, образец наиболее мелкой парижской зелени с диаметром 9.5μ удерживался хуже, чем образец ДДТ с диаметром 18μ , и только очень крупный образец ДДТ ($d = 25 \mu$) оказался по удерживаемости несколько ниже парижской зелени.

Образцы гексахлорциклогексана, приготовленные в НИУИФ в 1946 и 1947 гг., по степени дисперсности близки к хорошему образцу дуст ДДТ и даже превосходят его. Средний диаметр частиц гексахлорцикло-

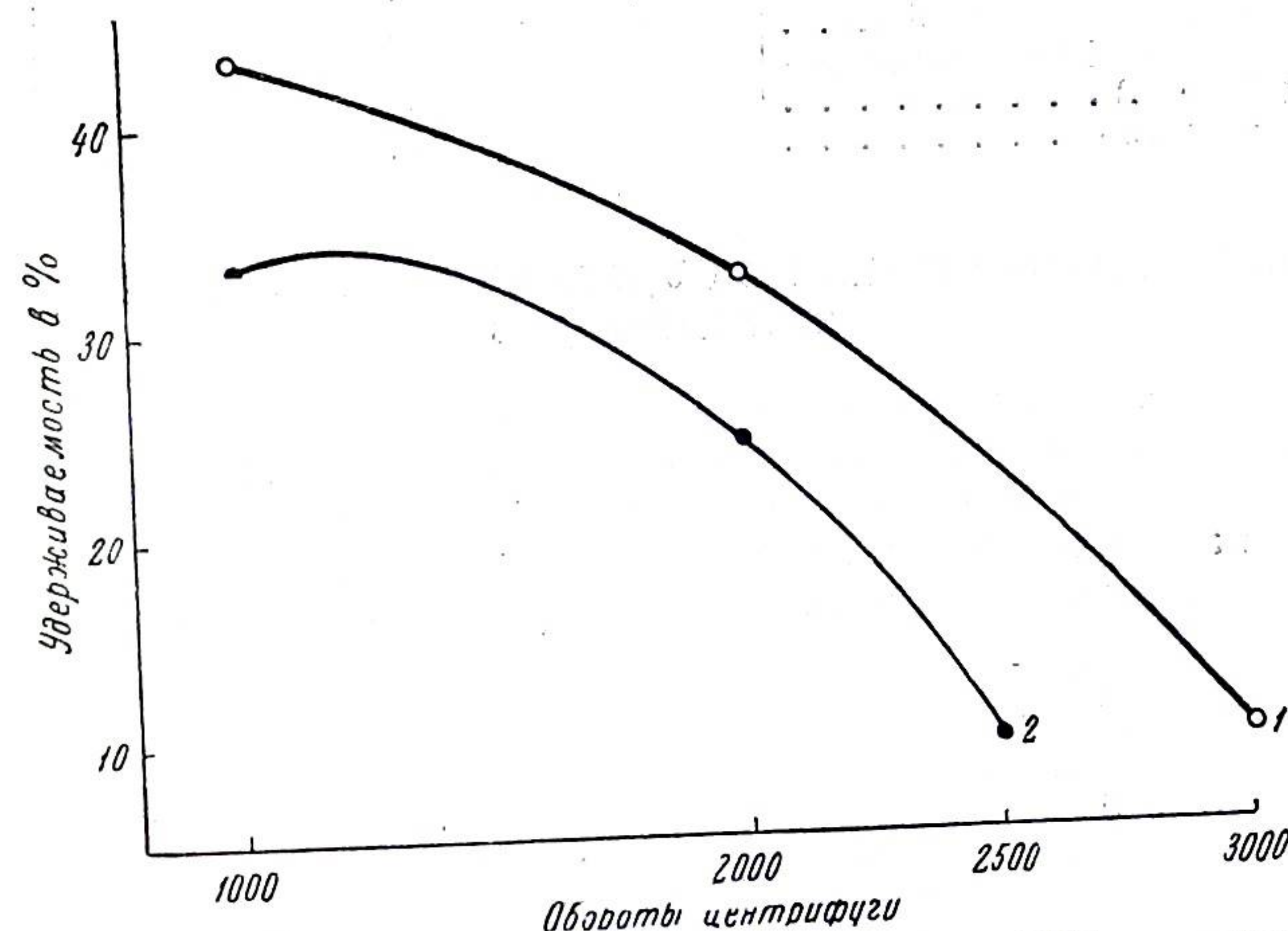


Рис. 14. Сравнительная удерживаемость дуста ДДТ и гексахлорциклогексана на листьях аспидистры:
1 — ДДТ ($d = 18 \mu$); 2 — гексахлорциклогексан ($d = 17 \mu$)

гексана равен 17 и даже 13μ (см. табл. 1), в то время как средний диаметр частиц образца мелкого ДДТ равен 18μ . Однако удерживаемость образцов гексахлорциклогексана оказалась ниже удерживаемости ДДТ на 30%, а в некоторых случаях и на 50% (см. рис. 14).

Анализ удержавшихся частиц

Величина частиц, удерживающихся на поверхности листьев и стекол после ветрования, проверялась микроскопическим анализом. Полученные результаты приведены в табл. 6.

Данные табл. 6 указывают на уменьшение среднего диаметра частиц препарата, остающегося на стекле, по мере увеличения скорости центрифугирования, что соответствует увеличению силы ветра в естественных условиях. При ветровании в первую очередь теряются крупные частицы, чем и объясняется уменьшение среднего диаметра частиц, остающихся на поверхности растения, по сравнению с первоначальным. Следует отметить, что у препаратов ДДТ удерживаются частицы большего диаметра, чем у инсектицидов, содержащих мышьяк.

Таблица 6

Размер частиц препаратов, удержавшихся после ветрования

Препарат	Средний диаметр частиц (в μ) при оборотах центрифуги (в минуту)			
	0	1000	2000	2500
ДДТ (5%):				
» Эталон	18.1	11.1	11.4	10.4
» ВНИХФИ (образец 1915 г.) . .	25.3	16.5	15.3	—
» Ленинградский (пробный образец 1916 г.)	67.0	60.4	23.7	23.3
Парижская зелень	9.5	6.6	4.8	3.8

ВЛИЯНИЕ НАПОЛНИТЕЛЯ НА УДЕРЖИВАЕМОСТЬ ПЫЛЕВИДНЫХ ИНСЕКТИЦИДОВ

С целью экономии и повышения удерживаемости препаратов их применяют в комбинации с наполнителями. В качестве последних подбираются вещества, свойства которых в сочетании со свойствами самого инсектицида положительно влияют на его удерживаемость. Количество наполнителя в некоторых препаратах мышьяка (меритоль, шелковская зелень)

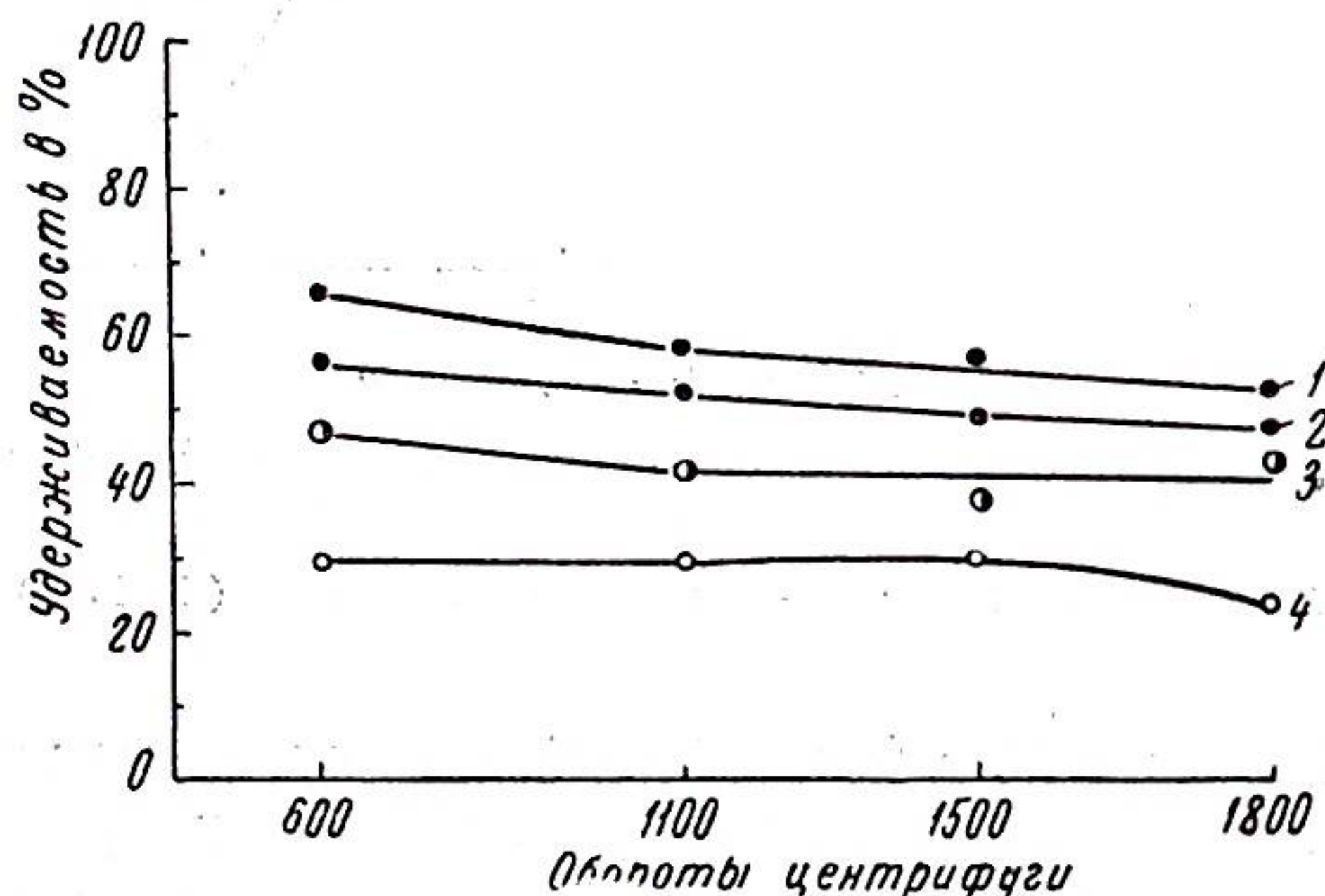


Рис. 15. Удерживаемость меритоля с различными наполнителями на листьях горензии при центрифугировании:

1 — меритоль заводской; 2 — лабораторный на каолине; 3 — на извести; 4 — на тальке

составляет 70—80%, а в препаратах ДДТ и гексахлорциклогексана — 93—95%. Естественно, что способность наполнителя влиять на удерживаемость препаратов очень велика и изучению свойств наполнителя должно уделяться большое внимание.

Относительно мышьяксодержащих инсектицидов было обнаружено, что разбавленные тальком и известью образцы арсенита кальция удерживаются значительно хуже, чем те же препараты без наполнителей.

В другом случае удерживаемость меритоля, приготовленного с различными наполнителями (рис. 15), показала сильную зависимость от свойств наполнителя. Так, меритоль на каолине удерживается в 1.8 раза лучше, а меритоль на извести в 1.5 раза лучше, чем образец меритоля на тальке.

По расположению кривых на рис. 15 видно, что меритоль с тальком удерживался хуже всех образцов с другими наполнителями. Применение талька в качестве наполнителя для арсенита кальция также снизило удерживаемость этого препарата. Таким образом, в качестве наполнителя для меритоля и арсенита кальция тальк непригоден. Для повышения удерживаемости этой группы препаратов лучшим из трех исследованных наполнителей оказался каолин, который и следовало бы применять для приготовления дустов мышьяка.

Следует, однако, подчеркнуть, что не для всех препаратов могут быть хороши одни и те же наполнители. Так, применение каолина в качестве

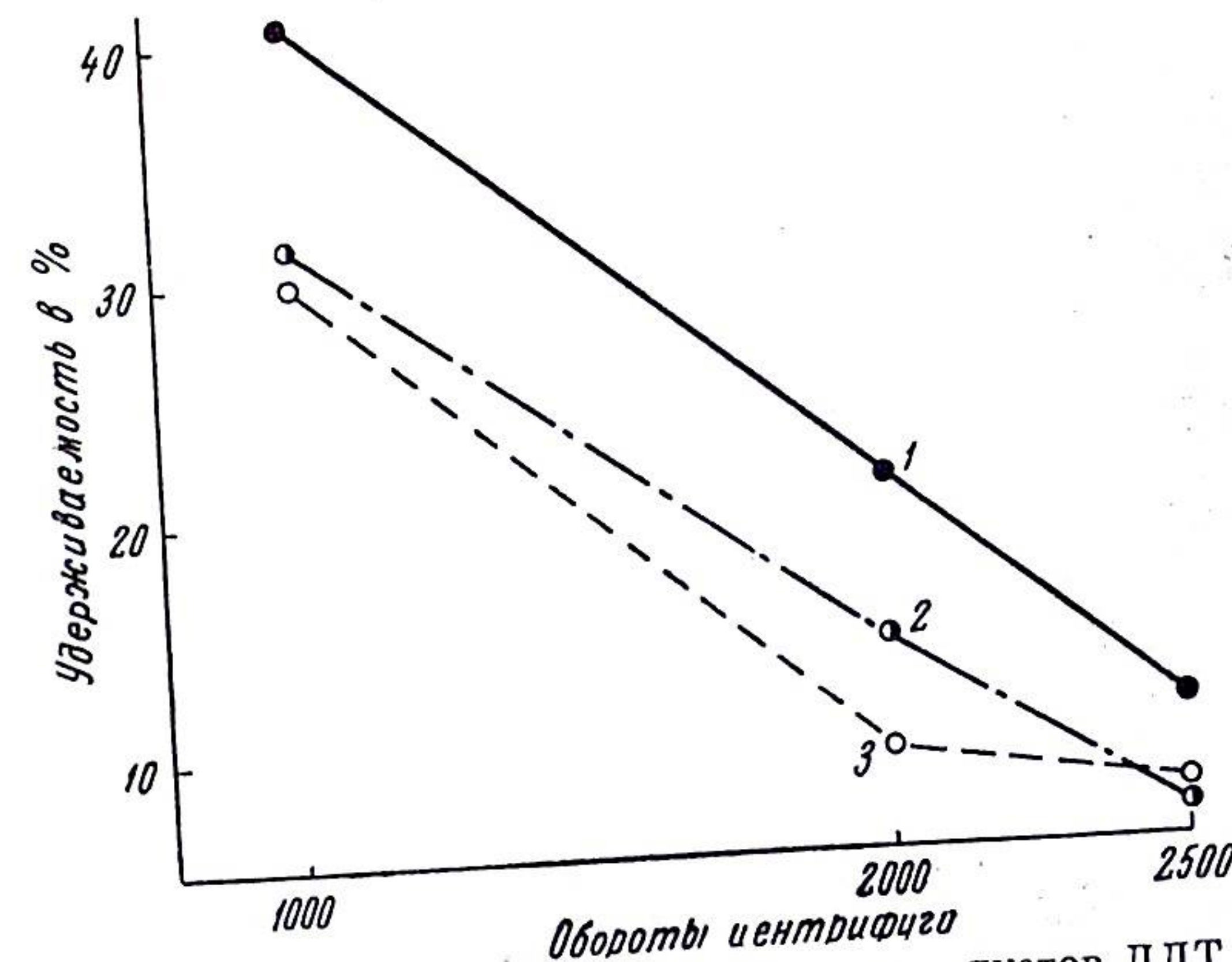


Рис. 16. Сравнительная удерживаемость дустов ДДТ с различными наполнителями:

1 — ДДТ на тальке; 2 — на каолине; 3 — на извести

наполнителя для ДДТ не приводит к хорошим результатам, потому что этот препарат, обладающий маслянистостью, дает в комбинации с каолином дуст, который плохо и неравномерно распыляется. Наоборот, тальк, взятый в качестве наполнителя для ДДТ, благодаря своей сыпучести дает хороший дуст, который легко распыляется и вследствие этого, по видимому, лучше удерживается на листьях растений. Результаты испытания этого наполнителя иллюстрируются табл. 7 и рис. 16. Таким образом, для ДДТ лучшим из указанных наполнителей следует считать тальк.

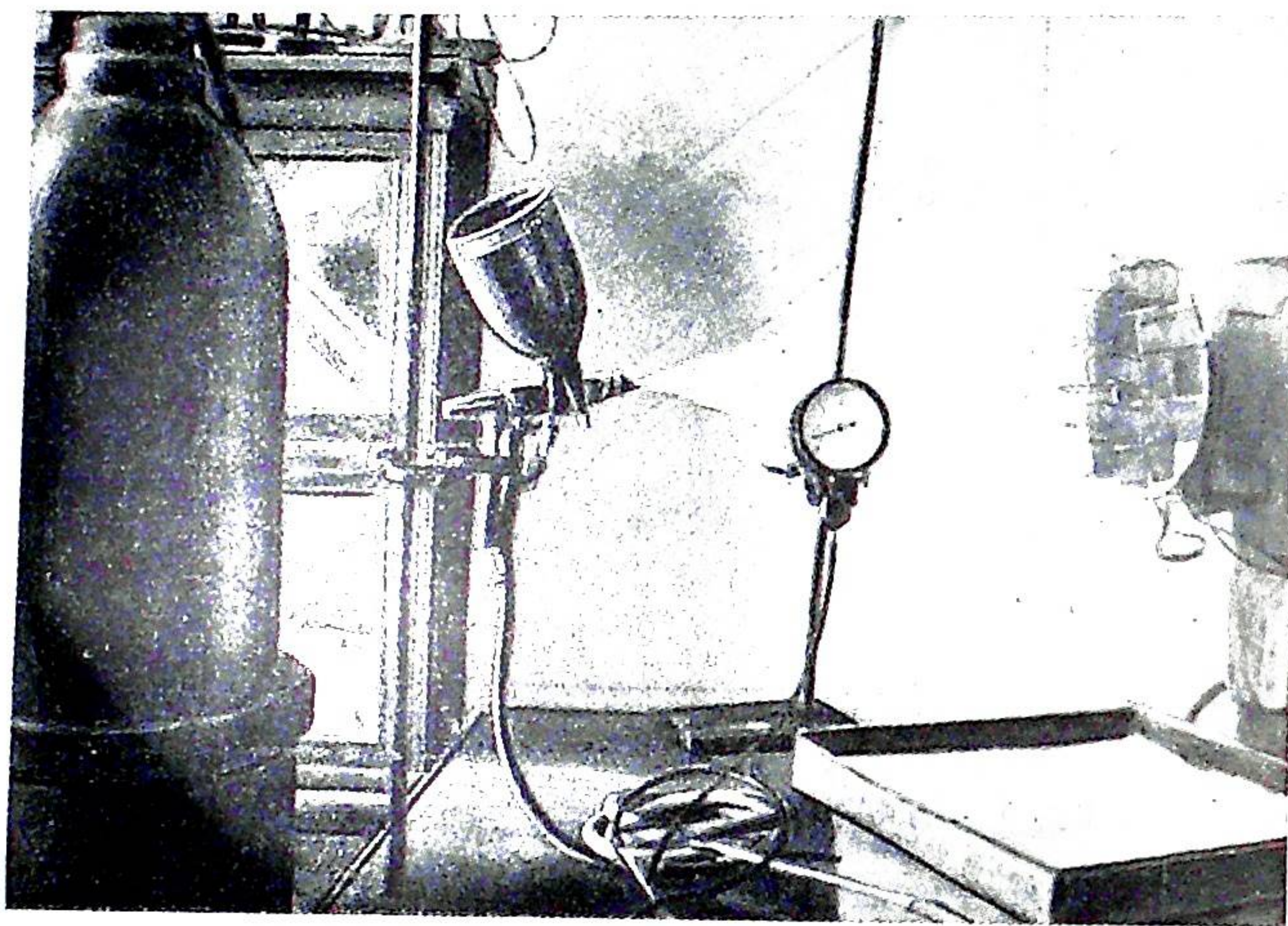
Таблица 7

Сравнительная удерживаемость дустов ДДТ с различными наполнителями (тальк, известь и каолин)

Препараты и наполнители	Удерживаемость (в %) при оборотах центрифуги (в минуту)		
	1000	2000	2500
ДДТ на тальке	41.0	23.9	12.4
ДДТ на извести	27.5	15.6	8.1
ДДТ на каолине	30.7	10.2	10.7

УДЕРЖИВАЕМОСТЬ СУСПЕНЗИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТЕПЕНИ ДИСПЕРСНОСТИ ПРЕПАРАТОВ И ИХ НАПОЛНИТЕЛЕЙ

Определение удерживаемости суспензий производилось в условиях лабораторного опрыскивания листьев и искусственного их дождевания. С этой целью вырезались прямоугольные пластинки листьев липы площадью 20 см^2 , которые опрыскивались суспензиями зеленей при помощи лабораторного опрыскивателя, сконструированного Гаром (1941). После высыхания капель часть пластинок подвергалась анализу для учета мышьяка (по Джиори) и служила контролем; остальные опрыснутые и подсыхшие пластинки подвергались дождеванию, а затем с них также смы-



Р и с. 17. Дождевание

вался препарат для определения количества мышьяка, оставшегося после дождевания. Сравнение количества препарата до дождевания с количеством его после дождевания давало характеристику степени его удерживаемости.

Дождевание производилось при помощи специальной установки, смонтированной автором. В качестве дождевателя применен опрыскиватель. Опрыснутые пластинки листьев прикреплялись к диску подвижного столика, поставленного вертикально на расстоянии 65 см от наконечника дождевателя (рис. 17).

Дождевание производилось при постоянном давлении в 0.1 атмосферы и при расходе воды на каждую пробу по 80 см^3 . Равный расход жидкости при одном и том же давлении давал и одинаковое время дождевания. Опыты повторялись не менее 10 раз для каждого варианта (препарата и концентрации).

Показателем удерживаемости служило количество препарата, найденного на листьях после дождевания.

Результаты опытов по сравнительному изучению удерживаемости шелковской и парижской зеленей показали, что парижская зелень удерживается значительно хуже шелковской. Предполагалось вначале, что

лучшая удерживаемость шелковской зелени объясняется большей дисперсностью этого препарата. Однако взятые нами образцы зеленей имели приблизительно одинаковую дисперсность ($10-11 \mu$), поэтому такое объяснение в нашем случае не убедительно. Мы предположили, что причиной большей удерживаемости шелковской зелени является содержащийся в ней в качестве примеси гипс.

Для проверки нашего предположения мы поставили опыты, в которых к парижской зелени добавлялся дегидрат сернокислого кальция в количестве, соответствующем его содержанию в шелковской зелени (около 30%). В результате удерживаемость парижской зелени существенно повысилась. Таким образом, экспериментально было установлено, что лучшая удерживаемость шелковской зелени обусловлена примесью в ней гипса, присутствие которого повышало ее удерживаемость на 25% по сравнению с парижской зеленью.

Этот факт в значительной степени объясняет равную эффективность шелковской зелени с парижской, несмотря на меньшее количество в первой мышьяка.

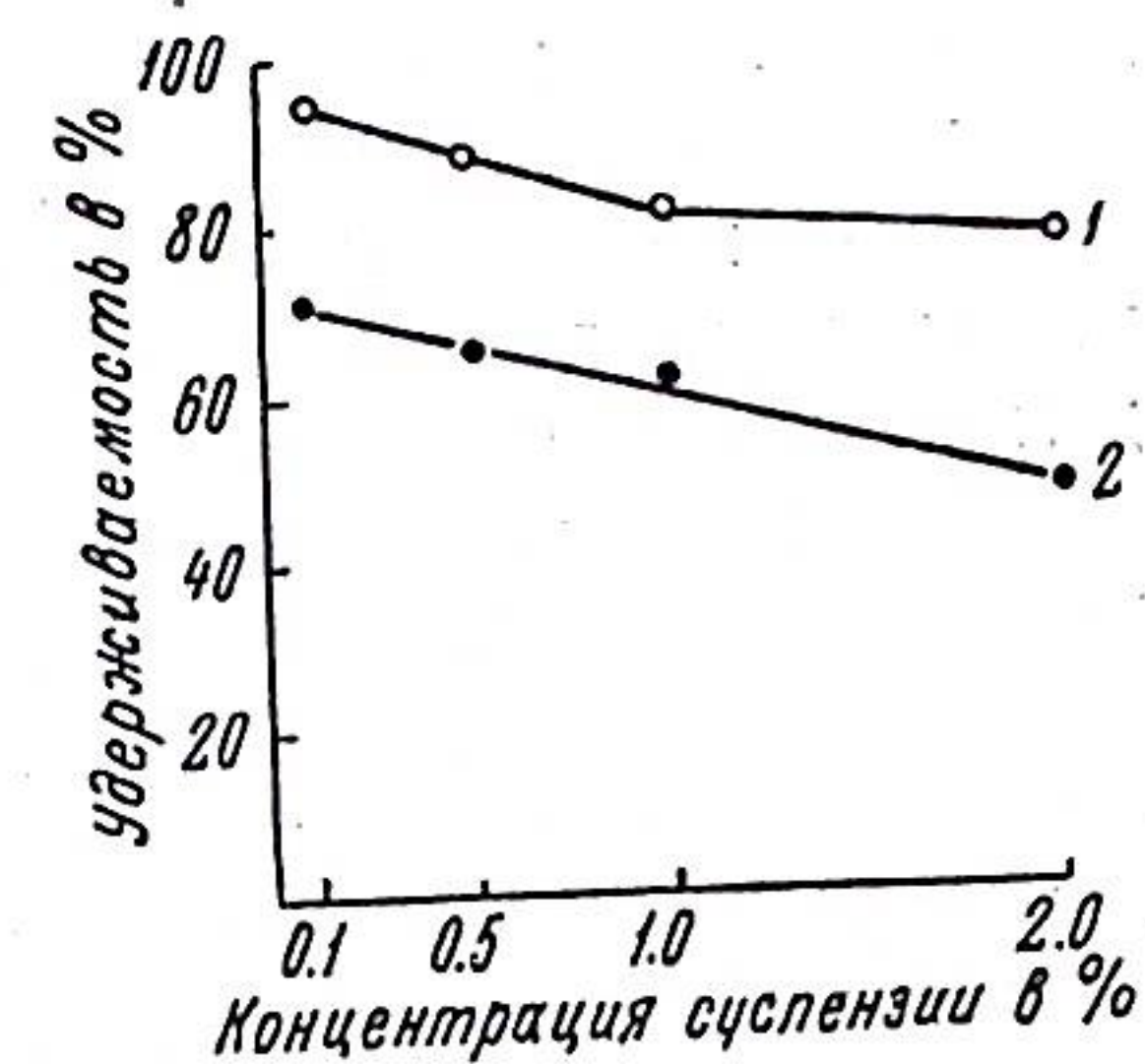
Для проверки влияния различной степени дисперсности зелени на ее удерживаемость определялась сравнительная удерживаемость различных по дисперсности фракций этого препарата. Полученные результаты для парижской зелени с диаметром частиц 2 и 16μ изображены на рис. 18.

Из приведенных данных видно, что повышение степени дисперсности парижской зелени влияет на ее удерживаемость. Так, суспензия парижской зелени с диаметром частиц 2μ лучше противостояла дождю, чем суспензия того же препарата со средним диаметром 16μ . Но это различие оказывало, однако, не столь существенное влияние на удерживаемость суспензий. Разница в размерах частиц зелени, составлявшая 12μ , соответствовала разнице в удерживаемости этих препаратов, составлявшей в среднем 24% в пользу мелкой фракции. Из этого следует, что обычно наблюдаемая разница в дисперсности зеленей в $4-5 \mu$ изменяет их удерживаемость примерно на 6-7%.

ВЫВОДЫ

1. Для контроля над величиной частиц выпускаемых пылевидных препаратов мышьяка, ДДТ и гексахлорциклогексана требуется микроскопический анализ частиц, так как ситовый анализ не дает удовлетворительной характеристики среднего размера частиц этих инсектицидов. Борьба за улучшение качества инсектицидов должна вестись в направлении уменьшения среднего диаметра частиц для мышьяксо- и гексахлорциклогексансодержащих препаратов с 25 до 6μ , а для препаратов ДДТ и гексахлорциклогексана — с 40 до 12μ .

2. Непосредственное влияние степени дисперсности пылевидных инсектицидов на их токсичность выражается в снижении последней для парижской зелени на 2.5-3%, а для дустов ДДТ в среднем на 5% при увеличении на каждый микрон среднего диаметра частиц этих препаратов.



Р и с. 18. Изменение удерживаемости суспензий парижской зелени при дождевании в зависимости от степени дисперсности препарата:

1 — $d = 2 \mu$; 2 — $d = 16 \mu$

3. Косвенное влияние степени дисперсности препарата на его эффективность выражается в низкой способности крупных препаратов удерживаться на листьях растений. Для мышьяксодержащих препаратов лучшая удерживаемость отмечается у частиц с диаметром 3—6 μ , а при увеличении среднего диаметра частиц на каждый микрон удерживаемость снижается, примерно, на 5%. Частицы свыше 20 μ на листьях удерживаются плохо.

Дусты ДДТ удерживаются несколько лучше, чем мышьяксодержащие препараты. При равной степени дисперсности и в одинаковых условиях у дустов ДДТ обнаружена несколько бóльшая удерживаемость крупных частиц. Лучшими по удерживаемости оказались препараты со средним диаметром 18 μ . Увеличение размера частиц на каждый микрон (по среднему диаметру) снижает удерживаемость препаратов на 2—3%. Максимальные по величине частицы способны лишь в слабой степени удерживаться на листьях растений. Диаметры таких частиц колеблются в пределах до 40 μ .

4. Учитывая влияние степени дисперсности препаратов на их токсичность, а также на их удерживаемость на листьях растений, установленное нами микроскопическим исследованием образцов, изготавливаемых инсектицидной промышленностью, мы считаем, что изготавливаемые для наземных обработок препараты должны удовлетворять следующим требованиям: средний диаметр частиц должен приближаться для парижской зелени — к 6 μ , для арсенита кальция — 10 μ , для меритоля — 12 μ , дуста ДДТ — 15—18 μ , гексахлорциклогексана — 13—17 μ .

5. Результаты исследования этих препаратов в комбинации с различными наполнителями показывают, что для мышьяксодержащих инсектицидов лучшим наполнителем является каолин, для ДДТ — тальк со средним диаметром частиц около 12 μ .

ЛИТЕРАТУРА

- Гар К. А. Лабораторный опрыскиватель для токсикологических работ с растворами и суспензиями инсектофунгицидов. — Журн. хим. пром., 1941, т. XVIII, № 12.
- Гар К. А. и Добросмыслов Д. И. Токсичность и эффективность арсенита магния. — Инсектофунгициды, 1939, т. II.
- Ковалев Н. Применение химического метода в сельском хозяйстве. — Химия и социалистическое хозяйство, 1931, № 3.
- Морозова М. А., Стрельцова А. И. и Лебедева Н. И. Некоторые физические свойства парижской, шелковской и московской зелени. — Инсектофунгициды, 1939, т. II.
- Попов П. В. Улучшение качества швейпфуртской зелени. — Журн. хим. пром., 1937, т. XIV, № 23.
- Шипицина Н. К. Максимальный и минимальный размер частиц, улавливаемых личинками *Anopheles maculipennis* Mg. — Медицинская паразитология и паразитические болезни, 1935, т. IV, вып. 5.
- Шипицина Н. К. О действии пылевидных инсектицидов на личинку *Anopheles* в зависимости от степени дисперсности ядов и концентрации примеси. — Медицинская паразитология и паразитические болезни, 1938, т. VII, вып. 3.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
П. А. Баранов. Приспособительная эволюция виноградной лозы	5
А. В. Благовещенский. Вопросы акклиматизации и сравнительная биохимия растений	27
М. В. Культиасов. Эфемерная растительность как зональный тип пустынной зоны	47
М. А. Евтюхова. Флора и растительность территории Главного ботанического сада Академии Наук СССР	63
Ф. С. Леонтьев. К происхождению Казацкой дубравы	87
В. М. Кузнецов. Флора степей Селенгинского района	99
М. А. Розанова. Типы соцветий у некоторых представителей подсемейства Rosoideae семейства Rosaceae и изменчивость формы прицветников	107
Н. И. Дубровицкая. Изменение коррелятивных отношений в развитии яблони после первой обрезки	121
Н. И. Дубровицкая и Е. А. Баранова. Листовые черенки и их регенеративная способность в зависимости от возрастного состояния	131
Е. А. Баранова. Анатомические особенности видов тау-сагыза	149
М. И. Ильинская. ДДТ как средство борьбы с запятовидной щитовкой	163
С. П. Берденникова. Значение дисперсности пылевидных инсектицидов	181

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Академии Наук СССР.*

*

Редактор издательства *Е. И. Авдусина*
Технический редактор *Г. Н. Шевченко*
Корректор *Б. Ф. Третьяченко*

*

РИСО АН СССР № 3343 А-С9187. Издат. № 1821
Тип. заказ № 2372 Подп. к печ. 24/IX 1949 г.
Формат бум. 70×108¹/₁₆. Печ. л. 12,5
Уч.-издат. л. 16. Тираж 2000 Цена 13 руб.
2-я тип. Издательства Академии Наук СССР
Москва, Шубинский пер., д. 10.