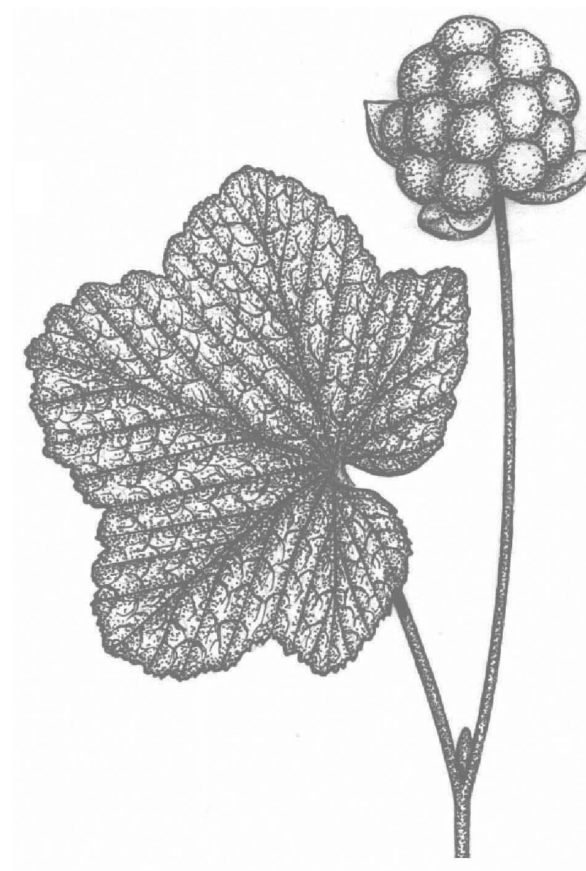




РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

**XII съезд**



**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ  
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ  
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

ЧАСТЬ 6

Петрозаводск  
2008

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО  
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК  
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН  
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН  
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ



**XII** съезд  
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ  
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ  
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

**МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ  
(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)**

**Часть 6**

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ  
ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ**

ПЕТРОЗАВОДСК  
2008

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА:** Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 6: Экологическая физиология и биохимия растений. Интродукция растений. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 392 с.

ISBN 978-5-9274-0329-5

В 6 книгах представлены материалы Всероссийской научной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века», проведенной в рамках XII съезда Русского ботанического общества. Их содержание отражает состояние современной ботанической науки в России. Распределение материалов по 17 секциям проведено программным комитетом с учетом мнения авторов. Материалы каждой секции являются фактически самостоятельными сборниками статей, и все они в свою очередь сгруппированы в 6 частей. Часть 1 – «Структурная ботаника», «Эмбриология и репродуктивная биология». Часть 2 – «Альгология», «Микология», «Лихенология», «Бриология». Часть 3 – «Молекулярная систематика и биосистематика», «Флора и систематика высших растений», «Палеоботаника», «Культурные и сорные растения», «Ботаническое ресурсосведение и фармакогнозия», «Охрана растительного мира». Часть 4 – «Сравнительная флористика», «Урбанофлора». Часть 5 – «Геоботаника». Часть 6 – «Экологическая физиология и биохимия растений», «Интродукция растений».

*Редакционная коллегия:*

Алексеева-Попова Н.В., Арнаутова Е.М., Гамалей Ю.В., Маслова Т.Г.,  
Марковская Е.Ф., Паутова И.А., Прохоров А.А., Семихатова О.А.,  
Слемнев Н.Н., Сысоева М.И., Тимофеева В.В., Чеботарева К.Е

*Съезд и Конференция проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Президиума РАН, Отделения биологических наук РАН, Санкт-Петербургского научного центра РАН, Карельского научного центра РАН*

ISBN 978-5-9274-0329-5

**С Е К Ц И Я**

**ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ**

**ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ**





БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР ПОЛЯРНОГО УРАЛА,  
ОТЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ВИДОВОМУ БОГАТСТВУ

Алексеева-Попова Н.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Многочисленные наблюдения ботанико-географов и флористов давно обнаружили своеобразие флоры на разных типах материнских горных пород. Специфичность флоры и растительности на карбонатных породах отмечалась для различных зон и областей и ей посвящены многочисленные работы (Calcium..., 2003), более резко она проявляется в холодных, избыточно влажных областях, особенно в Гипоарктике (Юрцев, Петровский, 1971). Целым рядом характерных особенностей обладает серпентинитовая флора на ультраосновных породах, например, совместным произрастанием базифитов и ацидофитов, она изучается в разных климатических зонах от тропической до тундровой (Игошина, 1966; Proctor, Nagy, 1992;).

Проблема влияния геохимических условий произрастания на флористический состав растительного покрова находилась в сфере разносторонних научных интересов Б.А. Юрцева. По его инициативе и при непосредственном участии проводилось изучение растительности и ее биогеохимических особенностей в южных гипоарктических тундрах Чукотского полуострова на карбонатных и кислых горных породах (Алексеева-Попова и др. 1994), в бассейне р. Анадырь на ультраосновных и кислых породах (Дроздова, Юрцев, 1995; Дроздова, Алексеева-Попова, 1999), а также на Полярном Урале на ультраосновных, карбонатных и кислых горных породах (Юрцев и др., 2004; Дроздова, 2005; Kataeva et al., 2004; Proctor et al., 2005).

Именно на Полярном Урале с ярко выраженным литологическим разнообразием представилась уникальная возможность изучения в узком географическом районе изменчивости флоры в разнообразных геохимических условиях. В подзоне гипоарктических тундр в контрастных геохимических условиях исследованы 4 локальные флоры: на ультраосновных горных породах перидотитах – ЛФ оз. Верхняя Хойла и на дунитах ЛФ в долине р. Макару-Ружь; на карбонатных породах ЛФ ручья Развильный в бассейне р. Б. Пайпудына, на кислых и средних метаморфических породах ЛФ пос. Полярный в бассейне р. Соби (Юрцев и др., 2001). Сопоставление в одном районе 4 локальных флор позволило выявить различия богатства флор и их видового состава. Найдено увеличение видового разнообразия в локальной флоре с преобладанием карбонатных пород (211 видов) и резкое снижение на ультраосновных (130 – в районе оз. В.Хойла, 98 – в бассейне р. Макару-Ружь) по сравнению с кислыми породами (190 видов – пос. Полярный). На основании определения активности видов Б.А. Юрцев выделил группы видов по их отношению к типу горных пород:

- кальцефиты (43 вида), встречающиеся только на карбонатных флорах, отсутствующие на гипербазиитах и кислых породах (*Carex sabynensis*, *Salix recurvigemma*, *Dryas punctata*, *Bromus vogulicus*, *Saxifraga tenuis*, *S. oppositifolia*, *Senecio resedifolius*, и др.
- облигатные ацидофиты (11 видов), отсутствующие на серпентинитах и карбонатных породах: *Salix nummularia*, *Oxycoccus microcarpus*, *Saxifraga aestivalis*, *Nardosmia laevigata*, *Senecio congestus* и др.
- виды специфичные для ультраосновных ландшафтов Полярного Урала (в данном районе) (9): *Asplenium viride*, *Koeleria asiatica*, *Thlaspi cochleariforme*, *Alyssum obovatum*, *Cochlearia arctica*, *Artemisia borealis* и др.
- виды активные на серпентинитах, вне их менее или низко активные (12): *Deschampsia glauca*, *Carex rupestris*, *C. melanocarpa*, *Salix arctica*, *Dianthus repens*, *Minuartia arctica*, *Saxifraga spinulosa*, *Senecio tundricola* и др.
- амфитолерантные виды, весьма активные как на серпентинитах, так и на осадочных и метаморфических породах, среди них – фоновые зональные виды, в том числе *Dryas octopetala ssp. subincisa*, *Betula nana*, *Carex bigelowii subsp. arctisibirica*.
- виды-серпентинофобы (15), которые отсутствуют на серпентинитах, но обычны или даже часто встречаются на карбонатных и кислых породах: *Sibbaldia procumbens*, *Tanacetum bipinnatum*, *Hierochloa odorata*, *Salix reticulata*, *Hedysarum arcticum* и др.

Сравнение ЛФ выявило также изменение таксономической структуры на уровне семейств. Наиболее четкие различия наблюдаются между ЛФ на ультраосновных горных породах (В. Хойла и Макару-Ружь) и двумя другими ЛФ. В ЛФ на известняках, особенно по сравнению с ультраосновными породами, происходит усиление роли семейств *Saxifragaceae*, *Ranunculaceae*, *Cyperaceae*, *Rosaceae* и др. и ослабление роли *Caryophyllaceae* и др. Кроме того, в ЛФ на ультраосновных массивах происходит выпадение целого ряда семейств (Юрцев и др., 2001).

Для изучения причин столь резких изменений ЛФ на ультраосновных и карбонатных горных породах по сравнению с кислыми породами было предпринято биогеохимическое изучение особенностей видов ЛФ. Содержание К, Са, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Cr в растениях и почвах было определено атомно-абсорбционным методом.

На 207 видах сосудистых растений показаны изменения минерального состава видов в контрастных геохимических условиях. Наиболее резкие различия проявляются в уровне Ca и Mg (Рис.1). На ультраосновных породах содержание Ca в растениях в среднем вдвое ниже, чем на кислых породах, при этом наблюдается усиленная аккумуляция Mg, превышающая таковую на всех других типах горных пород. Эти изменения коррелируют с уровнем в почве обменных форм этих катионов и отражают неблагоприятное для растений соотношение Ca/Mg.

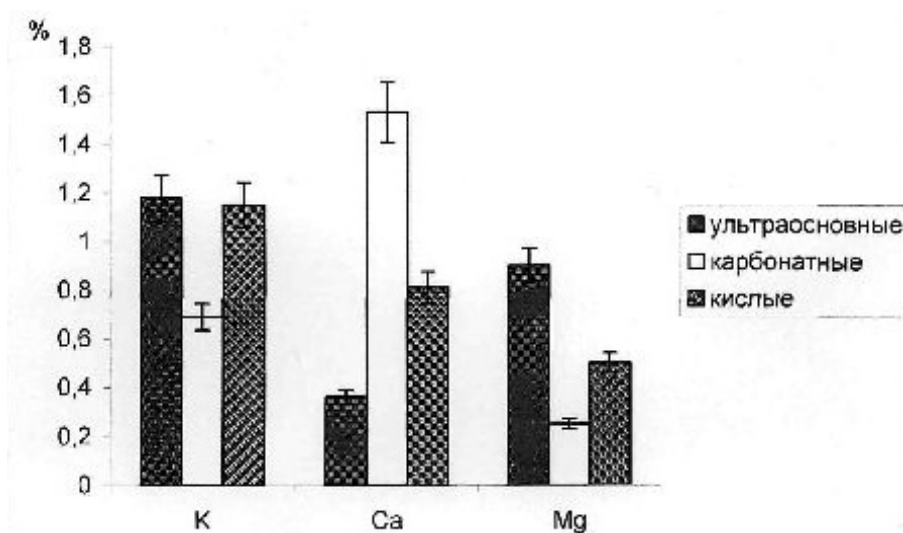


Рис. 1. Среднее содержание макроэлементов в растениях на разных типах горных пород

На карбонатных породах среднее содержание Ca в растениях на 90% выше по сравнению с растениями на кислых породах и в 4,2 раза выше по сравнению с ультраосновными. Амфитолерантные виды характеризуются широким диапазоном изменчивости минерального состава и способны адаптироваться к резко различающимся геохимическим условиям. Так, у *Lagotis minor* содержание Ca варьирует от 0,17% на ультраосновных до 2,9 % на основных горных породах, а у *Salix arctica* от 0,23 до 1,37% соответственно.

Характерной биогеохимической особенностью растений на ультраосновных породах является также усиленное накопление тяжелого металла Ni, составляющее в среднем 46 мг/кг при содержании менее 5 мг/кг в растениях на других породах (Рис.2). Типичной особенностью растений на кислых породах является усиленное накопление Mn

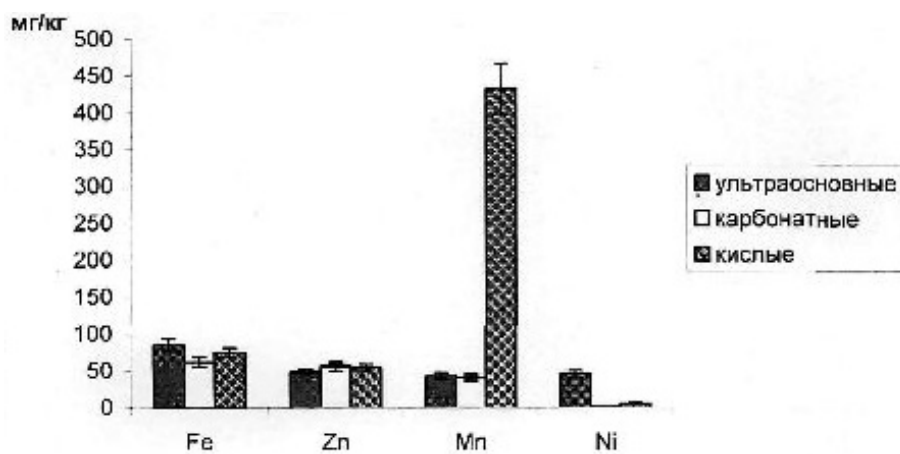


Рис. 2. Среднее содержание макроэлементов в растениях на разных типах горных пород

Отмеченные различия еще более отчетливо выявляются при сопоставлении минерального состава растений только амфитолерантных видов, общих для сравниваемых локальных флор. У видов, облигатно приуроченных в своем распространении к определенному типу горных пород, наиболее ярко выражены характерные для данных геохимических условий черты минерального обмена.

На основании данных о минеральном составе почв и растений были рассчитаны коэффициенты биологического накопления (КБН), которые позволили сравнить интенсивность аккумуляции химических элементов в разных геохимических ситуациях, а также межвидовые различия накопления. Установлено, что КБН<sub>Mg</sub> у растений на гипербазитах гораздо ниже, КБН<sub>Ca</sub> выше, чем на известняках и кислых горных породах, что может рассматриваться как механизм адаптации к неблагоприятным условиям минерального питания.

В то же время в каждой ЛФ можно отметить биогеохимические особенности, характерные для определенных таксонов. Например, представители сем. *Poaceae* и *Cyperaceae*, а среди двудольных – сем. *Ericaceae* выделяются минимальным уровнем накопления большинства элементов. Для видов сем. *Asteraceae*, наоборот, характерна высокая степень аккумуляции химических элементов. Это может быть обусловлено разной катионнообменной емкостью поглощения корней, а также эколого – физиологическими особенностями видов, прежде всего типом минерального обмена. Видоспецифические особенности обмена Ca, могут определять экологическое поведение вида, в т. ч. приуроченность к почвам определенного минерального состава. Можно предположить, что отсутствие во флорах на ультраосновных породах видов сем. *Fabaceae* связано с очень низким уровнем доступного растениям Ca в почвах. А виды этого семейства обладают кальцитрофным типом минерального обмена, характеризующимся очень высоким содержанием водорастворимого Ca. В то же время виды, обладающие оксалатным типом обмена, например виды сем. *Caryophyllaceae*, *polygonaceae* резко усиливают свои позиции в серпентинитовой флоре. Чрезвычайно важно, что виды этих семейств могут связывать в клетке в нерастворимые оксалаты не только Ca, но и Mg, который накапливается в избытке у растений на ультраосновных породах.

Типологические особенности минерального обмена растений разных таксонов обуславливают их неодинаковые адаптивные возможности к неблагоприятным почвенно-геохимическим условиям.

*Работа поддержана Программой Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».*

#### Литература

- Алексеева-Попова Н.В., Игошина Т.И., Юрцев Б.А. Растительность и минеральный состав почв на карбонатных и силикатных породах (юго-восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1994. Т.49, №2. С.117–127.
- Игошина К.Н. Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала (на примере горы Рай-Из) // Бот. журн. 1966. Т.51, №3. С.322–337.
- Дроздова И. В., Алексеева-Попова Н.В. Особенности минерального состава растений и почв на ультраосновных породах Усть-Бельского горного массива (среднее течение реки Анадырь). III. Растения семейств *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 1–12.
- Дроздова И.В., Юрцев Б.А. Сравнительная характеристика минерального состава растений различных экологических групп на серпентинитах Южной Чукотки // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 51–59.
- Дроздова И.В. Особенности накопления минеральных элементов кустарниками и кустарничками Полярного Урала на разных типах горных пород // Бот. журн. 2005. Т.90. №1. С.40–54.
- Юрцев Б.А., Алексеева-Попова Н.В., Катаева М.Н. Видовое разнообразие локальных флор Полярного Урала в контрастных геохимических условиях // «Биоразнообразие Европейского Севера». Петрозаводск, 2001. С.204–205.
- Юрцев Б.А., Алексеева-Попова Н.В., Дроздова И.В., Катаева М.Н. Характеристика растительности и почв Полярного Урала в контрастных геохимических условиях I. Кальцефитные и ацидофитные сообщества // Бот. журнал. 2004. Т.89. №1. С.28–41.
- Calcium and plant species richness. Forum // Folia geobotanica. 2003. V.38, №4. 467 p.
- Kataeva M.N., N.V. Alexeeva-Popova, I.V. Drozdova, A.I. Beljaeva Mineral Composition of Plant Species and Soils in the Polar Ural as Influenced by Variation in Rock Type // Geoderma. Elsevier. 2004. V.122. N2–4, P.257–268.
- Proctor J., Alexeeva-Popova N.V., Kataeva M.N., Kravkina I.M., Yurtsev B.A., Drozdova I.V. Arctic ultramafics: new investigations on Polar Ural vegetation. // Proceedings of the IY international congress on ultramafic (serpentine) ecology. London, 2005. P.121–136.
- Proctor J., Nagy L. Ultramafic rocks and their vegetation: an overview // The vegetation of ultramafic (serpentine soils). 1992. P. 469–494.

## УСТОЙЧИВОСТЬ СОРТОВ ГОРОХА ПОЛЕВОГО К АБИОТИЧЕСКИМ И БИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Амелин А.В., Кондыков И.В. \*, Чекалин Е.И., Борзенкова Г.А. \*

*Орел, Орловский государственный аграрный университет*

*\*Орел, Всероссийский научно-исследовательский институт зернобобовых и крупяных культур*

Современному развитию сельскохозяйственного производства присущи выраженные тенденции негативного характера, направленные на ухудшение экологического состояния окружающей среды, качества про-

изводимой продукции, увеличение вариабельности урожайности по годам и невосполнимых затрат для ее получения (Молчан и др., 1996; Жученко, 2004; Парахин, Амелин, 2005).

В решении данной проблемы немаловажная роль принадлежит зернобобовым – как средообразующим культурам, и в частности гороху, который является не только важным источником увеличения сбора растительного белка в стране, но и экологически стабилизирующим фактором растениеводства. В данном случае особый интерес вызывает полевой горох, растения которого более устойчивы к экстремальным условиям выращивания (Макашева, 1973). Поэтому не случайно этой ботанической разновидности в последнее время селекционеры все больше уделяют внимания. В данном направлении активно ведется селекция в Польше, Прибалтике, Чехии, а в настоящее время и в России, в частности во Всероссийском научно-исследовательском институте зернобобовых и крупяных культур (ВНИИ ЗБК), хотя оно достаточного научного обоснования пока не имеет.

В этой связи, нами в 2004 году в рамках совместной научной программы Орловского государственного аграрного университета (Орел ГАУ) и ВНИИ ЗБК были начаты исследования по изучению морфофизиологических и селекционно-значимых признаков растений гороха полевого (пелюшки), с целью научного обоснования перспектив их селекции и использования в сельскохозяйственном производстве.

Объектами исследования являлись двенадцать сортообразцов гороха полевого и два – посевного, которые выращивались в селекционном севообороте ВНИИ ЗБК на делянках площадью 7,5 м<sup>2</sup> в 4-х кратной повторности при норме высева 1,2 млн. семян на га.

Полученные экспериментальные данные показали, что в природно-климатических условиях Центральной лесостепи сортовые посе́вы зернового гороха по-прежнему формируют небольшую урожайность семян – в среднем 2,75 т/га, хотя в благоприятных условиях произрастания растений ее величина может превышать 6 т/га. То есть подтверждается вывод о том, что современные сорта гороха, как и других сельскохозяйственных культур, обладают низкой экологической устойчивостью (Неттевич, 1986; Молчан и др., 1996; Амелин, 2001; Amelin et al., 2001).

В зависимости от погодных условий урожайность семян у изученных сортообразцов варьировала в годы исследований в пределах 1,8–3,7 т/га. Особенно значимо она снижалась от дефицита влаги. В 2007 г., когда количество осадков во время вегетации растений (в период со 2 декады мая по 3 декаду июля) выпало в 2,5 раза меньше, а температура превышала среднее многолетнее значение на 4°C, урожайность семян была получена на 1,9 т/га или на 51,4 % меньше, в отличие от более благоприятного по погодным условиям 2006 года (рис. 1).

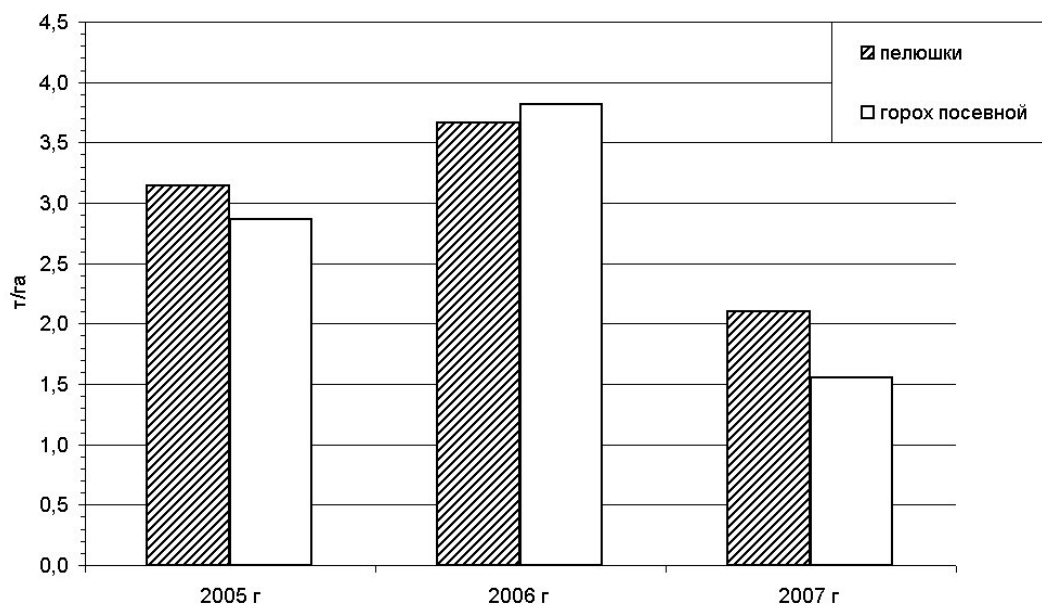


Рис. 1. Урожайность у сортообразцов гороха

Тем не менее, норма реакции на воздействие природной засухи у изученных сортов гороха существенно различалась: в засушливый 2007 г. урожайность у пелюшек была снижена на 16,7 % меньше, чем у гороха посевного, у которого она изменялась в годы исследований в диапазоне от 1,6 до 3,8 т/га, а у полевого – от 2,1 до 3,7 т/га. Наибольшая величина урожайности в засуху отмечалась у сортов пелюшек Фаленская 42, Рябчик, Малиновка, Наташа, а в благоприятных по увлажнению условиях – у образца 98–393 и сорта Алла – в среднем 4,5 т/га, что на 16% больше белоцветковых Орловчанина и Норда.

# ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

Кроме этого, сорта гороха полевого отличались большей устойчивостью и к определенным вредителям (табл. 1). В частности, их растения существенно меньше повреждались гороховой плодовой тлей (в среднем на 21 %) и гороховым трипсом (в среднем на 25%) при равной устойчивости к тле и долгоносику, по сравнению с белоцветковыми сортами. По устойчивости к наиболее опасным вредителям (тля, плодовая тля) среди них особенно выделялся сортообразец 98–393, который может быть рекомендован для использования в селекции.

Таблица 1

Повреждаемость растений тлей и долгоносиком сортообразцов гороха полевого и посевного

| Сорто-образец           | Гороховая тля, экз./раст. | Гороховая плодовая тля, % поражения семян | Гороховый трипс   |            | Количество укусов долгоносика, шт. |             |
|-------------------------|---------------------------|-------------------------------------------|-------------------|------------|------------------------------------|-------------|
|                         |                           |                                           | % заселения бобов | экз./раст. | листочники                         | прилистники |
| 1                       | 2                         | 3                                         | 4                 | 5          | 6                                  | 7           |
| Горох полевой – пелюшка |                           |                                           |                   |            |                                    |             |
| К-1691                  | 10,7                      | 19                                        | 60                | 0,4        | 139,6                              | 118,1       |
| Фаленская 40            | 8,4                       | 14,6                                      | 75                | 1,3        | 118,1                              | 96,3        |
| Фаленская 42            | 12,6                      | 9,2                                       | 10                | 0,1        | 164,7                              | 128,9       |
| Рябчик                  | 14,7                      | 5,3                                       | 95                | 1,3        | 149,4                              | 103,5       |
| Надежда                 | 15                        | 4,7                                       | 40                | 0,7        | 140,3                              | 100,7       |
| СЗМ 85                  | 36                        | 2                                         | 0                 | 0          | 152,7                              | 127,6       |
| Малиновка               | 40,4                      | 30                                        | 25                | 2,5        | 160,3                              | 135,8       |
| Орпела                  | 14,8                      | 10                                        | 80                | 1,6        | 176,3                              | 140,8       |
| Зарянка                 | 38,7                      | 9,7                                       | 85                | 1,2        | 166,7                              | 128,3       |
| Алла (усатый)           | 12,3                      | 5,8                                       | 85                | 1,7        | -                                  | 173,6       |
| Наташа (усатый)         | 55,4                      | 3,6                                       | 65                | 1,1        | -                                  | 166,5       |
| 98–393 (усатый)         | 8,6                       | 4,6                                       | 65                | 0,9        | -                                  | 174,3       |
| среднее                 | 22,3                      | 9,9                                       | 57,1              | 1,1        | 152                                | 132,8       |
| Горох посевной          |                           |                                           |                   |            |                                    |             |
| Норд (усатый)           | 35                        | 14,5                                      | 70                | 1,1        | -                                  | 141,1       |
| Орловчанин              | 10,3                      | 10,4                                      | 83                | 1,6        | 139,2                              | 102,5       |
| среднее                 | 22,7                      | 12,5                                      | 76,5              | 1,4        | 139,2                              | 121,8       |
| НСР <sub>01</sub>       | 3,7                       |                                           |                   |            | 10,9                               | 12,2        |

Тем не менее, имея повышенную устойчивость к абиотическим и биотическим стрессовым факторам среды, современные сорта – пелюшки по величине фотосинтетического потенциала и чистой продуктивности фотосинтеза не отличались от сортов гороха посевного (табл. 2). Это указывает на то, что их устойчивость к засухе и вредителям в большей степени связана с другими физиологическими и биохимическими признаками растений. Предполагаем, что во многом она может быть обусловлена содержанием у растений антоциана и антипитательных веществ в семенах, в частности ингибиторов трипсина и химотрипсина (Чекалин и др., 2007).

Таблица 2

Чистая продуктивность фотосинтеза и фотосинтетический потенциал у сортообразцов гороха полевого и посевного фаза зеленой спелости бобов

| Сортообразец            | ФП, м <sup>2</sup> дней/раст. |         |         | ЧПФ, г/м <sup>2</sup> сутки |         |         |
|-------------------------|-------------------------------|---------|---------|-----------------------------|---------|---------|
|                         | 2006 г.                       | 2007 г. | среднее | 2006 г.                     | 2007 г. | среднее |
| Горох полевой – пелюшка |                               |         |         |                             |         |         |
| Орпела                  | 2,15                          | 0,37    | 1,26    | 3,46                        | 6,82    | 5,14    |
| Зарянка                 | 1,30                          | 0,56    | 0,93    | 7,13                        | 6,64    | 6,88    |
| Алла (усатый)           | 1,15                          | 0,42    | 0,76    | 7,23                        | 9,32    | 8,28    |
| Наташа (усатый)         | 0,99                          | 0,30    | 0,65    | 7,43                        | 11,21   | 9,32    |
| 98–393 (усатый)         | 1,27                          | 0,25    | 0,76    | 5,51                        | 9,19    | 7,35    |
| среднее                 | 1,37                          | 0,38    | 0,87    | 6,15                        | 8,64    | 7,39    |
| Горох посевной          |                               |         |         |                             |         |         |
| Орловчанин              | 2,26                          | 0,37    | 1,32    | 3,95                        | 7,51    | 5,73    |
| Норд (усатый)           | 1,15                          | 0,26    | 0,71    | 6,55                        | 11,18   | 8,86    |
| среднее                 | 1,71                          | 0,32    | 1,02    | 5,25                        | 9,35    | 7,30    |

Таким образом, современные сорта пелюшки могут успешно конкурировать с сортами посевного типа не только по урожайности семян, но и устойчивости к абиотическим и биотическим стрессовым факторам среды. Их растения более устойчивы к засушливым погодным условиям вегетации и в меньшей степени повреждаются некоторыми вредителями, что позволяет рассматривать использование их растений в селекции одним из наиболее приоритетных направлений.

#### Литература

- Амелин А.В. Реакция разных по окультуренности сортообразцов гороха на условия произрастания // Доклады РАСХН. 2001. №3.
- Жученко А.А. Ресурсный потенциал производства зерна в России (теория и практика) М., 2004. 1112 с.
- Макашева Р.Х. Горох. Л., 1973. 311 с.
- Молчан И.М., Ильина Л.Г., Кубарев П.И. Спорные вопросы в селекции растений // Селекция и семеноводство. 1996. №1–2. С.36–51.
- Неттевич Э.Д. Культура поля и селекция // Зерновое поле Нечерноземья. М., 1986. С. 22–38.
- Парахин Н.В., Амелин А.В. Значение современных сортов в повышении устойчивости и эффективности сельскохозяйственного производства // Роль современных сортов и технологий в сельскохозяйственном производстве. Орел, 2005. С. 94–104.
- Чекалин Е.И., Амелин А.В., Кондыков И.В., Монахова Н.А. Продуктивные возможности растений гороха полевого в аспекте селекции на зерновое использование // Сб. матер. Междунар. конф. «Роль молодых ученых в реализации национального проекта «Развитие АПК». М., 2007. С. 98–100.
- Amelin A.V., Kulihov N.G., Stibacova Yu.N. Pest resistance and morphophysiological peculiarities of plants of various pea samples differing by their tame degree//Plant under environmental stress. Moscow, 2001.

### СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ТАЛЛОМЕ ЛИШАЙНИКА *HYPOGYMNA PHYSODES*(L.) NYL. В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ МЕСТООБИТАНИЯ

Андросова В.И., Вержбицкая Е.В., Слободяник И.И.

Петрозаводск, Петрозаводский государственный университет

В настоящее время фотосинтетические пигменты и их содержание в талломах лишайников становятся объектом все возрастающего числа исследований (Wilhelmsen, 1959; Hampton, 1973; Lange et al., 1989; Von Arb et al., 1990; Tretiach, Carpanelli, 1992; Adams et al., 1993; Garty et al., 1997; Czezuga, 2001; Veerman et al., 2007 и др). Содержание фотосинтетических пигментов и изменение их количества в лишайниках видоспецифично и отражает интенсивность протекающих в талломах физиологических процессов, в первую очередь фотосинтеза (Kuziel, 1972; Tretiach, Carpanelli, 1992; Бязров, 2002).

Исследования фотосинтетических пигментов лишайников играют важную роль для понимания характера их «ответа», как важных биоиндикаторов, на изменяющиеся условия макро-, микроклимата и степени загрязнения окружающей среды. На сегодняшний день оценка качественного и количественного содержания ассимилирующих пигментов в талломах лишайников является одним из распространенных показателей для выявления степени повреждения этих организмов в условиях загрязнения среды.

Цель исследования – определить содержание хлорофилла *a* (*chl a*), хлорофилла *b* (*chl b*), и каротиноидов (*car*) в талломах лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в разных условиях местообитания.

Исследования проводились на территории НП «Водлозерский», ГПЗ «Кивач» и г. Петрозаводска в 2002–2007 гг. Всего было заложено 28 пробных площадей в сосновых (10) и еловых (18) сообществах чернично-зеленомошного типа. На каждой пробной площади проводились полные геоботанические описания и отбирались 5–10 деревьев *Pinus sylvestris* L. или *Picea abies* (L.) Karst., для которых определялись основные морфометрические параметры (высота и возраст дерева, высота грубой корки; параметры кроны – высота прикрепления, радиус и сквозистость, угол наклона ствола). Со стволов выбранных деревьев собирались образцы талломов *H. physodes*, для которых проводился анализ концентрации пигментов на спектрофотометре и расчет их содержания по формулам Винтерманса. Измерения были проведены для 280 образцов в трехкратной повторности. Статистический анализ данных проводился регрессионным (РА), однофакторным дисперсионным анализами (ОДА), методом сравнения выборок критерием Колмогорова-Смирнова (ККС) и методом главных компонент (МГК).

Результаты содержания фотосинтетических пигментов в талломах *H. physodes* в изученных лесных сообществах представлены на рисунке 1. Согласно полученным данным, среднее содержание *chl a*, *chl b* и *car* в талломах *H. physodes* в исследованных еловых сообществах достигает 0,96, 1,04 и 1,14 мг/г сух. массы, соответственно. Содержание пигментов в талломах лишайника сосновых лесов значительно ниже и составляет 0,42, 0,15 и 0,19 мг/г сух. массы, для *chl a*, *chl b* и *car*, соответственно (ККС,  $\alpha=0,001$ ) (рис. 1). Соотношение хлорофиллов и каротиноидов ( $a+b/car$ ) в талломах *H. physodes* еловых лесов составляет 1,75, в образцах сосновых сообществ – 3.



Различия в содержании пигментов обусловлены разными условиями местообитания эпифитных лишайников в еловых и сосновых сообществах. Известно, что формирование эпифитного лишайникового покрова в условиях южной Карелии во многом определяется такими характеристиками местообитания как параметры сообщества, деревьев, кроны, а также экспозиция, угол наклона поверхности ствола, pH корки (Тарасова, 2000; Степанова, 2004). В ходе исследования, на основе РА, ККС, ОДА и МГК, было проанализировано влияние этих характеристик местообитания эпифитных лишайников на содержание фотосинтетических пигментов в талломах вида *H. physodes*.

Согласно полученным результатам исследования, зависимости содержания фотосинтетических пигментов в талломах лишайника *H. physodes* от характеристик местообитания в еловых сообществах зарегистрировано не было.

Изучение зависимости содержания пигментов в талломах *H. physodes* от различных характеристик местообитания в сосновых сообществах показало, что в наибольшей степени их содержание связано с индивидуальными характеристиками (параметры кроны, pH корки, экспозиция, угол наклона поверхности ствола), определяющими режимы освещения и увлажнения талломов на локальных участках стволов сосен. Так, зарегистрирована обратная зависимость содержания пигментов от высоты прикрепления и сквозистости кроны. При увеличении сквозистости кроны от 20 до 60%, содержание *chl a* уменьшается от 0,51 до 0,18 мг/г сух. массы ( $r=-0,50$ ,  $p=0,001$ ). Прямая связь с содержанием пигментов выявлена для радиуса кроны и pH корки ствола. Уменьшение кислотности корки (увеличение pH) характеризует более интенсивное «снабжение» осадками поверхности ствола дерева и талломов эпифитных лишайников (Тарасова, 2000). При увеличении pH корки от 3,25 до 3,95 содержание *chl a* в талломах увеличивается от 0,13 до 0,63 мг/г сух. массы ( $r=-0,51$ ,  $p=0,001$ ). Следовательно, в сосновых сообществах при уменьшении инсоляции и увеличении степени увлажнения исследованных талломов *H. physodes*, содержание пигментов в них возрастает.

Таким образом, согласно полученным результатам, в естественных условиях местообитания содержание пигментов в талломах *H. physodes* в еловых сообществах выше, чем в сосновых лесах. Отсутствие связи между содержанием пигментов в талломах и характеристиками местообитания лишайников в исследованных еловых лесах, вероятно, связано с выравниваемостью условий освещения и увлажнения на стволах елей в сравнении с сосновыми сообществами. Согласно этому, вероятно, можно говорить о том, что в отсутствии влияния антропогенных факторов, в исследованных еловых сообществах создаются более благоприятные, в сравнении с сосновыми сообществами, микроклиматические условия для протекания ассимиляционных процессов в талломах *H. physodes*.

Сравнение содержания фотосинтетических пигментов в талломах *H. physodes* в еловых и сосновых лесах города и природоохранных территорий выявило изменение соотношений в пигментном составе (рис. 2, рис. 3).

В еловых сообществах города содержание *chl a* и *chl b* значительно ниже, в сравнении с ельниками НП «Водлозерский» (ККС;  $\alpha=0,001$ ) (рис. 2). Так, в исследованных талломах города содержание *chl a* в 4,5 раза, а *chl b* – в 2 раза ниже, чем в образцах Парка. Однако содержание каротиноидов в городе, напротив, почти в 2 раза превышает их значения в еловых сообществах Парка. Вероятно, это связано с большей устойчивостью каротиноидов к действию загрязнения, а также с их защитной функцией как антиоксидантов клеточного метаболизма и участников защиты фотосистем.

Противоположные результаты были получены при сравнении содержания пигментов в талломах *H. physodes* сосновых сообществ г. Петрозаводска и заповедника «Кивач» (рис. 3). Установлено, что содержание всех исследованных пигментов в образцах талломов г. Петрозаводска в 2–4 раза выше, чем в образцах ГПЗ «Кивач» (ККС,  $p=0,001$ ). Изученные сосновые сообщества города по сравнению с сообществами заповедника характеризуются меньшей степенью освещения в пологом лесу, но более интенсивным увлажнением стволов деревьев осадками. Кроме того, возможно, что в условиях города, некритически высокие концентрации загрязнителей воздуха, в первую очередь  $\text{NO}_2$ , могут стимулировать в талломах лишайников различные синтетические процессы, в том числе и синтез пигментов (von Arb et al., 1990).

Таким образом, в условиях города в сосновых сообществах для эпифитных лишайников могут сложиться более благоприятные условия по сравнению с городскими еловыми сообществами. В сосновых сообществах, талломы эпифитных лишайников находятся в физиологически активном состоянии очень непродолжительное количество времени, вследствие их быстрого высушивания (Zotz et al., 1998). В еловых сообществах, талломы лишайников, дольше находятся в увлажненном состоянии и имеют более продолжительную фотосинтетическую активность. Однако в это же время в их талломы могут непрерывно поступать растворенные в парообразной воде газы ( $\text{SO}_2$ ,  $\text{NO}_2$ ), которые в больших концентрациях могут оказывать разрушающее действие на морфо-анатомические структуры физиологически активного таллома. Вероятно, это во многом объясняет более низкое содержание пигментов в талломах *H. physodes* еловых лесов, по сравнению с сосновыми, в условиях города.

#### Литература

- Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М., 2002. 336 с.  
 Степанова В. И. Эпифитный лишайниковый покров ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в еловых лесах южной Карелии: Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб., 2004. 28с.



- Тарасова В. Н. Эпифитный лишайниковый покров основных типов сосновых лесов южной Карелии и его формирование: Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб., 2000. 27 с.
- Adams III W. W., Demming-Adams B., Lange O. L. Carotenoid composition and metabolism in green and blue-green algal in the field // *Oecologia*. 1993. № 94. P. 576–584.
- Czczuga B., Krukowska K. Effect of habitat conditions of phycobionts and the content of photosynthesizing pigments in five lichen species // *J. hattori Bot. Lab.* 2001. № 90. P. 293–305.
- Garty J., Kloog Y., Cohen R., Wolfson R., Karnieli A. The effect of air pollution on the integrity of chlorophyll spectral reflectance response, and on concentrations of nickel, vanadium and sulfur in the lichen *Ramalina duriae* (De Not.) Bagl // *Environ. Res.* 1997. № 74. P. 174–187.
- Hampton E. Photosynthetic pigments in *Peltigera canina* (L.) Willd. From sun and shade habitats // *The Bryologist* (short articles). 1973. Vol. 76. P. 543–545.
- Kuziel S. Influence of phorophyte on the anatomical structure and chlorophyll content in the thalli of *Hypogymnia physodes* var. *subcrustaceae* (Flot. (Ex Koerb.) Rassad) // *Zesz. Nauk. Un. Łódź. Nauki Mat.-Przyr. seria II*. 1972. № 47. s. 137–147.
- Lange O. L., Bilger W., Rimke S., Schreiber U. Chlorophyll fluorescence of lichens containing green and blue-green algae during hydration by water vapour uptake and by addition to liquid water // *Botanica Acta*, 1989. № 102. P. 306–313.
- Tretiach M., Carpanelli A. Chlorophyll content and morphology as factors influencing the photosynthetic rate of *Parmelia caperata* // *Lichenologist*. 1992. V. 24. P. 81–92.
- Veerman J., Vasil'ev S., Gavin D. Paton, Ramanauskas J., Doug B. Photoprotection in the Lichen *Parmelia sulcata*: The Origins of Desiccation-Induced Fluorescence Quenching // *Plant Physiol.* 2007. № 145. P. 997–1005.
- Von Arb C., Brunold C. Lichen physiology and air pollution. I. Physiological responses of in situ *Parmelia sulcata* among air pollution zones within Biel, Switzerland // *Canadian Journal of Botany*. 1990. № 68. P. 35–42.
- Wilhelmsen J. B. Chlorophylls in the lichens *Peltigera*, *Parmelia* and *Xanthoria* // *Bot. Tridss.* 1959. № 55. P. 20–36.
- Zotz G., Büdel B., Meyer A., Zellner H., Lange O. L. In situ studies of water relations and CO<sub>2</sub> exchange of the tropical macrolichen, *Sticta tomentosa* // *New Phytologist*. 1998. № 139. P. 525–535.

## УСТОЙЧИВОСТЬ ПИГМЕНТОВ *AVENA SATIVA* И *CUCUMIS SATIVUM* К ПОВЫШЕННОМУ СОДЕРЖАНИЮ CD, NI, CU, ZN И ИХ СОЧЕТАНИЯМ В ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ

Беляева А.И., Дроздова И.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Изучали токсическое действие в питательной среде тяжелых металлов, которые являются существенным стрессовым фактором для сосудистых растений. В связи с усиливающимся загрязнением поллютантами агроценозов, в качестве объектов исследования использовались культурные растения. Известно, что хлороз листьев является одним из наиболее отчетливых симптомов токсического влияния тяжелых металлов на высшие растения. Это наблюдается в районах геохимических аномалий и на урбанизированных территориях, и может быть следствием разрушения пигментных комплексов, в том числе хлорофиллов, или уменьшения синтеза зеленых пигментов (Парибок, 1983; Sheoran et. al., 1990, Yurekli a. Porgali, 2006, Ghnaya et al., 2007).

В модельном опыте определяли различия в степени устойчивости зеленых пигментов в листьях сосудистых растений из различных групп – однодольных *Avena sativa*, сорт «Астор», и двудольных *Cucumis sativum*, сорт «Изящный», при избытке Cd, Ni, Cu, Zn и их сочетаний: Cd + Cu, Ni + Zn в околокорневом растворе. В связи с задачей эксперимента проростки овса выращивали на 1/10 концентрации полного питательного раствора Арнона до 10 дневного возраста, а проростки огурца росли на 1/2 концентрации этого же раствора 27 дней. Затем их помещали на смесь солей:  $5 \times 10^{-4}$  М Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> и  $1 \times 10^{-3}$  М KCl – контрольный вариант. В опытных вариантах к этой смеси добавляли сернокислые соли тяжелых металлов в концентрации, выбранной в предварительных опытах. Каждые двое суток растворы заменяли свежими. Использовались следующие концентрации:  $5 \times 10^{-4}$  М Zn и  $1 \times 10^{-4}$  М Cd для обоих видов;  $3 \times 10^{-5}$  М Cu и  $3 \times 10^{-5}$  М Ni для огурца;  $5 \times 10^{-5}$  М Cu и  $1 \times 10^{-4}$  М Ni для овса; смеси металлов были  $3 \times 10^{-5}$  М Cu +  $5 \times 10^{-5}$  М Cd и  $3 \times 10^{-5}$  М Ni +  $3 \times 10^{-4}$  М Zn.

Количественное содержание хлорофиллов *a* и *b* определяли в пробах листьев через каждые 2 суток опыта спектрофотометрическим методом. В те же сроки растения фиксировали для изучения минерального состава атомно-абсорбционным методом.

Установлено, что внесение избытка Cd, Ni, Cu, Zn в питательную среду приводило к уменьшению содержания фотосинтетических пигментов в листьях. Показана видовая специфичность реакций растений на действие тяжелых металлов. Зеленые пигменты у проростков огурца подверглись большим изменениям в сравнении с таковыми у овса (табл.).

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях огурца и овса на 6 сутки опыта, мг/г сырой массы

| Вариант                 | Хлорофилл <i>a</i> | Хлорофилл <i>b</i> | $\Sigma$ хл <i>a</i> + хл <i>b</i> | хл <i>a</i> / хл <i>b</i> |
|-------------------------|--------------------|--------------------|------------------------------------|---------------------------|
| Огурец с. «Изящный»     |                    |                    |                                    |                           |
| Контроль                | 1,29±0,09          | 0,45±0,04          | 1,74±0,05                          | 2,9                       |
| Zn 5x10 <sup>-4</sup> M | 1,02±0,10          | 0,37±0,03          | 1,39±0,09                          | 2,7                       |
| Cu 3x10 <sup>-5</sup> M | 0,89±0,09          | 0,36±0,02          | 1,15±0,05                          | 2,5                       |
| Ni 3x10 <sup>-5</sup> M | 0,78±0,04          | 0,30±0,01          | 1,08±0,02                          | 2,6                       |
| Cd 1x10 <sup>-4</sup> M | 0,76±0,05          | 0,33±0,03          | 1,09±0,05                          | 2,3                       |
| Овес с. «Астор»         |                    |                    |                                    |                           |
| Контроль                | 1,03±0,10          | 0,51±0,04          | 1,54±0,07                          | 2,0                       |
| Zn 5x10 <sup>-4</sup> M | 1,08±0,02          | 0,49±0,02          | 1,53±0,02                          | 2,2                       |
| Cu 5x10 <sup>-5</sup> M | 1,02±0,05          | 0,48±0,03          | 1,50±0,06                          | 2,1                       |
| Ni 1x10 <sup>-4</sup> M | 0,88±0,06          | 0,42±0,01          | 1,30±0,03                          | 2,1                       |
| Cd 1x10 <sup>-4</sup> M | 0,80±0,04          | 0,40±0,04          | 1,20±0,04                          | 2,0                       |

Отмечено, что содержание суммы хлорофиллов *a* и *b* в листьях растений огурца, находившихся 6 суток на растворах с добавлением Cd, уменьшилось на 33 %, а Ni – на 37 % относительно контроля. У проростков овса также наблюдалось снижение содержания пигментов в листьях на вариантах с Cd и Ni, которое для суммы хлорофиллов составило 22 % для 1x10<sup>-4</sup>M Cd и 16 % – для 1x10<sup>-4</sup>M Ni от уровня контроля. У растений овса, экспонировавшихся на растворах с избытком Zn или Cu, количество изученных пигментов достоверно не отличалось от такового в листьях контрольных проростков. В тоже время растения огурца на вариантах 5x10<sup>-4</sup>M Zn и 3x10<sup>-5</sup>M Cu содержали зеленых пигментов 80 % и 74 % от общего их количества по сравнению с контролем.

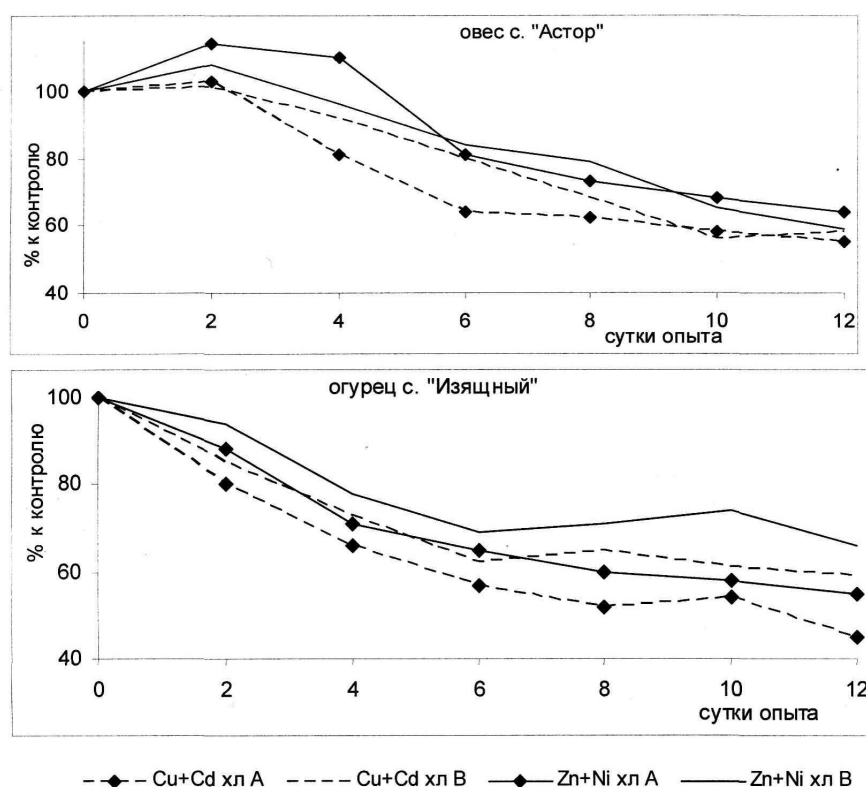
Отношение хлорофиллов *a/b* является одним из показателей нормального хода фотосинтетических реакций листьев. В нашем опыте у *Cucumis sativum* под влиянием каждого из вариантов сильнее уменьшалась концентрация хлорофилла *a*, чем хлорофилла *b*, что и приводило к понижению значения *a/b* относительно контроля. У листьев *Avena sativa* величины отношения хлорофиллов оставались практически постоянными, что указывает на более устойчивую к токсическому влиянию тяжелых металлов пигментную систему этого вида по сравнению с *Cucumis sativum*.

Внесение тяжелых металлов в питательную среду усиливает накопление их во всех органах растений, в том числе и в листьях. Обнаружен ряд различий в количественном содержании металлов в проростках опытных растений. В листьях овса более активно накапливались Zn, Ni, Cd, а в листьях огурца – Cu. По нашим данным, на 6-е сутки эксперимента концентрация Cd в листьях огурца составила 39,9±0,75 мг/кг сухого вещества, а в листьях овса она была на порядок выше – 337±9,4 мг/кг. Для вариантов с избытком Ni концентрация этого металла в листьях опытных растений по сравнению с контрольными у овса была в 1,5 раза выше, чем у огурца, а для вариантов с Zn – в 1,2 раза. В то же время листья растений огурца, находившегося 6 суток на растворе 3x10<sup>-5</sup> M Cu, накапливали Cu 46,7±2,3 мг/кг сухой массы, а в листьях растений овса, произраставших на 5x10<sup>-5</sup> M Cu, ее содержалось 17,5±0,6 мг/кг. Это составило соответственно 310% и 160% от содержания Cu в контрольных образцах сравниваемых видов.

Установлено, что на фоне более высокого содержания тяжелых металлов в листьях, за исключением меди, растения овса имеют более стабильную пигментную систему, что может являться доказательством повышенной металлоустойчивости овса в сравнении с огурцом.

Межвидовые различия устойчивости пигментной системы были показаны также и на смесях двух солей металлов, содержащих 3x10<sup>-5</sup> M Cu + 5x10<sup>-5</sup> M Cd и 3x10<sup>-5</sup> M Ni + 3x10<sup>-4</sup> M Zn. Установлено, что снижение содержания хлорофиллов и, особенно хлорофилла *a*, в листьях огурца происходило с первых суток опыта и составило к 12 суткам 45% от контрольных значений на растворе с добавлением Cu + Cd, и 56 % – с добавлением Ni + Zn (рис.).

В начале эксперимента воздействие смеси 3x10<sup>-5</sup> M Ni + 3x10<sup>-4</sup> M Zn на проростки овса носило слабо положительный эффект, что приводило на 2 и 4 сутки к повышению содержания хлорофилла *a* на 15 % и 10 % относительно контроля соответственно. При увеличении экспозиции до 12 суток влияние данной смеси способствовало уменьшению количества хлорофилла *a* на 35 % и хлорофилла *b* – на 40% от значений в контрольных вариантах. Измерение количества фотосинтетических пигментов листьев растений, экспонировавшихся 12 суток, на смесях солей позволило подтвердить ранее представленные данные о менее устойчивом пигментном аппарате листьев огурца по сравнению с таковым у листьев овса.



Динамика изменения содержания хлорофиллов *a* и *b* у растений в опыте

Обнаружено, что на сроках 6–12 суток появлялись визуальные признаки токсического действия опытных смесей на листья огурца. Они изменяли окраску на желтую, наблюдалось появление хлоротичных пятен. У растений овса подобные изменения обнаруживались только на 9–12 сутки. Известно, что образование хлорозов связано с понижением концентрации железа в листьях (Foy et. al., 1978). В наших опытах в вариантах с избытком Cu + Cd на 6-е сутки концентрация Fe в листьях огурца составила 64% от контрольного варианта, а к 12 суткам – 40%, для более устойчивого овса на том же растворе содержание на 12 сутки снизилось до 79% от контроля. Использование раствора Ni + Zn приводило к снижению уровня железа в листьях огурца с 75% на 6 сутки до 25% на 12 сутки по сравнению с контролем. У опытных растений овса снижение было менее значительным и содержание железа на 12 сутки составило 73% от контроля. В результате проведенного эксперимента были выявлены различия в уровне металлоустойчивости модельных объектов – *Avena sativa* и *Cucumis sativum*. Под влиянием избытка Cu, Zn, Ni, Cd, а также их сочетаний в питательной среде происходит изменения концентраций основных фотосинтетических пигментов, хлорофиллов *a* и *b*, в листьях опытных растений. На основании представленных результатов можно говорить о более высокой металлоустойчивости пигментной системы листьев овса в сравнении с таковой у листьев огурца, что проявилось уже на ранних стадиях развития токсичности. Возможно, это связано с отличиями специфических механизмов генотипической адаптации, в основе которых лежат анатомо-физиологические различия однодольных и двудольных растений.

#### Литература

- Парибок Т.А. Загрязнение растений металлами и его эколого-физиологические последствия (обзор) // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л., 1983. С. 82–116.
- Foy C. D., Chaney R. L., White M. C. The physiology of metal toxicity in plants // Ann. Rev. Plant Physiol. 1978. Vol. 29. P. 511–566.
- Sheoran I. S., Singal H. R., Singh R. Effect of cadmium and nickel on photosynthesis and the enzymes of photosynthetic carbon reduction cycle in Pigeonpea (*Cajanus cajan* L.) // Photosynth. Res. 1990. Vol. 23. P. 345–351.
- Yurekli F. and Porgali Z. Banu The effects of excessive exposure to copper in bean plants // Acta Biol. Cracoviensia. 2006. Ser. Bot. Vol. 48. N 2. P. 7–13.
- Ghnaya T., Slama I., Messedi D., Grignon C., Ghorbel M.H., Abdelly C. Cd-induced growth reduction in the halophyte *Sesuvium portulacastrum* is significantly improved by NaCl // J. Plant Res. 2007. Vol. 120. N 2. P. 309–316.

# УСТЫЧНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Болондинский В.К.

*Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН*

Наряду с такими внешними факторами как освещенность, температура и влажность воздуха и почвы, концентрация  $\text{CO}_2$  на фотосинтез оказывают влияние и внутренние факторы. Поскольку в дневное время наблюдается низкая корреляция фотосинтеза с внешними факторами среды, изменения процесса связывают прежде всего с устьичной регуляцией фотосинтеза. Это, действительно, имеет место при водном стрессе (Berninger et al., 1996). Однако и при хорошем водоснабжении в лабораторных условиях в ходе очень тщательных экспериментов у культурных растений обнаружено преобладающее влияние устьиц (Молдау, 1977). В ряде других работ (Троенг, Linder, 1982, Молчанов, 1986 и др.) показано, что в достаточно широком диапазоне экологических факторов устьичная регуляция занимает скромное место и максимальный уровень фотосинтеза определяется прежде всего метаболическими процессами. На основе многочисленных экспериментов Кауэном, Джарвисом, Фаркьюхаром и другими исследователями была разработана теория оптимизации (Farquhar, Caemmerer, 1982). Суть ее заключается в том, что регуляция  $\text{CO}_2$ -газообмена осуществляется таким образом, чтобы усвоить максимальное количество  $\text{CO}_2$  на единицу транспирированной воды при данных условиях. За последние два десятилетия эта теория значительно модифицирована, появилось довольно много моделей, построенных только на данных факторов внешней среды и фотосинтеза (Цельникер и др., 2007). Однако, поскольку экспериментов на древесных растениях в естественных условиях, где измерялся бы длительное время  $\text{CO}_2$ - и  $\text{H}_2\text{O}$ -газообмен и внешние факторы среды, немного, верификация такого рода моделей затруднительна.

В нашей работе использованы результаты экспериментов по измерению  $\text{CO}_2$ -газообмена, транспирации (данные Б.М. Веселкова) и внешних факторов среды, проводившихся на полевой базе «Габозеро» в 50 км к северу от г. Петрозаводска (62°13' с.ш. и 34°10' в.д.). Исследования проводились с помощью газометрических установок на базе газоанализаторов ОА-5501 и Infracal-4 в сосняке черничном свежем на дереве 45-летнего возраста. В 1990 г. использовалась также портативная система LI-6200 (фирма LI-COR, США).

В сосняке черничном свежем устьичная проводимость пара  $\text{H}_2\text{O}$  ( $g_{sw}$ ) или обратная ей величина – устьичное сопротивление ( $r_{sw}$ ) рассчитывались с использованием транспирации ( $E$ ) и дефицита водяных паров в воздухе ( $D$ ) на основании закона Фика:  $E = g_{sw} \cdot (W_o - W_a) = (W_o - W_a) / r_{sw}$ , где  $W_o$  – концентрация насыщенного пара в межклетниках ( $\text{г/см}^3$ ),  $W_a$  – концентрация водяного пара в воздухе. Поскольку температура хвои близка к температуре воздуха,  $D = W_o - W_a$ . Аналогично полное сопротивление диффузии  $\text{CO}_2$  рассчитывалось из уравнения:  $P = g_{tc} \cdot (C_a - C_x)$ , где  $P$  – уровень плато фотосинтеза на световой кривой,  $C_a$  и  $C_x$  – весовые концентрации углекислого газа в атмосфере и в хлоропластах соответственно,  $g_{tc}$  – суммарная проводимость для  $\text{CO}_2$ .  $g_{tc} = 1/r_{tc}$ , где  $r_{tc}$  – суммарное сопротивление ( $r_{ac} + r_{sc} + r_m$ ).  $r_{ac}$ ,  $r_{sc}$ ,  $r_m$  – диффузионные сопротивления для молекул  $\text{CO}_2$  в пограничном слое листа, устьицах и клетках мезофилла соответственно. Величина мезофильного сопротивления ( $r_m$ ) косвенно характеризует структуру фотосинтетического аппарата на тканевом и молекулярном уровне. Наименьший вклад вносит сопротивление  $r_{ac}$  – при умеренном ветре около 0,15 с/см. Экспериментально установлено, что  $r_{sc} = 1,6 r_{sw}$ . В данных расчетах мы пренебрегаем кутикулярной транспирацией, так как ее диффузионное сопротивление для сосны – 140 с/см ( $g_{кут} = 2,9 \text{ mmol}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ) – почти на 2 порядка больше  $r_{wc}$  (Цельникер и др., 2007).

У  $C_4$ -растений величина  $C_x$  близка к нулю. Для  $C_3$ -растений, к которым относится и наш объект, эту величину приравнивают к углекислотному компенсационному пункту ( $\Gamma$ ), который мы определяли экспериментально с хвоей в замкнутой системе как на стационарной установке, так и с помощью газоанализатора Li-Cor. В зависимости от сочетания факторов внешней среды при освещенности более 100 Вт/м<sup>2</sup> величина « $\Gamma$ » колебалась в пределах 55-67 мкмоль/моль (0,11 – 0,13·10<sup>-6</sup> г/см<sup>3</sup>). В утренние часы и при малой освещенности « $\Gamma$ » колеблется в более значительных пределах. Относительную роль степени открывания устьиц в лимитировании фотосинтеза оценивали вычисляя отношение  $r_{sc} / (r_{sc} + r_m)$ . Использовались наблюдения при освещенности выше 100 Вт, т.к. при меньшей освещенности колебания величины « $\Gamma$ » значительны и погрешность вычислений увеличивается. Доля устьичной регуляции оценивалась как для коротких периодов времени (часы, дни), так и длинных периодов (декады, месяцы).

Для периода 5–17 мая со средненежными температурами от 3 до 13 °С и эпизодическими ночными заморозками средненежное значение  $r_{sc} / (r_{sc} + r_m)$  лежит в интервале 0,11 до 0,28. При этом средненежные значения устьичного сопротивления ( $r_{sc}$ ) изменялись от 4,8 до 19,4 с/см ( $g_{sc} = 83 - 21 \text{ mmol}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ). В течение 10 майских дней минимальные значения устьичного сопротивления имели тенденцию к снижению, что указывает на сравнительно широкое раскрытие устьиц. Потепление с 14 до 17 мая (среднесуточная температура воздуха – 20,7 °С) привело к сильной устьичной регуляции процессов фотосинтеза и транспирации ( $r_{sc} = 62,8 - 67,1 \text{ с/см}$ ). В эти дни устьичное сопротивление в несколько раз превысило мезофильное. Причиной этого бы-

ли низкие температуры почвы на глубинах 10-60 см (+2 – +4 °C). В целом для всего весеннего периода отношение  $r_{sc}/(r_{sc} + r_m)$  составило 0,35. Поэтому можно сказать, что в основном в весенний период мы имели дело с регуляцией фотосинтеза метаболическими процессами.

В летний период (июнь – июль) доля устьичного сопротивления диффузии  $CO_2$  составила 44%, но в течение 16 дней среднедневные значения  $r_{sc}$  были больше  $r_m$ , и в жаркие дни на протяжении этих двух месяцев в течение нескольких дневных часов сопротивления  $r_{sc}$  и  $r_m$  были близки. Таким образом, даже в хорошо оводненном сосняке черничном свежем устьичная регуляция достаточно сильная.

В начале августа, несмотря на мало изменившиеся внешние условия наблюдали уменьшение фотосинтеза более чем в два раза (Болондинский, Кайбияйнен, 2003). При этом средние значения устьичного сопротивления изменились мало. Для всего августовского периода  $r_{sc} = 14,1$  с/см ( $g_{sc} = 28,4$  mmol/(m<sup>2</sup>·c)), а мезофильное сопротивление возросло до 60,8 с/см ( $g_m = 6,58$  mmol/(m<sup>2</sup>·c)), то есть уменьшение фотосинтеза было вызвано в основном метаболическими процессами. Детальное рассмотрение суточной динамики  $r_{sc}$  и  $r_m$  показывает, что и в августе имеются моменты, когда оба сопротивления достаточно близки.

Обычно с восходом солнца в течение нескольких минут происходило падение  $r_{sc}$  от очень больших величин, характерных для предутренних часов, до довольно низкого значения – 5–6 с/см. До 14–15 часов наблюдается слабый рост устьичного сопротивления, а с 15 часов оно быстро возрастает до 15–20 с/см. Следующий рост  $r_{sc}$  начинается при уменьшении освещенности с 60 до 0 Вт/м<sup>2</sup>. Такого явления обычно не наблюдалось ни в весенний, ни в летний периоды. Летом на протяжении светового дня после утреннего падения устьичное сопротивление колеблется около некоторого значения иногда со слабым трендом в сторону увеличения к вечеру. Лишь в период атмосферной засухи прослеживается возрастание  $r_{sc}$  в полуденные часы. И в августе устьичная регуляция днем на фоне большого мезофильного сопротивления не имеет решающего значения. В летний период прослеживается тенденция к снижению  $r_m$  с ростом  $r_{sc}$ , и их сумма ( $r_{tc}$ ) изменяется в достаточно узком интервале. Характер этой зависимости экспериментально подтверждает модельные расчеты (Цельникер и др. 2007). При больших значениях фотосинтеза (12–16 мг  $CO_2$  /(г·час) в период интенсивного роста связь между  $r_{sc}$  и  $r_m$  близка к линейной, то есть растение в этот момент стремится путем обменных процессов сохранить высокий уровень  $CO_2$ -газообмена, не допуская сильного обезвоживания своих структур.

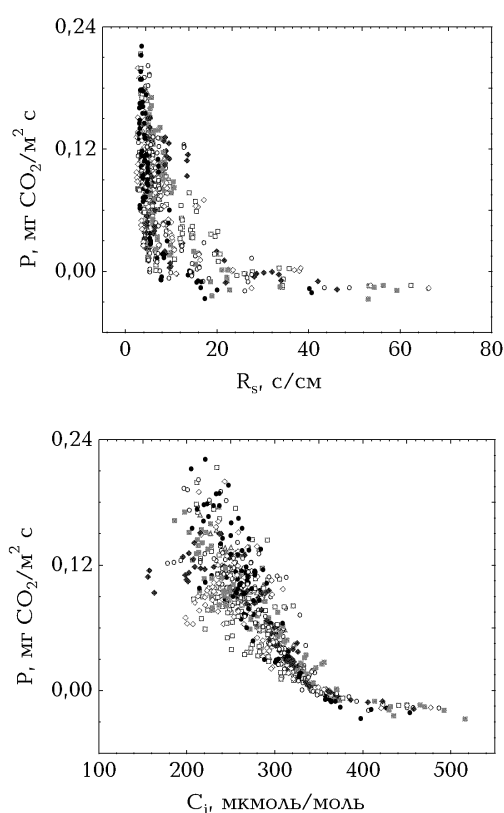


**Рис. 1.** Зависимость  $CO_2$ -газообмена ( $P$ ) побегов 30-летней сосны от межклеточной концентрации ( $C_i$ ) и устьичного сопротивления ( $r_{sc}$ ).

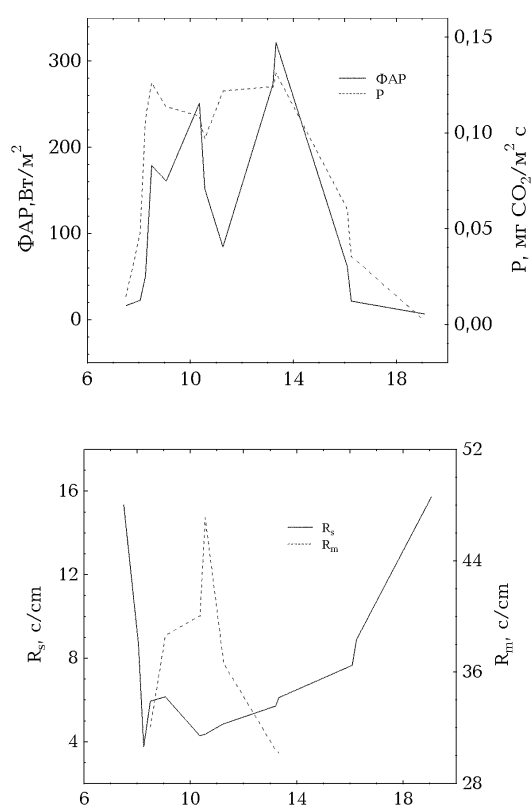


**Рис. 2.** Суточная динамика фотосинтетически активной радиации (ФАР) и фотосинтеза ( $P$ ), устьичного ( $r_{sc}$ ) и мезофильного ( $r_m$ ) сопротивлений у побега в средней части кроны 7-метрового 30-летнего дерева в сосняке вересковом.

Второй эксперимент проводился в конце августа в более жестких по водоснабжению условиях на деревьях 10–30-летнего возраста в сосняке вересковом. Данный период характеризовался малой облачностью, большим размахом суточных температур (3–22 °C). Дефицит водяных паров в воздухе в некоторые дни превышал 2000 Па, что является редким явлением в это время года. Запасы влаги в почве составляли в 0–20 см и 0–50 см слоях 14 и 25 мм соответственно.

Устьичное сопротивление с 8 до 16 часов изменялось в пределах 4–7 с/см ( $g_{sc} = 100–57 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{c})$ ) и мало влияло на общее сопротивление диффузии (рис. 2). Значения  $C_i$  находились в интервале 220–320 мкмоль/моль. С увеличением фотосинтеза  $C_i$  уменьшалась (рис. 1). Для большинства побегов корреляция  $C_i$  и  $g_m$  достаточно высока ( $r^2=0,74–0,87$ ). В утренние полуденные часы рост транспирации был обусловлен в основном ростом  $D$ . Устьичная регуляция процесса очень слабая. Так как фотосинтез в это время был достаточно стабилен (рис. 2), продуктивность транспирации ( $P/E$ ) уменьшалась. При увеличении  $D$  с 800 до 1600 Па она упала более чем в 4 раза. Такое неэкономное расходование воды, очевидно связано с большой потребностью в ассимилятах, а также косвенно свидетельствует о достаточно хорошем водном снабжении растений в данный период развития. Подобные ситуации неоднократно имели место и в летний период в сосняке черничном свежем. По всей вероятности, фактор оптимизации является далеко не единственным в выборе стратегии поведения растения. В различные фазы вегетации при реализации генетически заложенных программ приоритеты могут изменяться и это отражается на характере устьичной регуляции фотосинтеза.

#### Литература

- Молдау Х. А. Устьица – универсальные регуляторы фотосинтеза // Физиология растений. 1977. Т. 24. № 5. С. 969–975.
- Молчанов А. Г. Соотношение фотосинтеза и транспирации у сосны обыкновенной в условиях южной тайги // Лесоведение. 1986. № 4. С. 76–82.
- Цельникер Ю. Л., Корзухин М. Д., Суворова Г. Г., Янькова Л. С., Копытова Л. Д., Филиппова А. К. Анализ влияния факторов среды на фотосинтез хвойных Предбайкалья // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. С-Петербург, Гидрометеоиздат, 2007. Т. XXI. С. 265–292.
- Berninger, F., Makela, A. & Hari, P. Optimal control of gas exchange during drought: Empirical evidence // Ann. Bot. 1996. V. 77. P. 469–476.
- Farquhar G., von Caemmerer S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions // Encyclopedia of plant physiology, New series. V. 12B. / Ed. Lange, O., Nobel, P., Osmond, C. & Ziegler, H. Physiological plant ecology II. Berlin: Springer-Verlag, 1982. P. 550–587.
- Troeng E., Linder S. Gas Exchange in a 20-year-old Stand of Scots Pine II. Variation in net Photosynthesis and Transpiration within and between Trees // Physiol. Plant. 1982. V. 54. № 1. P. 15–23.

## НИЗКАЯ ТЕМПЕРАТУРА ИМИТИРУЕТ ЭФФЕКТ СИЛЬНОГО СВЕТА, А ВЫСОКАЯ – ДЕЙСТВИЕ ЗАТЕНЕНИЯ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ

Буболо Л.С., Кислюк И.М.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Адаптация растений к температуре индуцирует появление структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата, которые развиваются и при адаптации к условиям освещения.

Рост при низкой температуре приводит к утолщению листовых пластинок, увеличению размеров клеток хлоренхимы, формированию хлоропластов с относительно малым суммарным объемом тилакоидов и большим объемом стромы. Эти особенности характерны как для растений из холодных местобитаний (тундра), так и для более теплолюбивых растений, выращенных при пониженной температуре, а также для многих зимнезеленых растений средней полосы в осенне-зимний период.

В листьях высших растений и у зеленых водорослей рост на холоде приводит к снижению содержания хлорофилла (в расчете на хлоропласт), отношения хлорофилл/каротиноиды и к увеличению пула пигментов виолаксантинового цикла. В хлоропластах растений, растущих при пониженной температуре, по сравнению с растущими в тепле среднее число тилакоидов в гранах и соотношение длины мембран appressed/non-appressed меньше, с чем связано увеличение отношения  $X_l \text{ a}/X_l \text{ б}$  и уменьшение количества полипептидов ССК2. Увеличенный объем стромы по отношению к сумме тилакоидов коррелирует с повышенным содержанием ферментов цикла Кальвина, в том числе Рубиско (в расчете на хлорофилл). Как правило, подобная организация фотосинтетического аппарата обеспечивает высокую фотосинтетическую способность в широком температурном диапазоне.

Все эти признаки у разных видов выражены в различной степени. Однако можно считать, что они являются типичными для акклиматизированных к низкой температуре холодостойких растений.

Такие же структурные и функциональные особенности фотосинтетического аппарата формируются под действием сильного света. При полном солнечном освещении даже при благоприятных для фотосинтеза и роста условиях лишь около 10% поглощенной энергии используется в фотосинтетических реакциях. При пониженной температуре процент утилизации поглощенного света еще ниже. Перечисленные выше особенности организации фотосинтетического аппарата связаны с защитой реакционных центров ФС2 от повреждающего действия избытка энергии и поэтому имеют адаптивное значение для фотосинтеза как при повышенной освещенности, так и при пониженной температуре. Низкое содержание хлорофилла и комплексов ССК2 в хлоропласте уменьшает поглощение света. Ксантофиллы и каротиноиды выполняют фотопротекторную функцию. Активная фиксации CO<sub>2</sub>, которую обеспечивает высокая концентрация Рубиско и других ферментов цикла Кальвина, также способствует максимально возможному использованию поглощенной световой энергии.

Повышение температуры роста вызывает изменение в организации фотосинтетического аппарата аналогичные тем, которые вызывает затенение. Листья растений, растущих при более высокой температуре, по сравнению с листьями, формирующимися на холоде, тоньше, клетки хлоренхимы обычно мельче, хлоропласты располагаются вдоль клеточных стенок, не затеняя друг друга (напротив, в клетках растений в тундре и в средней полосе зимой хлоропласты размещаются группами или слоями, нередко под углом к клеточной стенке). В хлоропластах под действием тепла увеличиваются содержание хлорофилла, число тилакоидов и их суммарная длина, относительное количество крупнотилакоидных гран. Отмечено увеличение отношения мембран appressed/non-appressed, которое часто, но не всегда, сопровождается снижением отношения Хл а /Хл б и увеличением количества полипептидов ССК2.

Реорганизация тилакоидной системы в зрелых хлоропластах может произойти за очень короткий срок. В результате 3-х часовых экспозиций при супероптимальной температуре (тепловых шоков), повышающих терморезистентность фотосинтеза, в хлоропластах пшеницы и земляники увеличивается число и суммарная протяженность фотосинтетических мембран. Формируются многотилакоидные граны, уменьшается доля гран с малым количеством тилакоидов. В этом случае изменения в структуре хлоропластов не сопровождались какими-либо сдвигами в содержании и соотношениях фотосинтетических пигментов, мембранных и растворимых белков. Однако одновременно с увеличением объема тилакоидной системы в 1,4 раза в хлоропластах пшеницы в 1,5 раза увеличилось содержание хлоропластных липидов, что указывает на формирование тилакоидов с измененной молекулярной структурой, для которой характерны высокие соотношения липиды / белок и липиды / хлорофилл.

Многотилакоидные граны «теневого» типа могут также формироваться в результате объединения предсуществующих мелких гран. Это происходит под действием более коротких интенсивных прогревов и не сопровождается увеличением суммарной длины тилакоидов и стимуляцией синтеза липидов.

В отличие от «световой» структуры, формирующейся под действием холода и имеющей несомненное приспособительное значение, вопрос о значении образования тилакоидной системы «теневого» типа в результате действия повышенной температуры остается открытым.

#### Литература

- Кислюк И.М., Буболо Л.С., Каменцева И.Е., Котлова Е.Р., Шерстнева О.А. Тепловой шок увеличивает терморезистентность фотосинтетического транспорта электронов, количество мембран и липидов в хлоропластах листьев пшеницы // Физиология растений. 2007. Т.54. С. 517–525.
- Кислюк И.М., Васильковский М.Д., Буболо Л.С., Палеева Т.В., Влияние температуры на строение листьев и фотосинтез *Carex lugens* (Cyperaceae) *Arctagrostis arundinacea* (Poaceae). // Ботан. журн. 1983. Т.68. С. 1325–1332.
- Мирославов Е.А., Вознесенская Е.В., Буболо Л.С. Структура хлоропластов северных растений в связи с адаптацией фотосинтетического аппарата к условиям Арктики. // Физиология растений. 1996. Т.43. С. 374–379.
- Пьянков В.И., Васильковский М.Д., Температурная адаптация фотосинтетического аппарата растений арктической тундры о.Врангеля *Oxyria digyna* и *Alopecurus alpinus* // Физиология растений. 1994. Т. 41. С. 517–525.
- Adams III W.W., Demmig-Adams B., Rosenstiel T.N., Brightwell A.K., Ebbert V. Photosynthesis and photoprotection in overwintering plants // Plant Biol. 2002. V.4. P. 545–557.
- Maxwell D.P., Falk S., Trick C.G., Huner N.P. Growth at low temperature mimics high-light acclimation in *Chlorella vulgaris* // Plant Physiol. 1994. V.105. P. 535–543.

### ЭФФЕКТИВНОСТЬ ДЕЙСТВИЯ СИНТЕТИЧЕСКИХ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА РАСТЕНИЯ ТОМАТА (*LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL) В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ВЫРАЩИВАНИЯ

Будыкина Н.П., Алексеева Т.Ф., Хилков Н.И.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

В последние десятилетия наряду с созданием устойчивых и высокопродуктивных сортов растений с помощью селекции и генной инженерии используют и другие методы воздействия, модифици-

рующие или усиливающие реализацию генетического потенциала продуктивности растений в пределах нормы реакции генотипа. Это биологически активные вещества, в частности, синтетические регуляторы роста и развития растений, дающие существенный экономический эффект (Будыкина и др., 1997, 1998, 1999, 2003, 2007; Kamuro, Tacatsuto, 1999; Kripach et al. 2000; Деева, 2001; Малеванная, 2001; Лукаткин и др., 2003; Прусакова и др., 2005 и др.).

Мы провели изучение эффективности действия различных по природе и механизму действия синтетических рострегулирующих препаратов (хлорхолинхлорида – ССС, силка и эпина\* экстра) на растения томата (*Lycopersicon esculentum* Mill) при культивировании его в различных типах культурооборота (зимне-весеннем, весенне-летнем и летне-осеннем) в условиях Карелии.

Выполненные исследования показали, что реакция томата на обработку препаратами, на основании оценки в онтогенезе их ростовых и генеративных процессов, устойчивости к стресс-факторам, урожайности и качества продукции, меняется в зависимости от комплекса микроклиматических факторов, фазы развития растений при обработке, концентрации (дозы) и способа применения препарата.

Установлено, что эффекты действия хлорхолинхлорида зависят от температуры воздуха и освещенности в теплице, влажности почвы и уровня минерального питания. Так, в рассадный период ССС тормозит апикальный рост растений томата при температурах в диапазоне 15–42 °С (физиологически оптимальные и повышенные температуры среды) и стимулирует подъем холодоустойчивости в области низких положительных и оптимальных температур (6–27 °С).

Анализ данных по изучению действия препарата на показатели рассады при различной интенсивности освещения показал (табл. 1), что ростингибирующий эффект ретарданта сильнее в условиях пониженной освещенности (4–6 тыс. лк). Отмечены и некоторые различия в распределении сухой биомассы целого растения при низкой и более высокой (8–10 тыс. лк) освещенности. К концу рассадного периода у обработанных хлорхолинхлоридом растений доля стеблей в общей массе примерно вдвое ниже, а доля корней, наоборот, в 1,5 раза выше, чем у контрольных растений. Подчеркнем, что последнее положительно сказывается на укоренении рассады в теплицах. При этом разница в биомассе при обеих интенсивностях освещения была меньше в группе растений, обработанных ретардантом, чем у растений контрольных вариантов. Независимо от уровня освещенности хлорхолинхлорид существенно ускорял генеративное развитие томатов. Препарат способствовал лучшему использованию световой энергии растениями, и уровень освещенности в зимние месяцы 4 тыс. лк обеспечивал высокое качество рассады. В режиме низкой освещенности ростингибирующий эффект ретарданта усиливался и сохранялся дольше, нежели при освещенности 8–10 тыс. лк. При высоких интенсивностях облученности рассады (выращивание ее в весенние и летние месяцы) положительное влияние препарата обнаружено только при увеличении дозы до 50–100 мг/раст. (в зимний период оптимальной является доза 20 мг/раст.). В послерассадный период повышение содержания азота в тепличных грунтах существенно ослабляет росттормозящее действие ретарданта и стимулирует при этом раннюю и общую продуктивность. Снижение влажности почвы в первые две недели после высадки рассады до 50% ППВ, наоборот, усиливает ростингибирующее влияние ССС и приводит к снижению урожайности.

Таблица 1

Влияние хлорхолинхлорида (ССС, доза 20 мг/растение) при различной освещенности на качество рассады томатов (сорт Ласточка) перед высадкой в зимнюю теплицу

| Показатель                                     | Освещенность, тыс.лк                     |                                                 |                                          |                                                 |
|------------------------------------------------|------------------------------------------|-------------------------------------------------|------------------------------------------|-------------------------------------------------|
|                                                | 4–6                                      |                                                 | 8–10                                     |                                                 |
|                                                | контроль                                 | ССС                                             | контроль                                 | ССС                                             |
| Высота растений, см                            | 60 ± 5                                   | 30 ± 3                                          | 45 ± 4                                   | 32 ± 4                                          |
| Диаметр стебля в области 5–6-го междоузлия, мм | 5,0 ± 0,3                                | 6,5 ± 0,4                                       | 5,4 ± 0,2                                | 6,9 ± 0,2                                       |
| Число листьев, шт.                             | 14,5 ± 0,3*                              | 14,1 ± 0,2*                                     | 14,9 ± 0,3*                              | 14,0 ± 0,2 *                                    |
| Фаза развития                                  | Цветение 1-го, бутонизация 2-го соцветия | Цветение 1-го и 2-го, бутонизация 3-го соцветия | Цветение 1-го, бутонизация 2-го соцветия | Цветение 1-го и 2-го, бутонизация 3-го соцветия |
| Сухая масса одного растения, г                 | 14,08 ± 0,3                              | 10,1 ± 0,2                                      | 12,3 ± 0,2                               | 11,1 ± 0,3                                      |
| В том числе:                                   |                                          |                                                 |                                          |                                                 |
| листья                                         |                                          | 5,0 ± 0,3                                       |                                          |                                                 |
| стебли                                         | 5,9 ± 0,2                                | 3,0 ± 0,1                                       | 4,5 ± 0,1                                | 5,2 ± 0,2                                       |
| корни                                          | 7,7 ± 0,3                                | 2,1 ± 0,1                                       | 6,1 ± 0,2                                | 3,5 ± 0,2                                       |
|                                                | 1,2 ± 0,0                                |                                                 | 1,7 ± 0,1                                | 2,4 ± 0,1                                       |

\* Недостоверно различающиеся пары средних



Проведенное изучение реакции растений томата на обработку биорегулятором силк (натуральная смесь натриевых солей тритерпеновых кислот, выделенных из древесной зелени пихты сибирской) позволило нам определить диапазон концентраций (доз), при которых наблюдаются положительные эффекты препарата. Установлено, что обработка 0,005%-ным раствором силка растений на стадии рассады интенсифицирует рост и развитие, повышает массу растений: вегетативных органов – на 47%, корневой системы – на 85 %. Таким образом, силк позволяет повысить качество рассады и одновременно сократить сроки ее выращивания. Особенно эффективной оказалась доза 0,75 мг/раст. при трехразовом опрыскивании растений в фазах цветения второй, третьей – четвертой и пятой – шестой кисти. При высоком уровне солнечной радиации в сочетании с высокой температурой использование этого приема повысило завязываемость плодов на второй кисти на 8%, третьей – на 14%, четвертой и пятой – на 13% и шестой – на 18%. При этом созревание плодов начиналось на 3–5 дней раньше, чем с контрольного варианта. Ко времени первого сбора плодов с контрольных растений в варианте с обработкой силком было проведено два сбора. Ранний урожай зрелых плодов превысил контроль на 1,8 кг/м<sup>2</sup>, общий за оборот – на 22% и составил 12,1 кг/м<sup>2</sup>. Важно отметить, что силк повышал устойчивость растений томата к фитопатогенам, в частности, к серой гнили и черной бактериальной пятнистости.

Таким образом, наши исследования по изучению действия фиторегулятора силк на тепличную культуру томата в оптимальных и неблагоприятных условиях выращивания доказывают, что препарат способен усиливать процессы роста, развития и повышать продуктивность и иммунитет растений.

Результаты опытов с препаратом эпина\* экстра (д.в. эпибрасинолид – синтетический аналог природного фитогормона – в концентрации 0,025 г/л) показали, что препарат обладает полифункциональным действием. Во-первых, в условиях весенней пленочной теплицы он обеспечивает высокую приживаемость рассады при низкой температуре в корнеобитаемой среде и стимулирует дальнейший рост растений. Во-вторых, в режиме относительно низкой завязываемости плодов, обусловленной недостаточным соответствием температуры и влажности воздуха требованиям культуры, препарат уменьшает опадание генеративных органов, индуцирует образование и дальнейший рост плодов. Более того, установлена способность эпина\* экстра ограничивать (уменьшать) пораженность растений томата серой гнилью (возбудитель гриб *Botrytis cinerea* Pers.). Серая гниль плодов – распространенное в защищенном грунте, особенно в пленочных теплицах, заболевание. Исследования показали значительное снижение степени распространения серой гнили при обработке растений в фазе цветения 3–4 – го соцветий. В этом варианте не отмечено поражения заболеванием бутонов, завязей, а позднее и плодов. Число растений с листовой и стеблевой формами серой гнили составило 2,0 и 0,5% соответственно. В контрольном варианте процент растений с поражением надземных органов составил: листьев – 6,4%, стеблей – 4,3%, бутонов и плодов – 6,0%.

Таблица 2

Влияние эпина\* экстра на урожайность томатов F<sub>1</sub> Верлиока в весенне– летнем культурообороте

| Вариант                                                                                              | За первые две недели плодоношения |                     |      | За весь период плодоношения |                     |      |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|---------------------|------|-----------------------------|---------------------|------|
|                                                                                                      | всего, кг/м <sup>2</sup>          | прибавка к контролю |      | всего, кг/м <sup>2</sup>    | прибавка к контролю |      |
|                                                                                                      |                                   | кг/м <sup>2</sup>   | %    |                             | кг/м <sup>2</sup>   | %    |
| Контроль                                                                                             | 3,4                               | –                   | –    | 8,5                         | –                   | –    |
| Полив рассады                                                                                        | 4,2                               | 0,8                 | 23,5 | 9,7                         | 1,2                 | 14,1 |
| Полив рассады + опрыскивание через 5 дней после посадки                                              | 4,6                               | 1,2                 | 35,2 | 10,4                        | 1,9                 | 22,3 |
| Опрыскивание в фазе цвет. 3–4-го соцветий                                                            | 3,9                               | 0,5                 | 14,7 | 11,5                        | 3,0                 | 35,2 |
| Полив рассады + опрыскивание через 5 дней после посадки + опрыскивание в фазе цвет. 3–4 –го соцветий | 4,8                               | 1,4                 | 41,1 | 12,4                        | 3,9                 | 45,9 |
| НСР <sub>05</sub>                                                                                    | 0,2                               |                     |      | 0,4                         |                     |      |

Как правило, применение эпина\* экстра приводит к повышению продуктивности томата. Так, например, при выращивании его в весенних пленочных теплицах урожай плодов за первые две недели плодоношения по сравнению с контролем увеличился на 15–41%, за весь период плодоношения на 14–46% в зависимости от кратности и способа обработки. Наиболее высокие темпы поступления ранней продукции обеспечила дву- и трехкратная обработка (рассады и вегетирующих растений) (табл. 2). Особо подчеркнем, что препарат оказывает положительное действие при небольших нормах расхода – 5,6–12 мг д. в. на га.

Таким образом, представленные данные позволяют утверждать, что все три препарата проявляют свою активность во взаимодействии с условиями окружающей среды. Показано, что ССС, силк и эпин\* экстра способны существенно модифицировать ответ растений на неблагоприятное действие факторов среды и целена-

правленно менять характеристики томатов, такие как рост, термо- и болезнеустойчивость, а также продуктивность, сроки и продолжительность плодоношения.

*Литература*

- Будыкина Н.П., Алексеева Т.Ф., Хилков Н.И., Малеванная Н.Н. Эффективность применения препарата циркон на картофеле и капусте цветной //Агрохимия. 2007. № 9. С. 32–37.
- Будыкина Н.П., Дроздов С.Н., Курец В.К., Прусакова Л.Д. Комплексное использование фиторегуляторов на томате в весенне-летнем обороте //Агрохимия. 1997. № 8. С. 52–55
- Будыкина Н.П., Дроздов С.Н., Курец В.К., Прусакова Л.Д., Тимейко Л.В. Особенности реакции растений огурца на действие хлорхолинхлорида при разных световых и температурных условиях среды //Агрохимия. 1998. № 8. С. 40–44.
- Будыкина Н.П., Курец В.К., Дроздов С.Н., Волкова Р.И., Прусакова Л.Д. Эффективность совместного применения ретардантов на тепличной культуре огурца //Агрохимия. 1999. № 11. С. 58–63.
- Будыкина Н.П., Тимейко Л.В., Савина И.В., Хилков Н.И. Эффективность эпибрассинолида как регулятора плодообразования у тепличного томата //Наука и образование – 2003: Матер. Всерос. научн.-технич. конф. Мурманск, 2003.
- Деева В.П. Генетическая детерминация адаптивных реакций отдельных генотипов при воздействии регуляторов роста в условиях стресса //Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях. Тез. докл. междунар. конф. М., 2001. С. 81.
- Лукаткин А.С., Жамгарян Ю.А., Пугаев С.В. Влияние тиадазурина на продуктивность, холодоустойчивость и качество плодов огурца //Агрохимия. 2003. № 7. С. 52–59.
- Малеванная Н.Н. Циркон на службе растений //Гавриш, 2001. № 1. С. 21.
- Прусакова Л.Д., Малеванная Н.Н., Белопухов С.Л., Вакуленко В.В. Регуляторы роста растений с антистрессовыми и иммунопротекторными свойствами. //Агрохимия. 2005. № 11. С. 76–86.
- Kamuro Y., Tacatsuto S. Practical application of brassinosteroids in agricultural fields //Brassinosteroids: steroidal plant hormones. Tokyo, 1999. P. 223–241.
- Kripach V., Zhabinski J.V., de Groot A. Twenty years of Brassinosteroids: Steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century //Annals of Botany. 2000. V. 86. P. 441–447.

**ОБЩАЯ СХЕМА ВЗАИМОСВЯЗИ ПОТОКОВ И ПУЛОВ УГЛЕРОДА ПРИ ФОТОСИНТЕЗЕ И ДЫХАНИИ И ВЛИЯНИЕ НА НИХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ**

**Быков О.Д.**

*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*

С того времени, как М.Кальвин с группой своих сотрудников раскрыли тайны превращения углерода при фотосинтезе (Бассем, Кальвин, 1962), а Д. Арнон описал фотосинтетическое фосфорилирование в рамках единой схемы фотосинтеза (Арнон, 1962)), прошло более столетия. Немало было сделано за этот период в познании как самого фотосинтеза (Мокроносов, Гавриленко, 1992), так и другого глобального жизненного процесса, – дыхания (Головкин, 1999; Семихатова, Чиркова, 2001; Медведев, 2004). Трудными многими исследователями была показана ошибочность прежней концепции о конкурентном взаимоотношении этих процессов и установлено, что между ними существует тесная связь и взаимовлияние. В общей схеме метаболизма органических веществ в растении фотосинтез и дыхание выступают как участники одной биохимической цепи реакций, на одном участке которой находится фотосинтез, на другом – дыхание. Существует несколько факторов влияющих на интенсивность дыхания, из них, пожалуй, наиболее сильным является фотосинтез.

Связи и взаимовлияние процессов фотосинтеза и дыхания прослеживается во многих аспектах и практически на всех уровнях организации биологических систем, начиная с фотосинтезирующей клетки и кончая биосферой в целом. Эта связь относится не только к пути углерода, но и, как известно, к пути трансформации энергии. Выражается она в общности той «разменной энергетической монеты» – АТФ, которая используется и в фотосинтезе, и в дыхании.

В литературе не раз обсуждалась проблема взаимосвязи фотосинтеза и дыхания. Помимо научного интереса к ней (Заленский, 1957; Моиз, 1962; Быков, 1963) имелись и причины практического характера: можно ли рассчитывать на повышение продуктивности растений, ведя селекцию на пониженное дыхание? (Zelitch, 1975). До сих пор эта проблема не получила своего окончательного решения в плане ответа на вопрос – усиливает или ослабляет фотосинтез дыхание и в какой мере? Так же окончательно не дан ответ на вопрос о том, как дыхание влияет на фотосинтез? Решение этих вопросов вряд ли может быть достигнуто на основе изучения только отдельных частных реакций без построения и анализа общих схем взаимосвязи дыхания и фотосинтеза.

В данной работе мы рассматриваем одну из таких общих схем, построенную для анализа путей углерода при фотосинтезе и дыхании в фотосинтезирующих клетках, тканях или листьях растений, от-

влекаясь от их реальной величины, структуры и анатомии. Нас будут интересовать направление и величина потоков углерода между его пулами в зависимости от основных факторов внешней среды. Пулы на схеме (рис.1) представлены в виде кругов и обозначены буквами X, Y, Z; потоки углерода – стрелками, указывающими направление потока. Буквой X обозначен пул свободного акцептора  $\text{CO}_2$  – органического соединения, которое тем или иным образом способно соединяется с молекулой углекислого газа (в свободной или ионной форме), образуя поток углерода (стрелка 1a), который направлен в пул Y. В этот последний пул мы включаем вещества, являющиеся промежуточными продуктами фотосинтеза и дыхания. Из рис. 1 видно, что процесс, который мы называем истинным фотосинтезом, выражается стрелкой 1, идущей от  $\text{CO}_2$  в пул Y.

Наряду с истинным фотосинтезом, регулируемым концентрацией  $\text{CO}_2$  и концентрацией акцептора углекислого газа, пул X дает начало еще одному процессу – фотодыханию (Goldsworthy, 1970), зависящему от концентрации кислорода  $[\text{O}_2]$ . Оба названных процесса катализируются одним и тем же «двуликим» ферментом – РБФ- карбоксилазой/оксигеназой (РУБИСКО). В результате взаимодействия молекулярного кислорода с РБФ часть углерода пула X попадает в пул Y (стрелка 2a), где продукты окисления РБФ (2-фосфогликолат и 3-фосфоглицерат) претерпевают ряд превращений. При этом из фосфогликолата последовательно образуются гликолат, глиоксилат, глицин и, наконец, серин и  $\text{CO}_2$  фотодыхания. На схеме рис. 1 поток углерода, отражающий процесс фотодыхания, выражен в виде стрелки 2, направленной от пула Y к  $\text{CO}_2$ .

Процессы ассимиляции углекислого газа и фотодыхания приводят к трате акцептора  $\text{CO}_2$ . При наличии только этих процессов пул X должен был бы уменьшаться. Но такого уменьшения может и не происходить в результате функционирования пула Y и регенерации в нем РБФ, что показано на рис 1. стрелкой 4. Скорость этого процесса зависит, очевидно, от концентрации интермедиатов пула Y и АТФ, образующегося в ходе циклического и нециклического фотофосфорилирования (Арнон, 1962). В свою очередь процессы фотофосфорилирования определяются состоянием пигментного аппарата (ПА), состоянием электрон транспортной цепи (ЭТЦ), интенсивностью и спектральным составом света (на схеме фактор «Свет»). Влияние этого фактора на поток углерода из пула Y в пул X выражен на рис. 1. пунктирной стрелкой, в отличие от полужирных сплошных линий, которыми обозначены потоки углерода.

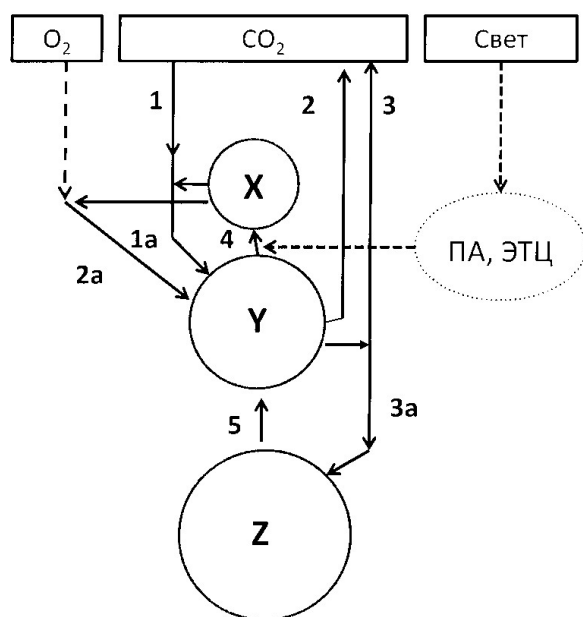


Рис. 1. Общая схема взаимосвязи потоков и пулов углерода при фотосинтезе и дыхании (объяснения в тексте)

Роль пула Y не ограничивается участием в фотодыхании, в пополнении пула X и тем самым в поддержании истинного фотосинтеза. Не менее важна его роль в других процессах дыхания, связанных с реакциями декарбоксилирования, осуществляемыми посредством цикла Кребса, пентозофосфатного пути, метаболизма интермедиатов гликолиза и брожения. Независимо от химической природы участников дыхательного метаболизма в результате всех названных процессов образуется единая энергетическая валюта – АТФ, углекислый газ, вода. Поток углерода ( $\text{CO}_2$ ), генерируемый в результате этого суммарного процесса, который называют «темновым», «митохондриальным», по нашему мнению лучше – «остаточным» дыханием (Быков, 2006), на схеме показан стрелкой 3. Образующиеся в процессах остаточного дыхания энергетические эквиваленты тратятся как на регенерацию акцептора  $\text{CO}_2$ , так и на син-

тез конечных продуктов, запасаемых в пуле Z. К пулу Z мы относим конечные продукты фотосинтеза, запасные вещества, являющиеся исходными субстратами дыхания (сахароза), белки, жиры, высокомолекулярные углеводы (крахмал). Во время фотосинтеза пул Z растет за счет поступления углерода из пула промежуточных соединений Y, что на схеме выражает участок линии 3а. Вместе с тем пул Z тратит часть своего запаса углерода в процессах катаболизма высокомолекулярных соединений, образуя промежуточные продукты, поступающие в виде потока углерода из пула Z в пул Y. На рис.1. этот поток показан в виде стрелки 5.

Рассмотренная схема отражает главные связи и направления потоков углерода при фотосинтезе и дыхании, которые свойственны  $C_3$ -растениям. Для других фотосинтетических групп растений ( $C_4$ , САМ) схема на рис. 1 должна быть несколько изменена.

Таким образом, согласно рассмотренной схеме пул углерода X дает начало процессам фотосинтеза и фотодыхания, пул Y участвует во всех процессах дыхания, пул Z – отражает метаболизм конечных и запасных продуктов фотосинтеза.

Описывая данную схему, мы почти не касались ее энергетического аспекта. Это специальный и важный вопрос, требующий особого рассмотрения. Тем не менее, здесь следует указать, что в энергетическом отношении потоки и пулы углерода, представленные в схеме, далеко не равнозначны. То же касается степени восстановленности химических соединений, входящих в их состав. Очевидно, что углекислый газ в этом отношении характеризуется наиболее низкими показателями. Поэтому при его связывании акцептором и образовании продуктов реакции происходит снижение названных показателей (в среднем на единицу массы углерода) по сравнению с их исходным значением. Отсюда следует, что молекулы акцептора, входящие в состав пула акцептора  $CO_2$ , находятся на более высоком энергетическом уровне по сравнению с органическими веществами пула Y. Это согласуется с тем, что пополнение пула X согласно схеме (стрелка 4) происходит при участии АТФ.

Менее определенная картина имеет место при сравнении энергетики пулов Y и Z. Тем не менее, на данном этапе анализа можно принять, что углерод пула Z при фотосинтезе по рассматриваемым показателям находится на более высоком уровне, чем углерод пула Y. Однако, различие в энергетике этих пулов не является постоянной величиной.

Рассмотренная нами схема взаимосвязи потоков и пулов углерода при фотосинтезе и дыхании может быть математически формализована. Например, ее можно описать системой дифференциальных уравнений, в которых переменными являются концентрации углерода в пулах и уровень напряженности внешних факторов, а постоянными – параметры, характеризующие специфику взаимодействия и выбор единиц измерения. Решение этих уравнений строится на основе экспериментальных данных по  $CO_2$ -газообмену и некоторым биохимическим показателям, измеренным при известных значениях факторов среды. Решения позволяют выразить концентрацию углерода в пуле в виде функции от времени, включающую в себя параметры внешней среды и некоторые коэффициенты.

Ценность математической формализации определяется: 1) ее соответствием задачи исследования; 2) ее соответствием совокупности имеющихся опытных данных; 3) ее компактностью и управляемостью и, наконец, 4) ее эвристическими возможностями, т.е. возможностями предсказывать поведение исследуемой системы а priori.

В данном случае математическая формализация рассматриваемой схемы позволяет выяснять особенности влияния внешних факторов на фотосинтез, дыхание и их взаимосвязь при разных сочетаниях условий среды и у разных растительных объектов. При этом нет необходимости проводить большое количество опытов, – достаточно ограничиться лишь теми, которые необходимы для идентификации параметров, входящих в математическое описание схемы. Справедливость схемы можно проверить качественно, сопоставляя известные факты и поведение описываемой системы в соответствующих условиях. Приведем два примера.

Первый пример касается фотосинтетического  $CO_2$ -газообмена листа  $C_3$ -растения, адаптированного к следующим стационарным условиям среды: естественная концентрация углекислого газа (0,03%), интенсивность света не ограничивает фотосинтез, 21%  $O_2$ , температура 20–25 °С. В этих условиях, как правило, скорость истинного фотосинтеза прямо пропорциональна концентрации углекислого газа, а скорость дыхания – величина постоянная. Предложенная схема согласуется с этими положениями. В стационарных условиях, к которым адаптирован лист, пулы углерода X, Y, Z должны характеризоваться стационарными значениями концентрации углерода. Тогда скорость истинного фотосинтеза с точностью до постоянного множителя действительно будет равна произведению постоянной величины на концентрацию  $CO_2$ . С другой стороны согласно схеме скорость дыхания на свету складывается из фотодыхания и остаточного дыхания, связанного с функционированием пула Y. Очевидно, что в стационарных условиях эти слагаемые и их сумма являются величинами постоянными. Таким образом, здесь известные факты и предложенная схема согласуются между собой.

Второй пример касается эффекта Варбурга. Достаточно давно в опытах на листьях пшеницы было показано, что повышение концентрации кислорода в воздухе не только приводит к усилению дыхания на свету, но одновременно и к ослаблению истинного фотосинтеза (Быков, Сахаров, 1980). Этот факт вполне согласуется с результатами анализа рассматриваемой схемы. Действительно, с повышением концентрации кислорода пропорционально растет фотодыхание. Вместе с тем ослабевает скорость истинного фотосинтеза, так как в реакциях связывания с акцептором кислород выступает как антагонист (конкурент)  $CO_2$ .

Сопоставление результатов анализа рассмотренной схемы с рядом других экспериментальных данных показывает возможность ее достаточно широкого использования в решении экофизиологических вопросов взаимосвязи фотосинтеза и, дыхания растений.

Литература

- Арнон Д. И. Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза // Труды V Международного биохимического конгресса. Симпозиум VI. Механизм фотосинтеза. М. 1962. С. 208–242.
- Бассем Дж. А., Калвин М. Путь  $\text{CO}_2$  в фотосинтезирующем растении // Труды V Международного биохимического конгресса. Симпозиум VI. Механизм фотосинтеза. М. 1962. С. 300–320.
- Быков О. Д. Некоторые вопросы взаимосвязи дыхания и фотосинтеза растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1963. 22 с.
- Быков О. Д. Фотодыхание и остаточное дыхание на свету листьев земляники до и после тепловой закалики // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3.
- Быков О. Д., Сахаров Б. В. Фотосинтетический  $\text{CO}_2$ -газообмен листьев пшеницы: анализ эффекта Варбурга // Физиология растений. 1980. Т. 27. № 6. С. 12–21.
- Головки Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука. 1999. 204с.
- Заленский О. В. О взаимоотношениях между фотосинтезом и дыханием // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 11. С. 1674–1691.
- Медведев С. С. Физиология растений. Изд-во СПбГУ. 2004. 336 с.
- Моиз А. Продукты фиксации  $\text{CO}_2$  растениями. Соотношение между фотосинтезом и дыханием // Труды V Международного биохимического конгресса. Симпозиум VI. Механизм фотосинтеза. М. 1962. С. 321–331.
- Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М. Изд-во МГУ. 1992. 320с.
- Семихатова О. А., Чиркова Т. В. Физиология дыхания растений. Изд-во СПбГУ. 2001. 220с.

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛЕТОК ЛИСТА *TRITICUM AESTIVUM* L. (РОАСЕАЕ) В НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ХОЛОДОВОЙ АДАПТАЦИИ**

**Венжик Ю. В., Фролова С. А., Котеева Н. К. \*, Титов А. Ф.**

*Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН  
\*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН*

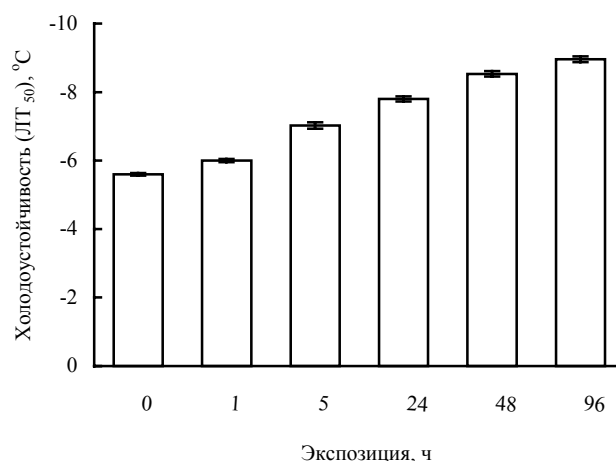
Действие низких температур на растения вызывает в их клетках и тканях широкий спектр структурных и функциональных изменений, значительная часть которых носит защитно-приспособительный характер (Силаева, 1978; Туманов, 1979; Levitt, 1980; Дроздов и др., 1984; Титов, 1989; Кузнецов, 1992; Мирославов, 1994; Kratsch, Wise, 2000; Трунова, 2007). Они сравнительно хорошо изучены, но, как правило, характеризуют завершающий этап процесса холодовой адаптации. В отличие от этого ее начальный период исследован гораздо в меньшей степени, хотя именно в первые часы (сутки) действия холода в клетках и тканях растений происходят весьма важные события, во многом предопределяющие последующий ход процесса адаптации (Титов и др., 2006). Учитывая это, в задачу нашего исследования входило изучение изменений устойчивости, ультраструктуры клеток листа, содержания фотосинтетических пигментов и флуоресценции хлорофилла в начальный период холодовой закалки пшеницы.

Опыты проводили с проростками озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) морозостойкого сорта Московская 39, которые по достижению недельного возраста подвергали действию закалывающей температуры 4°C.

**Холодоустойчивость.** Исследования показали, что уже спустя 1 ч после начала закалывания происходит небольшое, но достоверное повышение устойчивости клеток листьев пшеницы, а к концу четвертых суток она достигает максимального уровня, сохраняясь в дальнейшем неизменной (рис.).

**Ультраструктура.** Первые ультраструктурные изменения в клетках мезофилла листьев пшеницы под влиянием температуры 4°C наблюдались уже через 1 ч охлаждения. В этот момент зафиксировано некоторое уплотнение стромы хлоропластов и матрикса митохондрий, появление инвагинаций и выростов у хлоропластов, а также увеличение парциального объема их стромы. Кроме того, в ультраструктуре хлоропластов выявлены изменения, отражающие перестройку тилакоидной системы: увеличение доли гран с малым (2–3) количеством тилакоидов и уменьшение доли крупных гран (табл. 1), хотя общее число гран на единицу площади пластид существенно не изменялось (табл. 2). Об уменьшении размеров гран свидетельствовало снижение среднего числа тилакоидов в гране и уменьшение длинной оси гран (табл. 2).

Спустя 24 ч от начала закалывания в клетках мезофилла листа отмечено увеличение размеров пероксисом и хлоропластов, а также количества митохондрий и пероксисом. В клетках растений, закалываемых в течение 96 ч, обнаружено снижение не только размеров гран хлоропластов, но и их количества, а также коэффициента гранальности по сравнению с контрольными растениями того же возраста (табл. 2).



Влияние холодового закаливания (4°C) на устойчивость проростков пшеницы

Таблица 1

Влияние холодового закаливания (4°C) на распределение гран по числу тилакоидов в хлоропластах клеток мезофилла листьев у проростков пшеницы, %

| Число тилакоидов в<br>гране, шт. | Экспозиция, ч |    |    |         |    |    |    |
|----------------------------------|---------------|----|----|---------|----|----|----|
|                                  | при 25°C      |    |    | при 4°C |    |    |    |
|                                  | 0             | 24 | 96 | 1       | 5  | 24 | 96 |
| 2–3                              | 11            | 15 | 9  | 21      | 21 | 27 | 30 |
| 4–6                              | 43            | 32 | 30 | 39      | 44 | 42 | 42 |
| 7–10                             | 34            | 34 | 46 | 27      | 30 | 21 | 14 |
| 11–16                            | 11            | 17 | 14 | 12      | 4  | 9  | 13 |
| 17 и более                       | 1             | 2  | 1  | 1       | 1  | 1  | 1  |

Таблица 2

Влияние холодового закаливания (4°C) на тилакоидную систему хлоропластов в клетках мезофилла листьев у проростков пшеницы

| Показатели                                                | Экспозиция, ч |           |           |           |           |           |           |
|-----------------------------------------------------------|---------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
|                                                           | при 25°C      |           |           | при 4°C   |           |           |           |
|                                                           | 0             | 24        | 96        | 1         | 5         | 24        | 96        |
| Число тилакоидов в гране, шт                              | 7±0,2         | 8±0,3     | 8±0,4     | 6±0,4     | 6±0,1     | 6±0,3     | 6±0,3     |
| Число гран на 10 мкм <sup>2</sup> площади хлоропласта, шт | 27±3          | 30±2      | 27±2      | 29±2      | 25±2      | 28±2      | 21±2      |
| Длина грани, мкм                                          | 0,36±0,01     | 0,38±0,01 | 0,39±0,01 | 0,32±0,01 | 0,32±0,01 | 0,33±0,01 | 0,32±0,01 |
| Высота грани, мкм                                         | 0,13±0,01     | 0,13±0,01 | 0,13±0,01 | 0,13±0,01 | 0,11±0,01 | 0,11±0,01 | 0,10±0,01 |
| Коэффициент гранальности                                  | 1,3           | 1,3       | 1,3       | 1,4       | 1,2       | 1,1       | 1,0       |

**Содержание фотосинтетических пигментов.** Динамика содержания пигментов в светособирающем комплексе (ССК) и фотосистемах (ФС I+II) при закаливании носила сходный характер. В частности, содержание хлорофиллов в ССК снижалось в течение первых 24 ч действия холода, а в фотосистемах (I+II) – через 48 ч от начала закаливания. Затем (при достижении максимальной устойчивости) содержание пигментов постепенно увеличивалось и оставалось в дальнейшем на уровне близком к контрольному.

**Параметры флуоресценции хлорофилла.** Исследования показали, что через 5 ч от начала охлаждения проростков пшеницы происходит небольшое уменьшение относительной скорости электронного транспорта (табл. 3). Однако спустя 96 ч закаливания она была снижена только на 13 % по сравнению с контрольным уровнем. Кроме того, под действием закаливающей температуры уменьшалась и максимальная эффективность фотосистемы II, достоверное снижение которой наблюдали через 24 ч от начала эксперимента (табл. 3). Важно, что через 96 ч охлаждения данный показатель у закаленных проростков был лишь на 20% ниже, чем у контрольных растений. Наряду с этим, отмечено усиление нефотохимического тушения, наиболее выраженное именно через 96 ч от начала действия холода (табл. 3).

В целом, полученные результаты показывают, что уже в самый начальный период закаливания на фоне роста холодоустойчивости растений в клетках их листьев наблюдается целый комплекс ультраструктурных изменений, носящих, очевидно, адаптивный характер. К ним относятся увеличение размеров пероксисом и хлоро-

пластов, количества митохондрий, а также перестройка тилакоидной системы хлоропластов (увеличение доли мелких гран), сопровождающаяся уменьшением коэффициента гранальности (то есть формированием, так называемого, «светового типа» структуры хлоропластов). В это же время (через 1 ч закалывания) зафиксировано существенное уменьшение содержания зеленых пигментов, что может быть связано с перестройкой тилакоидной системы хлоропластов. В наших опытах также установлено очень незначительное (лишь на 15–20 %) снижение скорости электронного транспорта и максимальной эффективности фотосистемы II, а также повышение коэффициента нефотохимического тушения, которое считается адаптивной реакцией фотосинтетического аппарата на снижение температуры (Krause et al., 1990; Demmig-Adams., Adams, 2006).

Таблица 3

**Влияние холодового закалывания (4°C) на показатели флуоресценции хлорофилла *a* в листьях проростков пшеницы**

| Показатели                                 | Экспозиция, ч |            |            |            |            |            |            |
|--------------------------------------------|---------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
|                                            | при 25°C      |            |            | при 4°C    |            |            |            |
|                                            | 0             | 24         | 96         | 1          | 5          | 24         | 96         |
| Скорость электронного транспорта, отн. ед. | 103,8±2,0     | 102,2±1,5  | 99,2±1,5   | 104,5±1,7  | 96,7±1,0   | 99,8±2,2   | 86,3±2,7   |
| Коэффициент нефотохимического тушения      | 0,562±0,01    | 0,575±0,01 | 0,586±0,02 | 0,573±0,01 | 0,603±0,02 | 0,595±0,02 | 0,632±0,02 |
| Максимальная эффективность ФС II, отн. ед. | 0,746±0,01    | 0,754±0,01 | 0,754±0,01 | 0,738±0,01 | 0,732±0,01 | 0,693±0,02 | 0,612±0,02 |

Таким образом, полученные нами данные позволяют заключить, что адаптация растений пшеницы к холоду включает в себя комплекс структурных и функциональных изменений, которые происходят уже в первые часы холодового закалывания. Благодаря этому у растений постепенно формируется качественно новая структурно-функциональная организация клеток, позволяющая им в дальнейшем переносить без губительных последствий действие низких температур.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 06-04-49107а).

#### Литература

- Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л., 1984. 167 с.
- Кузнецов Вл. В. Индуцибельные системы и их роль при адаптации растений к стрессорным факторам: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Кишинев, 1992. 74 с.
- Мирославов Е. А. Структурная адаптация растений к холодному климату // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 20—26.
- Силаева А. М. Структура хлоропластов и факторы среды. Киев, 1978. 203 с.
- Титов А. Ф. Устойчивость активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам: закономерности варьирования и механизмы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1989. 42 с.
- Титов А. Ф., Акимов Т. В., Таланова В. В., Топчиева Л. В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М., 2006. 143 с.
- Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс. Тимирязевские чтения М., 2007. Т. 64. 54 с.
- Туманов И. И. Физиология закалывания и морозостойкости растений. М., 1979. 350 с.
- Anderson J. M., Andersson B. The dynamic photosynthetic membrane and regulation of solar energy conversion // TIBS. 1988. Vol. 13. N 9. P. 351—355.
- Demmig-Adams B., Adams W. W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation // New Phytolog. 2006. Vol. 172. P. 11—21.
- Krause G. H., Somersalo S., Zumbusch E. On the mechanism of photoinhibition in chloroplast. Relationships between changes in fluorescence and activity of photosystem II // J. Plant Physiol. 1990. Vol. 136. P. 472—479.
- Kratsch H. A., Wise R. R. The ultrastructure of chilling stress // Plant, Cell and Environment. 2000. Vol. 23. N 4. P. 337—350.
- Levitt J. Responses of plants to environmental stress. V. 1. Chilling, freezing and high temperature stress. New-York, 1980. 497 p.

#### СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ КОМПЛЕКСОВ «КЛЕТКА-СПУТНИК – СИТОВИДНЫЙ ЭЛЕМЕНТ» ФЛОЭМНЫХ ОКОНЧАНИЙ *ALONSOA MERIDIONALIS* O. KUNTZE (SCROPHULARIACEAE)

Войцеховская О.В.<sup>1,2</sup>, Демченко К.Н.<sup>2</sup>, Баташев Д.Р.<sup>2</sup>, Пахомова М.В.<sup>2</sup>, Lohaus G.<sup>1</sup>, Pawlowski K.<sup>1,3</sup>, Heldt H.-W., Гамалей Ю.В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Department of Plant Biochemistry, A.-von-Haller-Institute for Plant Sciences, Göttingen, Germany

<sup>2</sup>С.-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

<sup>3</sup>Department of Botany, Stockholm University, Stockholm, Sweden

Терминальная флоэма мелких жилок листьев цветковых растений осуществляет сбор ассимилятов из мезофилла и их загрузку в транспортное русло флоэмы. Это наиболее высокоспециализированный отдел флоэмы, и

клетки-спутники (КС) в нем отличаются максимальной структурной дифференциацией. Разработана их типология по признакам ультраструктуры (Гамалей, 1990). Цитологические исследования КС терминальной флоэмы позволили сделать предположение о существовании двух основных путей загрузки флоэмы: симпластного и апопластного. Способность к симпластной загрузке флоэмы определяется плотностью симпластных контактов между КС терминальной флоэмы и клетками обкладки проводящего пучка. Высокая плотность симпластных контактов делает потенциально возможным перенос ассимилятов из клеток мезофилла во флоэму исключительно по симпласту. У растений с высокой способностью к симпластной загрузке (симпластная группа) во флоэмных окончаниях имеются КС типа «intermediary cells» (Гамалей, 1990). Для них характерно присутствие большого числа ветвящихся плазмодесм (до 60 на 1  $\mu\text{m}^2$ ; Gamalei, 1989), сгруппированных в плазмодесменные поля, которые соединяют их с клетками обкладки проводящего пучка. У растений с низкой способностью к симпластной загрузке (апопластная группа) КС в мелких жилках представлены либо «ordinary cells», либо «transfer cells». Оба эти типа клеток характеризуются низким количеством плазмодесменных связей с клетками обкладки (менее 0,1 на 1  $\mu\text{m}^2$  для transfer cells; Gamalei, 1989). Кроме того, клеточная стенка transfer cells на границе с клетками обкладки формирует протуберанцы, что увеличивает поверхность контакта плазмалеммы клетки с апопластом (Pate and Gunning, 1969). Ordinary cells не образуют протуберанцев клеточной стенки, и соединяются с клетками обкладки посредством небольшого количества одиночных неветвящихся плазмодесм. Кроме вышеперечисленных, существует ряд промежуточных по структуре вариантов КС флоэмных терминалей (Гамалей, 1990).

Загрузка ассимилятов во флоэму из апопласта осуществляется с помощью белков-транспортёров, локализованных на плазмалемме КС флоэмных окончаний (см. обзор Sauer, 2007). Поскольку транспортёры обладают субстратной специфичностью, то можно предположить, что при данном способе загрузки эффективна унификация транспортной формы сахаров. Действительно, сахароза, как правило, является единственным транспортируемым углеводом у растений с апопластной загрузкой флоэмы (Гамалей, 1984). Основополагающая роль сахарозных транспортёров в загрузке флоэмы по апопласту была подтверждена исследованиями трансгенных растений картофеля, у которых экспрессия генов белков сахарозных транспортёров была подавлена параллельной экспрессией антисенс-фрагмента кДНК (Riesmeier et al., 1994), а также исследованиями мутантов *Arabidopsis thaliana*, лишенных белка транспортёра AtSUC2 (Gottwald et al., 2000). Локализация транспортёров класса SUT1/SUC2 на плазмалемме КС флоэмы была продемонстрирована для нескольких видов растений (например, PmSUC2 у *Plantago major*, AtSUC2 у *Arabidopsis thaliana*, AmSUT1 у *Alonsoa meridionalis*; см. обзор Sauer, 2007). Ведущая роль этого класса транспортёров в загрузке флоэмы в настоящее время общепризнана.

У растений с высоким потенциалом к симпластной загрузке флоэмы нет очевидной необходимости в унификации транспортных форм углеводов. Действительно, спектр транспортируемых во флоэме углеводов у этой группы растений шире, чем у апопластной, однако, и здесь выявлены определенные закономерности. Во-первых, флоэмный экссудат симпластной группы растений, как правило, содержит олигосахариды рафинозного ряда (РФО). Во-вторых, сопоставление данных по составу флоэмного экссудата с данными по ультраструктуре КС терминальной флоэмы для ряда видов растений показало, что существует положительная корреляция между количеством РФО во флоэмном экссудате и числом плазмодесменных связей на границе флоэмы и мезофилла (Гамалей, 1984; Turgeon et al., 1993). Ферменты, катализирующие этапы биосинтеза РФО, были обнаружены в КС типа intermediary cells у *Cucumis melo* (Holthaus and Schmitz, 1991), *Cucurbita pepo* (Beebe and Turgeon, 1992), *Ajuga reptans* (Sprenger, Keller, 2000). Однако, растения симпластной группы с КС других структурных типов не были исследованы, и механизм этой корреляции остается неясным.

Структурный тип КС флоэмных окончаний является консервативным признаком на уровне рода и семейства, что позволяет использовать этот признак в филогенетических исследованиях (Turgeon et al., 2001; Гамалей и др., 2007). Это дало основания для разделения большинства двудольных растений на симпластную и апопластную группы соответственно структурной организации терминальной флоэмы (Гамалей, 2004). Однако, у ряда видов флоэмные окончания могут содержать комплексы «клетка-спутник-ситовидный элемент» (КС-СЭ) с контрастной ультраструктурой (Гамалей, 1990). Особенным разнообразием клеточного состава флоэмных терминалей отличается семейство Scrophulariaceae (Turgeon et al., 1993; Баташев, Гамалей, 1996; Баташев, 1997), где в одном и том же флоэмном окончании могут присутствовать комплексы с transfer cells и intermediary cells, а также КС, сочетающие в себе структурные черты обоих типов. Можно предположить, что между структурно различными комплексами, объединенными в одном флоэмном окончании, существуют и функциональные отличия.

Мы исследовали функции комплексов КС-СЭ во флоэмных окончаниях *Alonsoa meridionalis* O. Kunze (Scrophulariaceae). В мелких жилках этого растения присутствуют КС двух типов: латерально расположенные комплексы КС-СЭ содержат КС типа intermediary cells, а центральный комплекс содержит КС ordinary cell. Во флоэмном экссудате *A. meridionalis* присутствуют как олигосахариды рафинозного ряда стахиоза и рафиноза, на долю которых приходится около 50% и 30% от общего транспортируемого углевода, так и сахароза, доля которой составляет 20% (Knop et al., 2001; Voitsekhovskaja et al., 2006). Мы изучили локализацию экспрессии генов, ответственных за метаболизм и транспорт основных компонентов флоэмного экссудата в клетках зрелых экспортирующих ассимиляты листьев: гена *AmSTS1*, кодирующего фермент стахиозсинтазу, и ге-



на сахарозного транспортера *AmSUT1*. Были использованы метод *in situ* гибридизации РНК (для *AmSTS1*) и иммунолокализация (*AmSUT1*). Клонирование и анализ кДНК *AmSTS1*, а также локализация экспрессии *AmSTS1* в листьях *A. meridionalis* описаны в работе Voitsekhovskaja, 2002. Анализ ультраструктуры флоэмных терминалей *A. meridionalis* с помощью ТЭМ описан в работе Voitsekhovskaja et al., 2006. Иммунолокализацию *AmSUT1* проводили, используя антитела, полученные Knop et al. (2004) по методике Stumpe et al. (2006).

В докладе будут представлены данные, показывающие, что два структурно различных типа КС-СЭ комплексов, объединенных во флоэмных окончаниях *A. meridionalis*, различаются и по типу транспортных форм углеводов, загрузку которых эти комплексы осуществляют. Сделан вывод о том, что флоэмные окончания зрелых листьев *A. meridionalis* загружаются сахарозой преимущественно через центральный комплекс КС-СЭ, содержащий спутник ordinary cell, а стахиоза и раффиноза поступают во флоэму мелких жилок через латеральные комплексы КС-СЭ, содержащие спутники intermediary cells. При этом для загрузки сахарозы используется апопластный путь, а для загрузки раффинозы и стахиозы – симпластный. Таким образом, полученные данные представляют собой экспериментальное доказательство многократно высказанной в литературе гипотезы об одновременном участии апопластного и симпластного путей в загрузке флоэмы (напр. Курсанов, 1984), но в данном случае разделенных на уровне комплексов КС-СЭ. Возникает вопрос, если сахароза и РФО загружаются в различные СЭ соответственно типу КС, то на каком этапе флоэмного транспорта эти два потока смешиваются, формируя флоэмный экссудат окончательного состава? Наши ультраструктурные исследования показали, что между СЭ в мелкой жилке *A. meridionalis* существуют симпластические контакты, так что вполне вероятно, что окончательный состав флоэмного экссудата формируется прямо в мелких жилках. Необходимы дальнейшие исследования, чтобы понять, каким образом комбинация двух стратегий флоэмной загрузки у некоторых растений, таких как *A. meridionalis*, позволяет оптимизировать процесс загрузки флоэмы.

Исследование поддержано грантами РФФИ, DAAD, DFG.

#### Литература

- Баташев Д.Р. Сравнительная анатомия терминальной флоэмы в подклассах Lamiidae и Asteridae. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 1997. 16 с.
- Баташев Д. Р., Гамалей Ю. В. Динамика клеточных структур, связанных с оттоком и запасанием ассимилятов в листьях *Acanthus* и *Phlomis*, в норме и в условиях блокады флоэмного транспорта. // Физиология Растений. 1996. Т. 43. С. 344–351.
- Гамалей, Ю. В. Структура мелких жилок листа и транспортные формы сахаров. // Докл. АН СССР. 1984. Т. 277. С. 1513–1516.
- Гамалей Ю.В. Флоэма листа: Наука, 1990. Ленинград
- Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. Изд-во Санкт-Петербургского Университета, 2004. Санкт-Петербург.
- Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растениях. Наука, 1984. Москва
- Beebe D.U., Turgeon R. Localization of galactinol, raffinose, and stachyose synthesis in *Cucurbita pepo* leaves. // Planta. 1992. Vol. 188. P. 354–361
- Gamalei Yu.V. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review. // Trees. 1989. Vol.3. P. 96–110
- Gamalei Yu.V., Pakhomova M.V., Sheremet'ev S.N. Ecological Evolution of the Phloem of Dicotyledonous Plants. // Doklady Biological Sciences. 2007. Vol. 416. P. 364–367.
- Gottwald J.R., Krysan P.J., Young J.C., Evert R.F., Sussman M.R. Genetic evidence for the *in planta* role of phloem-specific plasma membrane sucrose transporters. // Proc Natl Acad Sci USA. 2000. Vol. 97. P. 13979–13984
- Holthaus U., Schmitz K. Distribution and immunolocalization of stachyose synthase in *Cucumis melo* L. // Planta. 1991. Vol. 185. P. 479–486
- Knop C., Stadler R., Sauer N., Lohaus G. *AmSUT1*, a sucrose transporter in collection and transport phloem of the putative symplastic phloem loader *Alonsoa meridionalis*. // Plant Physiology 2004. Vol. 134. P. 204–214
- Knop C., Voitsekhovskaja O.V., Lohaus G. Sucrose transporters in two members of the Scrophulariaceae with different types of transport sugar. // Planta. 2001. Vol.213. P. 80–91
- Pate J.S., Gunning B.E.S. Vascular transfer cells in angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survey. // Protoplasma. 1969. Vol. 68. P. 135–156
- Riesmeier J.W., Willmitzer L., Frommer W.B. Evidence for an essential role of the sucrose transporter in phloem loading and assimilate partitioning. // EMBO Journal. 1994. Vol. 13. P. 1–7
- Sauer N. Molecular physiology of higher plant sucrose transporters. // FEBS Letters. 2007. Vol. 581. P. 2309–2317
- Sprenger N., Keller F. Allocation of raffinose family oligosaccharides to transport and storage pools in *Ajuga reptans*: the roles of two distinct galactinol synthases. // Plant Journal. 2000. Vol. 21. P. 249–258
- Stumpe M., Göbel C., Demchenko K., Hoffmann M., Klösgen R.B., Pawlowski K., Feussner I. Identification of an allene oxide synthase (CYP74C) that leads to formation of  $\alpha$ -ketols from 9-hydroperoxides of linoleic and linolenic acid in below-ground organs of potato. // Plant Journal. 2006. Vol. 47. P. 883–896
- Turgeon R., Beebe D.U., Gowan E. The intermediary cell: minor-vein anatomy and raffinose oligosaccharide synthesis in the Scrophulariaceae. // Planta. 1993. Vol. 191. P. 446–456
- Turgeon R., Medville R., Nixon K.C. The evolution of minor vein phloem and phloem loading. // American Journal of Botany. 2001. Vol. 88. P. 1331–1339

*Voitsekhovskaja O.V.* On the role of sugar compartmentation and stachyose synthesis in symplastic phloem loading. Goettingen, 2002. 168 P.

*Voitsekhovskaja O.V., Koroleva O.A., Batashev D.R., Knop C., Tomos A.D., Gamalei Yu.V., Heldt H.W., Lohaus G.* Phloem loading in two Scrophulariaceae species. What can drive symplastic flow via plasmodesmata? // Plant Physiology. 2006. Vol. 140. P. 383–395

## ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Галибина Н.А.<sup>1</sup>, Теребова Е.Н.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

<sup>2</sup>Петрозаводский государственный университет

На Европейском Севере сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) основная лесообразующая порода, для которой характерна большая индивидуальная изменчивость и чувствительность к аэротехногенному загрязнению. Любым морфологическим перестройкам предшествуют биохимические изменения, как на уровне клетки, так и всего организма, и первым барьером на пути проникновения воздушных поллютантов в клетку является клеточная стенка. Большое количество работ направлено на изучение влияния различных стрессовых факторов на свойства клеточных стенок травянистых растений. Полученные в этих работах данные дают основание предполагать, что устойчивость растений к высоким концентрациям металлов напрямую зависит от способности различных тканей растения аккумулировать металлы в клеточной стенке (Jarvis et. al., 2002; Macfie, Welbourn, 2000; Philip et. al., 2000; Vázquez et. al., 2000) депонирующие возможности которой ограничены. Для понимания процессов ослабления дерева в условиях загрязнения предпринято изучение реакции клеточных стенок хвои сосны обыкновенной и метаболизма хвои деревьев на условия загрязнения серой и тяжелыми металлами. Исследование проводили в районе действия комбината «Североникель» (Мончегорск). Функциональную активность клеточной стенки хвои оценивали по коэффициенту набухания, составу и количеству ионообменных групп (Мейчик и др., 1999).

Первая серия опытов посвящена изучению свойств клеточной стенки и связанного с ней метаболизма хвои в одинаковых условиях загрязнения. На территории Лапландского заповедника (30 км от комбината) исследовали деревья различных категорий жизненного состояния (I категория – здоровые, IV категория – усыхающие), для диагностики которого использовали методику В.Т. Ярмишко (1997). Анализ содержания тяжелых металлов и серы по категориям состояния дерева показал, что накопление поллютантов в ассимиляционном аппарате хвои сосны не зависело от физиологического состояния дерева (Теребова и др., 2003). Установлено, что в структуру клеточных стенок хвои сосны включены три типа катионообменных групп. Карбоксильные группы полигалактуроновой кислоты (группы ПГУК), карбоксильные группы, не относящиеся к полигалактуроновой кислоте (-COOH группы) и фенольные -ОН группы (Галибина, Теребова, 2008). Влияние поллютантов не приводит к изменению качественного состава функциональных групп, но отражается на их количестве. Клеточные стенки хвои сосны IV категории, по сравнению с I категорией, содержали в 3 раза меньше групп ПГУК, в 2 раза меньше -COOH групп и в 2 раза меньше -ОН групп (табл. 1).

Таблица 1

Значения констант ионизации ( $pK_a$ ) для функциональных групп и их количество (S, мкмоль/г сухой массы) в клеточных стенках хвои деревьев сосны разного жизненного состояния (I и IV категории)

| Функциональные группы | I категория (здоровые) |        | IV категория (усыхающие) |        |
|-----------------------|------------------------|--------|--------------------------|--------|
|                       | $pK_a$                 | S      | $pK_a$                   | S      |
| - COOH группы ПГУК    | 4,9±1,23               | 260±89 | 3,7±0,81                 | 75±15  |
| - COOH группы         | 7,5±0,15               | 420±45 | 7,5±0,11                 | 210±22 |
| Фенольные-ОН группы   | 8,9±0,32               | 950±56 | 8,6±0,35                 | 550±24 |

Уменьшение количества карбоксильных групп в структуре апопласта, обеспечивающих ионообменную функцию, приводит к тому, что меньшее количество тяжелых металлов связывается клеточной стенкой и выводится из обмена веществ. Снижение ОН-групп говорит о нарушении структуры вторичной клеточной стенки хвои.

Набухание клеточных стенок оценивали по коэффициенту набухания (Кнаб.), который зависит от степени сшивки полимеров, общего числа функциональных групп и константы их ионизации, концентрации внешнего раствора. Между деревьями двух жизненных форм были выявлены существенные отличия в диапазоне pH

9,1–12,0. Значение коэффициента набухания клеточных стенок хвои в этом диапазоне рН для деревьев сосны IV категории составило в среднем 2,2 гН<sub>2</sub>O/г сухой массы клеточных стенок, а I категории – 1,6 гН<sub>2</sub>O/г сухой массы клеточных стенок. Количество ионообменных групп в клеточной стенке хвои деревьев IV категории было ниже, по сравнению с I (табл. 1), что должно было приводить к меньшим значениям набухания у IV категории, но этого не происходило. Поскольку, главным фактором, определяющим набухание, является степень поперечной связанности полимерных цепей в клеточной стенке, то можно заключить, что жесткость трехмерной структуры клеточной стенки хвои деревьев IV категории ниже, по сравнению с I категорией. Рассмотренные свойства клеточной стенки хвои могут свидетельствовать о снижении барьерной функции клеточной стенки, препятствующей проникновению поллютантов внутрь клетки у растений сосны IV категории жизненности. Тяжелые металлы и органогенные экзогенные вещества поступают через плазматическую мембрану в цитозоль, вызывают различные нарушения метаболических процессов внутри клетки. Вследствие чего происходят изменения на уровне основных обменов веществ.

Во второй серии опытов исследовали функциональную активность клеточной стенки и метаболизм хвои сосны по градиенту загрязнения. Изучение проводили на пробных площадях, расположенных на расстоянии 10 км (зона разрушения экосистем) и 100 км (контрольная зона) от комбината. На расстоянии 10 км от комбината произрастали единичные деревья сосны, продолжительность жизни хвои у которых 2–3 года (Ярмишко, 1997), внешне это усыхающие деревья сосны, категорию которых можно обозначить как 4 «минус». Содержания серы и тяжелых металлов в хвое сосны обыкновенной с приближением к источнику загрязнения увеличивалось. В структуру клеточных стенок хвои сосны также включены три типа катионообменных групп: группы ПГУК, –COOH группы и фенольные –ОН группы. Аэротехногенное загрязнение не изменяло их качественный состав, а отражалось только на количестве. По градиенту загрязнения у растений сосны 4 «минус» категории в клеточных стенках хвои сосны наблюдалось снижение в 2 раза фенольных –ОН групп (табл. 2).

Таблица 2

**Значения констант ионизации (рК<sub>а</sub>) для функциональных групп и их количество (S, мкмоль/г сухой массы) в клеточных стенках хвои деревьев сосны на разном расстоянии от комбината**

| Функциональные группы | 10 км (4 «минус» категория) |        | 100 км (контроль) |         |
|-----------------------|-----------------------------|--------|-------------------|---------|
|                       | рК <sub>а</sub>             | S      | рК <sub>а</sub>   | S       |
| - COOH группы ПГУК    | 5,5±0,23                    | 250±69 | 5,1±0,81          | 200±15  |
| - COOH группы         | 7,2±0,15                    | 400±45 | 7,4±0,11          | 420±22  |
| Фенольные-ОН группы   | 9,0±0,12                    | 600±56 | 9,0±0,11          | 1000±24 |

Поскольку веществами фенольной природы (лигнин, фенольные спирты, кислоты) богаты в основном вторичные клеточные стенки, можно заключить, что меньшее количество ОН –групп у деревьев 4 «минус» категории, по сравнению с контрольными деревьями, связано с нарушением у них структуры вторичной клеточной стенки. При этом количество –COOH группы не зависело от градиента загрязнения. Возможно, структура и ионообменная способность первичной клеточной стенки сохраняются за счёт достаточного количества карбоксильных групп. Наличие ионообменных групп, входящих в состав полимерных соединений клеточной стенки обуславливает способность к набуханию (связывание коллоидно-связанной воды). По градиенту загрязнения, наблюдается тенденция увеличения коэффициента набухания клеточных стенок. Это хорошо согласуется с данными по постоянству карбоксильных групп в клеточной стенке хвои по градиенту загрязнения.

Таким образом, в условиях умеренного хронического загрязнения (30 км от комбината) наблюдается дифференцировка растений сосны на четыре категории жизненности: здоровые, ослабленные, сильно ослабленные и усыхающие. При ухудшении жизненного состояния дерева происходит снижение ионообменной способности (снижение карбоксильных групп), нарушение структуры вторичной клеточной стенки (снижение ОН-групп), уменьшение жесткости стенки (увеличение набухания). У ослабленных растений из-за «структурной недостаточности» (т.е. меньшего количества ионообменных групп) часть общего потока тяжелых металлов не задерживается клеточной стенкой. В результате, металлы, поступая через плазматическую мембрану в цитозоль, вызывают различные нарушения метаболических процессов внутри клетки (снижении ассимиляционной активности, процессов фосфорилирования, интенсивности дыхания). Вследствие чего происходит снижение интегральных параметров организма. Морфологически эти процессы диагностируются появлением ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих деревьев сосны (2–4 категории жизненности). Это классическая реакция растений на умеренное промышленное загрязнение. В сильных условиях загрязнения (10 км от комбината) выживает только одна категория деревьев, выделенная на участке умеренного загрязнения, как первая. По мере нарастания промышленной нагрузки выжили самые генетически устойчивые особи сосны (2–4 категории погибли). Эти устойчивые сосны перешли в особое стрессовое состояние, которое мы выделили как 4 «минус» категория. Функциональная активность первичной клеточной стенки не нарушена (постоянство количества карбоксильных групп). На деревьях осталась хвоя 2-3 лет жизни, которая характеризуется высоким метаболическим статусом (Теребова и др., 2001). Это всё на фоне

снижения ассимиляционной активности, процессов фосфорилирования, интенсивности дыхания и как результат структуры вторичной клеточной стенки хвои. Возможно, устойчивые растения сосны осуществляют структурные перестройки (отмирание веток, сброс хвои, снижение ростовых процессов), для сохранения оставшейся хвои, под-держивая функциональную активность клеточной стенки и метаболизма хвои.

#### Литература

- Галибина Н.А. Клеточные оболочки *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb в условиях промышленного загрязнения среды // Сборник работ аспирантов и соискателей Института леса / Под ред. Волкова А.Д. Петрозаводск, 2002. С. 14–24.
- Галибина Н.А., Теребова Е.Н. Особенности свойств клеточных стенок хвои здоровых и ослабленных растений сосны обыкновенной // Физиология растений, 2008, том 55, № 3.
- Теребова Е.Н., Галибина Н.А., Сазонова Т.А., Таланова Т.Ю. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2003. № 1. С. 73–76.
- Теребова Е.Н. и др. // Азотные соединения в хвое растений в условиях промышленного загрязнения. Лесной журнал, 2001. № 5-6. С. 47–52.
- Мейчик Н.Р., Ермаков И.П., Савватеева М.В. Ионогенные группы клеточной стенки корней пшеницы // Физиология растений. 1999. Т. 47. С. 42–47.
- Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб: Изд-во НИИ химии СПбГУ, 1997. 210 с.
- Jarvis M.D., Leung D.W.M. Chelated lead transport in *Pinus radiata*: an ultrastructural study // Environmental and Experimental Botany. 2002. V. 48. P. 21–32.
- Macfie S. M., Welbourn P. M. The Cell Wall as a Barrier to Uptake of Metal Ions in the Unicellular Green Alga *Chlamydomonas reinhardtii* (Chlorophyceae) // Arch. Environmental Contam. Toxicol. 2000. V. 39. P. 413–419.
- Philip L., Iyengar L., Venkobachar C. Site of Interaction of Copper on *Bacillus Polymyxa* // Water Air Soil Pollut. 2000. V. 119. P. 11–21.
- Vázquez M. D., Fernández J. A., López J., Carballeira A. Effects of Water Acidity and Metal Concentration on Accumulation and Within-Plant Distribution of Metals in the Aquatic Bryophyte *Fontinalis antipyretica* // Water Air Soil Pollut. 2000. V. 120. P. 1–20.

## ПЕРСПЕКТИВЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ И ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Гамалей Ю.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Значительным событием в современной ботанике стало появление и интенсивное развитие баз данных, содержащих информацию о возрасте таксонов – времени их наиболее ранней фиксации в палеонтологической летописи. Наиболее полная и информативная из баз, представленных в Интернете, – The Paleobiology Database (PBDB) (<http://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>). Возможность получить сведения о возрасте семейств, а в некоторых случаях, и родов покрытосеменных растений, при всей условности этой информации, – важная предпосылка для прогресса исследований в области сравнительной морфологии, анатомии, физиологии растений. Такой информации очень не хватало. Ее сбор, систематизация, критический анализ по разным источникам, плюс резко возросший уровень доступности позволяют проецировать таксономические и эволюционные ряды структур и функций растений на изменения параметров климата, геоморфологии и гидрологии континентов. При установлении корреляций между таксономическими признаками и экологическими их предпосылками перспективы сближения сфер интересов анатомов, морфологов, физиологов, систематиков и геоботаников получают новый, значительно более прочный фундамент, который может обеспечить путь к объединению эволюционного и экологического направлений анатомии и физиологии. Вехи этого пути уже просматриваются и могут быть проиллюстрированы на примере развития нескольких ботанических тематик.

С момента обнаружения коронарной анатомии тканей в листьях многих цветковых растений и ее корреляции с кооперативным  $C_4$  фотосинтезом отечественными и зарубежными школами сравнительных анатомов и физиологов интенсивно разрабатывается тематика экологической эволюции фотосинтеза. К настоящему моменту коронарная анатомия и обеспечиваемый ею  $C_4$  фотосинтез установлены для 7 тысяч видов трав, относящихся к 3 семействам однодольных и 15 семействам двудольных растений. Ни одно из этих семейств не является монотипным по этому комплексу признаков. Во многих из них отсутствует и полный эволюционный ряд:  $C_3$ ,  $C_3$ - $C_4$  (промежуточные), аспартатные (NAD-ME) и малатные (NADP-ME)  $C_4$  виды. Но оба эволюционно продвинутых  $C_4$  синдрома – аспартатный и малатный, как показал возрастной анализ таксонов, во всех семействах имеют общее время становления (Гамалей и др., 1992; Ehleringer et al., 1997; Kellogg, 1999, Sage, 2004). Аспартатный синдром, распространенный среди представителей сем. Роасеае и 5 семейств двудольных, возник на фоне аридизации и дифференциации климата в миоцене, сопровождавшихся становлением пустынных и солончаковых биомов. Малатный синдром, встречающийся более широко – во всех 18 се-

мействах, в которых найдены  $C_4$  виды, также имеет одинаковый возраст: становление группы этих таксонов относится к плиоцену, времени экспансии саванн. Датировка в этом случае методически еще более точная: по изотопному анализу зубных эмалей копытных (MacFadden, 2005). Параллельное и независимое становление одинаковых структурно-функциональных синдромов в неродственных таксонах – сильный аргумент в пользу адаптивного их происхождения в ответ на если не глобальное, то достаточно широкомасштабное изменение факторов среды обитания. Принципиально новое свойство кооперативного фотосинтеза, в котором поэтапно принимают участие две группы хлоропластов, – предварительное связывание и концентрирование углекислоты в клетках перед ее использованием в фотосинтезе. На этом основании выдвинута гипотеза, рассматривающая коронарную анатомию и  $C_4$  фотосинтез в качестве адаптивного ответа на снижение в миоцене концентрации углекислоты в атмосфере (Ehleringer et al., 1997; Sage, 2004). Подтверждений тому, что концентрация углекислоты имела тенденцию меняться в кайнозое в этом направлении, достаточно (Ehleringer et al., 2002; Keeley, Rundel, 2003). Если эта гипотеза верна, непонятно почему ответом на столь глобальную перемену состава атмосферы стал адаптогенез всего 7 тысяч видов. Остальные несколько сот тысяч видов цветковых растений продолжали жить и фотосинтезировать обычным образом, не замечая ее. Не потому ли, что большая часть ныне существующих видов и к тому времени уже существовала как сформированные таксоны, которые изменяться уже не могли? Как в онтогенезе растения, так и в филогенезе таксона признаки пластичны только в молодом возрасте. В период становления может работать принцип ювенальной пластичности (Гамалей и др., 2007). После того, как признаки сложились в равновесную систему, таксон сформирован, адаптогенез завершен. Далее адаптивные преобразования допустимы в виде норм реакций, не нарушающих системных связей признаков таксона. Качественные преобразования ведут к появлению новых таксонов. Другого объяснения точного отражения признаками таксона климатической специфики эпохи его становления найти невозможно. Следовательно, отреагировать на изменения среды могли только те таксоны, которые находились в стадии формирования в тот период, и их, как оказалось, было немного – всего несколько тысяч видов, которые принадлежат к последней значительной волне таксоно- и адаптогенеза трав. Остальные виды, ранее сформированные и относящиеся к группе  $C_3$  трав, не исчезли с лица планеты. Для них ситуация с дефицитом углекислоты не оказалась критической, по крайней мере в экотопах их обитания. Следовательно, помимо глобального фактора – снижения концентрации углекислоты в атмосфере – существовали еще дополнительные обстоятельства для становления таксонов, относящихся к группе  $C_4$  растений. Списки  $C_3$  и  $C_4$  трав казались случайными до тех пор, пока не выяснилось, что все  $C_4$  растения – обитатели аридных экотопов, и большинство – аридных экотопов низких широт (Ehleringer et al., 2002; Ehleringer, 2005). Характерное для всей этой группы растений закрытие устьиц днем – дополнительная преграда для поступления углекислоты в ткань листа, какой бы ни была ее концентрация в атмосфере. Закрывание устьиц в жаркий период времени суток контролируется водным обменом и является неизбежной реакцией на водный дефицит среды обитания. Поэтому климатическим фактором, инициировавшим появление  $C_4$  видов, могло быть иссушение климата, начавшееся в олигоцене и продолжавшееся в миоцене и приведшее к появлению жарких равнин с высоким индексом аридности и уровнем инсоляции более 20 ккал/м<sup>2</sup>. Распространение  $C_4$  фотосинтеза среди обитателей таких мест – аргумент в пользу большей значимости фактора аридности для становления  $C_4$  синдрома. Ассоциирующейся с ним по времени общий углекислотный дефицит в атмосфере, экспансия копытных, появление человека и антропогенных пожаров, еще некоторые факторы, обсуждаемые в литературе (Sage, 2004; Ehleringer, 2005), могут рассматриваться скорее как сопутствующие, ведущая роль безусловно принадлежала фактору аридизации климата. К этой проблеме относится и вопрос, почему среди  $C_4$  растений практически не оказалось деревьев (Sage, 2004). Скорее всего, потому что по материалам палеоботанической летописи становление ныне существующих видов древесного габитуса относится к более далекому прошлому.

Другой большой пласт сравнительных структурно-функциональных данных, пригодных для проецирования на геологический возраст таксонов и климатический тренд, относится к разным ветвям эволюции флоэмы древесных и травянистых двудольных (Гамалей, 2004). Эволюция терминальной флоэмы и оттока фотосинтатов стала предметом интенсивного изучения после открытия нескольких типов их терминальных комплексов, различающихся структурой клеток-спутников, загружающих ситовидные трубки фотосинтатами. Пионерами этого направления исследований в 70-е годы были составлены списки семейств, имеющих сходную структуру терминальной флоэмы, одинаковые механизмы переноса сахаров из мезофилла во флоэму, близкий состав флоэмного экссудата (Pate, Gunning, 1969; Гамалей, 1984). Впечатление фундаментальности найденных структурно-функциональных различий укреплялось по мере расширения круга обследованных таксонов. На текущий момент сравнительными исследованиями терминальной флоэмы охвачено 2300 видов, относящихся к 850 родам и 126 семействам из 8 подклассов двудольных растений (Гамалей, 2004). По комплексу анатомических, ультраструктурных, физиологических и биохимических признаков выделено три больших группы растений: анцестральные, симпластные и апопластные двудольные. Монотипность организации терминальной флоэмы как правило прослеживается до ранга семейств. В филогенетических линиях разных подклассов выделенные группы представлены параллельными рядами. Интерпретация опубликован-

ных списков вызывала затруднение, пока не представилась возможность спроецировать их на палеоботанические данные о возрасте семейств, после чего специфичность типов терминальной флоэмы и ассоциированных с ними признаков для групп семейств одинакового филогенетического возраста стала очевидной (Гамалей и др., 2007). Анцестральный тип распространен среди семейств Prodicots, становление которых относится к меловому периоду. Симпластный тип свойствен семействам Eudicots и типам растительности, появившимся в палеогене, апопластный – в неогене. Связь эволюционных рядов изученного комплекса признаков с динамикой климата в фанерозое (Ахметьев, 2004; Чумаков, 2004; Miller et al., 2005) подтверждает правильность интерпретации структурно-функциональной эволюции терминальной флоэмы двудольных как климатического адаптогенеза (Гамалей, Шереметьев, 2008; Гамалей и др., 2008). Оптимальным для роста растений был теплый и влажный климат эоцена. К этому периоду приурочены появление и мощная волна экспансии симпластных двудольных и сформированных ими влажных тропических лесов. В миоцене климат меняется в направлении одновременно и похолодания и иссушения. Усиливается его зональная дифференциация. Как показывают экспериментальные исследования на модельных объектах, для растений следствием этих изменений климата могли быть потеря тонопластом барьерных свойств, выход ассимилятов в апопласт, распад симпласта на домены в связи с дисфункцией и утратой плазмодесм. Все эти структурные изменения привели к новой организации транспортных потоков, значительно менее эффективной и более энергоемкой. Возросшие энергетические расходы на транспорт (молекула АТФ на трансмембранный перенос молекулы сахарозы) резко понизили ростовой потенциал представителей вновь формируемых таксонов. Действительно, на геоботанической карте мира в это время происходят кардинальные изменения: на подверженных сезонному тепловому или водному дефициту пространствах древесные формы сменяются редуцированными травянистыми, а лесные формации – лугово-степными. Главное последствие похолодания и иссушения климата в неогене – экспансия трав и растительных формаций с их доминированием: степей в умеренной зоне Евразии, прерий на североамериканском континенте, саванн – на африканском. Общая тенденция распределения представителей анцестрального, симпластного и апопластного синдромов в зональном ряду современной растительности найдена связанной с их филогенетическим происхождением. В зонах экстремального климата (полярные области, высокогорья, аридные пустыни) обитают представители группы аркто-альпийских видов и форм двудольных (кустарники, кустарнички, растения-подушки). Всем им свойственны анцестральные варианты организации терминальной флоэмы. В областях благоприятного для фотосинтеза и роста климата, занятых тропическими и субтропическими лесными формациями, доминируют симпластные двудольные. Представители апопластного синдрома – многолетние и однолетние травы – доминируют в биотах прохладных равнин высоких широт, где явно выражен сезонный дефицит тепла и/или влаги (луга, степи, тундры).

Еще один блок сравнительных структурно-функциональных данных, обнаруживших корреляцию с возрастом таксонов, составили признаки водного обмена однодольных и двудольных трав: интенсивность транспирации, оводненность тканей, парциальный объем межклетников в мезофилле, дефицит водного насыщения листьев. Корреляция данных признаков с вектором увлажнения среды проверена материалами сравнительных исследований вдоль природных градиентов влажности почв (Шереметьев, 2005). Из числа обследованных по этим признакам объектов, далее были выделены представители 14 родов, для которых в Интернете удалось найти сведения об их филогенетическом возрасте. Построенные как функции возраста родов, графики средних показателей изученных признаков отразили известную по литературным данным динамику глобального гидрологического цикла планеты в прошедшие геологические эпохи от позднего мела до голоцена (Гамалей, Шереметьев, 2008). Способность растений отслеживать значительно менее масштабные флуктуации погодных условий структурой годичных колец были известны и раньше. На этом материале получили развитие дендро- и гербохронология. В многолетней летописи ксилемного транспорта, восстанавливаемой по диаметру клеток ксилемы, пиками отражены периоды наиболее высокого уреза воды в озерах, наибольшего речного стока, максимального водного насыщения почв (Гамалей, 2006). По структуре годичных колец можно восстановить информацию о многих параметрах гидрологического цикла: о глубине снежного покрова, интенсивности весеннего паводка, и т. д. В последние годы выяснилось, что по величине полисахаридных утолщений оболочки клеток ксилемы может быть отслежена хроника интенсивности флоэмного транспорта, которая напрямую связана с термальным режимом обитания (Гамалей, 2004, 2006). Эти наблюдения отражают корреляции между изменениями среды обитания и структурно-функциональными параметрами растений в онтогенезе, но природа их тоже адаптивная, т. е. по сути такая же, как в филогенезе таксонов.

Приведенные примеры – аргументы в пользу более детального исследования характера связей между возрастом таксонов, спецификой климата в период их становления, современными эконишами и структурно-функциональными параметрами. Эволюционные ряды прошлого могут быть сопоставимы с современными экологическими. Совместный их анализ убеждает в том, что современное биоразнообразие в значительной степени является функцией непостоянства климата планеты в прошлом; механизм его развития – климатический адаптогенез. Система структурно-функциональных признаков таксона, закончившего формирование, столь консервативна, что продолжает отражать особенности эпохи становления не в меньшей мере, чем спе-

цифику его современной экониши. Устойчивость признаков таксона в условиях изменчивого климата объясняет высокую подвижность ареалов, отражающую дрейф экониш во времени.

#### Литература

- Ахметьев М. А. Климат Земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Ред. Семихатов М. А., Чумаков Н. М. М.: Наука. 2004. С. 10–43.
- Гамалей Ю.В. Структура мелких жилок листа и транспортные формы сахаров // Докл. АН СССР. 1984. Т.277. №6. С. 1513–1516.
- Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПбГУ. 2004. 421 с.
- Гамалей Ю.В. Структурно-функциональный базис дешифрирования метеоинформации растений // Ботан. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 361–374.
- Гамалей Ю.В., Шереметьев С.Н. Климат планеты и тренды экологической эволюции растений // ДАН. 2008. Т. 417. № 3, в печати.
- Гамалей Ю.В., Глаголева Т.А., Чулановская М.В., Пахомова М.В., Кальчевский К.А. Экология и эволюция  $C_4$  синдрома в семействах Chenopodiaceae и Poaceae // Ботан. журн. 1992. Т. 77. №2. С. 131–159.
- Гамалей Ю.В., Пахомова М.В., Шереметьев С.Н. Экологическая эволюция флоэмы двудольных // ДАН. 2007. Т. 416. № 4. С. 563–567.
- Гамалей Ю.В., Пахомова М.В., Шереметьев С.Н. Двудольные мела, палеогена и неогена. Адаптогенез терминальной флоэмы // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 2. С. 158–175.
- Чумаков Н. М. Общий обзор позднемезозойского климата и событий // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Ред. Семихатов М. А., Чумаков Н. М. М.: Наука. 2004. С. 44–51.
- Шереметьев С. Н. Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). М.: Тов-во научных изданий КМК. 2005. 271 с.
- Ehleringer J. R. The influence of atmospheric  $CO_2$ , temperature, and water on the abundance of  $C_3/C_4$  taxa // A history of atmospheric  $CO_2$  and its effects on plants, animals, and ecosystems. Eds. Ehleringer J. R., Cerling T. E., Dearing M. D. New York: Springer. 2005. V. 177. P. 214–231.
- Ehleringer J. R., Cerling T. E., Helliker B. R.  $C_4$  photosynthesis, atmospheric  $CO_2$ , and climate // Oecologia. 1997. V. 112. № 3. P. 285–299.
- Ehleringer J. R., Cerling T. E., Dearing M. D. Atmospheric  $CO_2$  as a global change driver influencing plant-animal interactions // Integrative and Comparative Biology. 2002. V. 42. № 3. P. 424–430.
- Keeley J. E., Rundel P. W. Fire and the Miocene expansion of  $C_4$  grasslands // Ecology Letters. 2005. V. 8. P. 683–690.
- Kellogg E. A. Evolutionary History of the Grasses // Plant Physiology. 2001. V. 125. № 3. P. 1198–1205.
- MacFadden B. J. Terrestrial mammalian herbivore response to declining levels of atmospheric  $CO_2$  during the cenozoic: Evidence from North American fossil horses (family Equidae) // A history of atmospheric  $CO_2$  and its effects on plants, animals, and ecosystems. Eds. Ehleringer J. R., Cerling T. E., Dearing M. D. NY: Springer. 2005. V. 177. P. 273–292.
- Miller K. G., Komins M. A., Browning J. V., et al. The phanerozoic record of global sea-level change // Science. 2005. V. 310. № 5752. P. 1293–1298.
- Pate J.S., Gunning B.E.S. Vascular transfer cells in Angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survey // Protoplasma. 1969. V. 68. P. 135–156.
- Sage R. F. The evolution of  $C_4$  photosynthesis // New Phytologist. 2004. V. 161. P. 341–370.

## ПИГМЕНТНЫЙ АППАРАТ РАСТЕНИЙ: СТРУКТУРА, ФУНКЦИИ, ЭКОФИЗИОЛОГИЯ

Головко Т.К., Дымова О.В., Яцко Я.Н., Табаленкова Г.Н., Далькэ И.В.

Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Солнечный свет играет важную роль в жизнедеятельности живых организмов как источник энергии и информации. С фоторецепторной системой растений взаимодействует излучение в интервале длин волн 400–800 нм с энергией 1–3 эВ. Большинство пигментов, поглощающих свет молекул, относится к одной из четырех основных групп: хлорофиллы, каротиноиды, беталаины и флавоноиды. Существует множество различных форм одного и того же класса пигментов. Известно, например, 10 различных структурных форм хлорофиллов, свыше 600 природных форм каротиноидов и около 7000 флавоноидов.

Наиболее широко распространены основные фотосинтетические пигменты – хлорофиллы (Хл) – вещества тетрапиррольной природы. Непосредственное участие в фотосинтезе принимают также терпеноидные пигменты – каротиноиды. Пигменты участвуют в осуществлении трех ведущих стадий фотосинтеза: 1) поглощение энергии света на фотофизической стадии; 2) преобразование энергии в фотохимических реакциях; 3) являются важнейшими компонентами электрон-транспортной цепи.

Ежегодно на нашей планете трижды обновляется около 300 млн.т хлорофиллов. Суммарная годовая продукция каротиноидов достигает 100 млн.т. Все хлорофиллы синтезируются из аминолевулиновой кислоты (АЛК). При конденсации двух молекул АЛК образуется первичный монопиррол, который затем превращается

в полностью конъюгированный и сильно окрашенный порфирин. Включение Fe в порфирин приводит к образованию железопорфирина (гема), необходимого хлоропластам, митохондриям и цитоплазме. Магниева ветвь биосинтеза пигментов начинается с включения Mg в протопорфирин, что требует АТФ. Дальнейшие преобразования приводят к появлению предшественника хлорофилла – протохлорофиллида. Для фотозависимой трансформации протохлорофиллида в Хл необходимо образование комплекса с белком.

Процессы новообразования пигментов и формирования новых центров биосинтеза в специальных лоскутах мембран хлоропластов протекают непрерывно, так как весь фонд хлорофилла постоянно обновляется (Plant Pigments and their Manipulation, 2004). В физиологических условиях полупериод жизни молекулы Хл составляет 6–50 ч. Скорость деградации Хл возрастает в стареющих листьях, а также в условиях, индуцирующих окислительный стресс. За биосинтез Хл ответственны 86 ядерных генов. Часть генов контролирует синтез Хл, другие кодируют синтез хлорофилл-белковых комплексов. Как и в случае с Хл, каротиноиды и ферменты их синтеза локализованы в пластидах, но гены находятся в ядерном геноме. В зависимости от присутствия в молекуле кислорода, каротиноиды делятся на каротины и образующиеся при окислении каротина ксантофиллы (лютеин, виолаксантин, зеаксантин, неоксантин и антераксантин).

В тилакоидах мембран хлоропластов пигменты образуют комплексы с белками. Выделяют четыре главных типа пигмент-белковых комплексов: два из них, локализованные в реакционных центрах (РЦ) фотосистем (ФС), связывают молекулы Хл *a* и  $\beta$ -каротина; два других, представленных белками внешних светособирающих комплексов (ССК), связывают Хл *a* и *b* и ксантофиллы (Blankenship, 2002). Белки, участвующие в образовании пигмент-белковых комплексов, кодируются большим семейством ядерных генов, известных как ЛНС-гены. В мембране пигмент-белковые комплексы располагаются вокруг РЦ в виде триммеров.

ССК, обеспечивающие высокую эффективность поглощения и передачи энергии в РЦ, дают фотосинтезирующим организмам не только большие преимущества, но и повышают риск их повреждения, если света оказывается слишком много. Существует несколько механизмов защиты от фотоингибирования. Известно, что при высокой освещенности листья меняют ориентацию, а хлоропласты занимают пристеночное положение. ССК ФС 2, локализованные в мембранах гранальных тилакоидов, могут мигрировать к ФС 1, расположенной в стромальных тилакоидах.

У теневыносливого растения *Ajuga reptans* нами были выявлены несколько линий защиты при адаптации к произрастанию на полном свете. У листьев световых растений увеличивалось количество слоев и размер клеток палисада, количество хлоропластов и число гран в них, снижалось содержание зеленых пигментов и доля хлорофиллов, принадлежащих ССК (Дымова, Головкин, 1998; Golovko, Dymova, 1999). Важную роль в защите фотосинтетического аппарата от излишка энергии возбуждения при высокой интенсивности света играют каротиноиды виолаксантинового цикла (ВКЦ). ВКЦ включает энзиматическое (с участием фермента дезоксидазы) превращение виолаксантина в зеаксантин, способный диссипировать световую энергию в виде тепла (Demmig-Adams, Adams, 1992; Маслова и др., 1996; Latowski et al., 2004). Установлено, что в листьях световых растений *A. reptans* дезоксидированное состояние пигментов ВКЦ было на порядок выше, чем в теневых (Дымова, Головкин, 2007). Это свидетельствует о способности теневыносливых растений активировать работу ВКЦ для защиты фотосинтетического аппарата от фотодеструкции.

Пластичность и адаптивность пигментного аппарата играет существенную роль в освоении растениями различных экотопов. Это положение хорошо иллюстрируют данные, полученные нами в исследованиях на *Gymnadenia conopsea* – бореальный евроазиатский вид, обитающий на выходах известняков на Южном Тимане. У растений, произрастающих на южных, хорошо освещенных и более теплых склонах, содержание зеленых пигментов было ниже, чем на лугу или на менее освещенном и прогреваемом северном склоне (Дымова и др., 2007). В спектре каротиноидов световых растений были выражены полосы, свидетельствующие об активации ВКЦ. Сходные результаты были получены и при изучении на Южном Тимане пигментного аппарата растений *Plantago media*, произрастающих на обнаженном склоне юго-западной экспозиции и в густом травостое у подошвы склона, где они получали на порядок меньше света. Растения существенно отличались по концентрации фотосинтетических пигментов, доле хлорофиллов, принадлежащих ССК, величине соотношения хлорофиллов и каротиноидов. Уже в утренние часы в спектре каротиноидов световых растений обнаруживался зеаксантин. У теневых растений он появлялся в небольшом количестве только после полудня. Результаты изучения пигментного комплекса вместе с данными по CO<sub>2</sub>-газообмену и флуоресценции хлорофилла характеризуют *P. media* как пластичное растение, с высокой устойчивостью фотосинтетического аппарата к фотоингибированию. Это позволяет растениям занимать различные по освещенности и теплообеспеченности местообитания.

Большой интерес для понимания роли пигментов в устойчивости фотосинтетического аппарата растений представляет изучение сезонных и возрастных закономерностей содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях вечнозеленых видов, обитающих в холодном климате. По нашим данным пул зеленых и желтых пигментов в хвое *Pinus sibirica* L. достигал своего наибольшего размера (1,8–2,3 мг/г сухой массы) в конце лета-начале осени и снижался зимой, когда уровень нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла



был максимальным. Зрелая двухлетняя хвоя в течение года характеризовалась наличием полного спектра каротиноидов:  $\beta$ -каротин, виолаксантин, лютеин, неоксантин, антраксантин, зеаксантин. В хвое первого года жизни летом (июнь) зеаксантин и неоксантин нами не обнаружен. Их появление в спектре ксантофиллов поздней осенью свидетельствует об активации ВКЦ, индуцированной низкими температурами. С наступлением зимы в хвое первого года жизни отмечали снижение пула лютеин+виолаксантин и возрастание концентрации антраксантина – предшественника зеаксантина. Весной наблюдали усиление эпексидации зеаксантина в виолаксантин. Судя по количественным и качественным изменениям пигментного комплекса можно характеризовать *Pinus sibirica* как вид, обладающий системой быстрых ответных реакций, обеспечивающих сохранность ассимиляционного аппарата при смене сезонов года.

В литературе систематические сведения о пигментной системе растений разных ботанико-географических зон немногочисленны (Лукьянова и др., 1986; Попова и др., 1989; Maslova, Porova, 1993). Показано, что большинство растений крайних суровых местообитаний (арктические, высокогорные, пустынные) отличаются сравнительно низким содержанием фотосинтетических пигментов. Для горных видов характерно повышенное накопление каротиноидов, а для арктических – хлорофиллов, принадлежащих ССК. Проведенные нами исследования растений природной флоры Приполярного Урала (подзона крайней северной тайги), Южного Тимана (подзона средней тайги) и среднего течения р.Вычегда (подзона средней тайги) выявили значительную дифференциацию видов по содержанию зеленых и желтых пигментов. Как правило, чем больше хлорофиллов содержали листья растений, тем выше в них концентрация каротиноидов. Сравнение растений разных жизненных форм показало, что во всех районах наибольшим содержанием пигментов отличались травянистые растения. Им существенно уступали полудревесные виды (кустарники и кустарнички). Наименьшие концентрации пигментов были выявлены у плаунов.

В целом, растения средней тайги характеризовались более высоким накоплением пигментов по сравнению с растениями, обитающими в подзоне крайне-северной тайги. Следует отметить, что на Приполярном Урале аркто-альпийские виды не уступали бореальным по содержанию пигментов, тогда как на Южном Тимане, наоборот, концентрация хлорофиллов и каротиноидов была выше у бореальных видов. С продвижением на Север в листьях растений повышалось относительное содержание желтых пигментов. Об этом можно судить по величине соотношения хлорофиллы/каротиноиды: у растений Приполярного Урала этот показатель равнялся 3, тогда как у растений в среднем течении р. Вычегда был на 35% выше. Каротиноиды играют важную роль в фотосинтезе, выполняют функции светосборщиков и фотопротекторов. Поэтому накопление желтых пигментов можно рассматривать как адаптивную реакцию, направленную на повышение устойчивости фотосинтетического аппарата, предотвращение его фотодинамической деструкции и, в конечном итоге, более эффективное использование света в течение короткого северного лета. Полученные данные свидетельствуют о повышении роли пигментного комплекса в устойчивости фотосинтетического аппарата в холодном климате.

В заключение необходимо особо отметить ценность данных по структурно-функциональной организации и экологическим свойствам пигментного аппарата растений для характеристики флористического разнообразия, понимания приспособления растений к условиям существования, распространения видов, прогнозирования динамики растительности при глобальном изменении климата и обострении проблем региональной экологии.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты №№ 04-04-48255, 07-04-00436).*

#### Литература

- Головко Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Пигментный аппарат растений Приполярного Урала // Ботанический журнал. 2007. Т. 92. №11. С. 1732–1741.
- Дымова О.В., Головко Т.К. Адаптация к свету фотосинтетического аппарата теневыносливых растений (на примере *Ajuga reptans* L.) // Физиология растений. 1998. Т.45. № 4. С.521–528.
- Дымова О.В., Головко Т.К. Состояние пигментного аппарата растений живучки ползучей в связи с адаптацией к световым условиям произрастания // Физиология растений. 2007. Т.54. №1. С.47–53.
- Дымова О.В., Яцко Я.Н., Табаленкова Г.Н., Головко Т.К. Пигментный аппарат и светозависимые превращения ксантофиллов в листьях растений природной флоры Южного Тимана // Современная физиология растений: от молекул до экосистем: Матер. докл. Межд. Конф. (в трех частях). Часть 1. Сыктывкар, 2007. С.69–71.
- Лукьянова Л.М., Локтева Т.Н., Булычева Т.М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский горный массив). Апатиты, 1986. 127 с.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Корнюшенко Г.А., Королева О.Я. Развитие представлений о функционировании виолаксантинового цикла в фотосинтезе // Физиология растений. 1996. Т.43. №3. С.437–449.
- Попова И. А., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. Особенности пигментного аппарата растений разных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л: Наука, 1989. С.115–130.
- Blankenship R.E. Molecular Mechanisms of Photosynthesis. Blackwell Science Ltd., 2002. 321 p.
- Golovko T.K., Dymova O.V. Ecophysiology of *Ajuga reptans* L. at the northern boundary of its distribution // Handbook of Plant and Crop Stress / Ed.Pessarakli M. New-York et.al.: Marcel Dekker, Inc, 1999. P.963–972.

- Demmig-Adams B., Adams III W.W. Photoprotection and Other Responses of Plants to High Light Stress // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol.Biol. 1992a. V.43. P.599–626.
- Latowski D., Grzyb J., Strzalka K. The Xanthophyll Cycle – Molecular Mechanism and Physiological Significance // Acta Physiol. Plant. 2004. V.26. №2. P.197–212.
- Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive Properties of the Pigment Systems // Photosynthetica. 1993. V.29. P.195–203.
- Plant Pigments and their Manipulation // Annual Plant Reviews. V. 14. / Ed. Davies K. Blackwell Publishing, USA/Canada: CRS Press, 2004. 352 p.

## АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ЛИСТЬЕВ ЯБЛОНИ (*MALUS DOMESTICA* BORCKH.) В УСЛОВИЯХ АНТОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Голышкин Л.В., Кузнецов М.Н.

Орел, Всероссийский научно-исследовательский институт селекции плодовых культур

Адаптивность и связанная с ней стабильность популяции растительных организмов являются важнейшими показателями состояния и способности/потенции организмов к росту и развитию без заметных нарушений. Существует множество оценок стабильности, среди которых метод определения флуктуирующей асимметрии (ФА) занимает заметное место как один из современных подходов к анализу стабильности системы морфологических признаков с использованием широких возможностей биометрического расчета. Выгодным моментом здесь является скорость получения математических результатов. В современной литературе имеются рекомендации по расчету ФА как для животных, так и растительных организмов (Захаров и др., 2000). Адаптация растений к действию каких-либо факторов окружающей среды обеспечивается путем перестройки комплекса функциональных и структурных (морфологических) признаков в онтогенезе вплоть до образования новых норм реакций в филогенезе (Жученко, 1988). Очевидно, эти механизмы реакции организмов, в частности растений, являются принципиально-руководящими в создании и использовании методов, подобных упомянутому.

Однако, в данных работах указанные проблемы рассмотрены недостаточно в отношении плодовых культур. Очевидная выгода современных методов оценки состояния растений на фоне действующих экологических факторов заставляет адаптировать ФА-анализ к традиционным хозяйственно-ценным культурам, таким, какой является яблоня. Анализ флуктуирующей асимметрии относится к методам прямого определения с облигатной специфичностью. Поэтому при разработке технологии определения стабильности развития любого вида необходимо создать специфическую шкалу оценки ФА. При этом ФА-анализ – рассматривать как один из путей решения вопросов биомониторинга как системы наблюдений, оценки и прогноза изменений состояния биологических систем под влиянием антропогенных воздействий.

Яблоня является одной из доминирующих плодовых культур для Орловской области, поэтому цель наших исследований заключалась в использовании возможностей ФА-анализа в определении этой культуры как биоиндикатора качества окружающей среды обитания.

Отбор листовых пластинок проводили в садовом массиве ВНИИСПК (четыре квартала, равноудаленных друг от друга с разными сортами) и в зоне шлакоотвала Мценского завода алюминиевого литья (МЗАЛ, п.Думчино, учитываемый фактор загрязнения – тяжелые металлы). Листья в количестве до 100 штук из каждой точки отбора располагали на листе формата А-4 и сканировали с помощью стандартного CanoScan 4200F. Полученные изображения проводили через ПК-программу Golden Software Surfer 8 для расчета показателей ФА средствами Microsoft Excel. В этой последней проводили обработку результатов полевого материала, сводящуюся к анализу рядов распределения средних значений по сериям выборок, на основе чего выводили тенденцию изменения средней величины ФА листьев яблони относительно мест сбора согласно Е.Л.Константинову (2001).

Экологические условия ВНИИСПК. Данные анализа отражены в таблице 1. Как видно из последней, листовой материал представлен различными сортами яблони. Детальный сравнительный анализ (ФА) не выявил достоверных различий в оценке стабильного развития растений. Диапазон значений ФА составляет 0,0929 – 0,1171. Возможно, значения ниже 0,100 могут служить отправной точкой (I балл, норма) для построения шкалы ФА яблони, поскольку зона ВНИИСПК, видимо, не является экологически интегрально-стрессовой для этой культуры. Диапазон 0,100 – 0,120, по данным таблицы 1, может составить II балла специфической шкалы для яблони (переход от нормы к загрязнению). Достоверность расчета отдельных значений ФА не вызывает сомнения, поскольку точность опыта и коэффициент вариации находятся в пределах допустимого для этих статистических параметров. Отметим, что сортовая специфика яблони по данным ФА-анализа не отражается на различиях в оценке стабильности развития рассматриваемых растений в данных экологических условиях (коэффициенты ФА).

Экологические условия окрестности шлакоотвала п.ДУМЧИНО. Как видно из таблицы 1, значения ФА листьев яблони по топографическим точкам Т-1, Т-2 и Т-3 различаются между собой (относительное падение значений). Эти различия носят математически достоверный характер в сравнении с пунктом сбора Т-1. Точки Т-4 и Т-5 (4–6 км удаления от шлакоотвала) показывают увеличение значений ФА (достоверно к уровню точки Т-1). Это свидетельствует о том, что зоны точек Т-4 и Т-5 могут располагаться в области иного рода загрязнения, возможно, связанного с близостью авто- и железнодорожной коммуникациями (Орел-Мценск). При этом значения ФА в этих точках достоверно не различаются между собой. Вполне вероятно, рассматривая окрестности п.Думчино, мы сталкиваемся с дискретностью различных зон и типов загрязнения. Именно интегральные достоинства метода флуктуирующей асимметрии позволяют это уточнить.

Таблица 1

**Значение коэффициентов флуктуирующей асимметрии (ФА) в зависимости от места сбора листового материала яблони различных сортов (садовый массив ВНИИСПК, Орловский р-он; зона металлоотвала МЗАЛ, Мценский р-он)**

| Материал и место Сбора      | Количество наблюдений, шт. | Средняя арифмет. ФА | Ошибка сред. арифм. ФА(±) | Среднее квадратич. отклон.ФА | Коэффиц. вариации ФА(%) | Точность опыта ФА (%) |
|-----------------------------|----------------------------|---------------------|---------------------------|------------------------------|-------------------------|-----------------------|
| <b>ВНИИСПК, 24 квартал</b>  |                            |                     |                           |                              |                         |                       |
| Антоновка                   | 66                         | 0,0969              | 0,0054                    | 0,0442                       | 45,65                   | 5,57                  |
| Пепин                       | 67                         | 0,1016              | 0,0056                    | 0,0457                       | 44,96                   | 5,49                  |
| Штрифель                    | 38                         | 0,1000              | 0,0071                    | 0,0440                       | 44,07                   | 7,15                  |
| <b>11 квартал</b>           |                            |                     |                           |                              |                         |                       |
| Антоновка                   | 73                         | 0,1171              | 0,0054                    | 0,0464                       | 39,62                   | 4,61                  |
| Солнышко                    | 42                         | 0,1078              | 0,0064                    | 0,0418                       | 39,74                   | 5,98                  |
| <b>39 квартал</b>           |                            |                     |                           |                              |                         |                       |
| Осеннее полосатое           | 92                         | 0,1132              | 0,0049                    | 0,0468                       | 46,42                   | 4,81                  |
| Память воину                | 91                         | 0,1054              | 0,0053                    | 0,0504                       | 47,75                   | 5,01                  |
| Синап Орловский             | 98                         | <b>0,0929 min</b>   | 0,0042                    | 0,0414                       | 44,53                   | 4,50                  |
| Синап Северный              | 96                         | 0,1030              | 0,0044                    | 0,0436                       | 42,37                   | 4,32                  |
| Орловское полосатое         | 93                         | 0,1084              | 0,0052                    | 0,0503                       | 46,42                   | 4,81                  |
| 23 квартал                  | 99                         | 0,1080              | 0,0046                    | 0,0462                       | 42,80                   | 4,30                  |
| Орлик                       |                            |                     |                           |                              |                         |                       |
| <b>МЗАЛ, п.Думчино</b>      |                            |                     |                           |                              |                         |                       |
| <b>Расстояние от отвала</b> |                            |                     |                           |                              |                         |                       |
| 100 метров (Т-1)            | 118                        | 0,1412              | 0,0090                    | 0,0082                       | 69,50                   | 6,40                  |
| 900 метров (Т-2)            | 94                         | 0,1156              | 0,0060                    | 0,0581                       | 50,55                   | 5,18                  |
| 2500 метров (Т-3)           | 95                         | 0,1198              | 0,0057                    | 0,0557                       | 46,56                   | 4,78                  |
| 4000 метров (Т-4)           | 100                        | <b>0,1538 max</b>   | 0,0098                    | 0,0983                       | 63,85                   | 6,40                  |
| 6000 метров (Т-5)           | 111                        | 0,1349              | 0,0082                    | 0,0868                       | 64,35                   | 6,11                  |

На основании полученных расчетных значений ФА листовых пластинок яблони в зонах ВНИИСПК и п.Думчино мы попытались создать практическую шкалу балльных интервалов оценки. Шкала должна служить для выявления нарушений стабильности развития растений при воздействии экологических факторов среды как естественного (условия ВНИИСПК-контроль), так и антропогенного происхождения (шлакоотвал п. Думчино-стресс). Криволинейное распределение значений ФА дает основание считать, что разбивка вариационного ряда также должна носить нелинейный характер. Диапазон расчетных данных (min=0,0929; max=0,1538) для удобства разделили на пять равных частей, и согласно интегральной функции распределения вероятности значений коэффициентов ФА на основе способа расчета процентилей получили границы баллов. В данном подходе прослеживается аналогия со шкалой для березы (Константинов, 2001). Избегая излишних подробностей, заметим, что мы остановились на наименьшем числе классов – 5, что полностью соответствует рекомендациям по методике биометрических расчетов и шкале распределения значений коэффициентов ФА для березы (Зайцев, 1978; Марченко, 2005). В нашем случае градация величины интегрального показателя стабильности развития для данной культуры может выглядеть следующим образом (табл.2).

Сравнение шкал балльной оценки березы и яблони показало разницу в категориях числовых значений коэффициентов ФА. Если для первого вида по данным С.И. Марченко (2005) диапазон составляет <0,040 – >0,054, то для второго – <0,100 – >0,159. Заметно, что числовые категории разнятся практически в 2–3 раза. Возможно, это связано с различным уровнем экологической устойчивости дикорастущего и окультуренного видов. Снижение устойчивости культурных растений к экологическим стрессам, видимо, может способствовать более пластичному изменению морфологических параметров листа, т.е. повышению значений коэффициентов флуктуирующей асимметрии. Это не противоречит фундаментальным положениям экологической генетики (Жученко, 1988).

Пятибалльная шкала оценки стабильности развития яблони по значениям коэффициентов флуктуирующей асимметрии (ФА)

| Балл | Величина показателя стабильности развития (ФА) | Связь ФА с действующими стрессовыми факторами |
|------|------------------------------------------------|-----------------------------------------------|
| I    | <0,100                                         | норма                                         |
| II   | 0,100 – 0,119                                  | Переход от нормы к загрязнению                |
| III  | 0,120 – 0,139                                  | загрязнение                                   |
| IV   | 0,140 – 0,159                                  | сильное загрязнение                           |
| V    | >0,159                                         | критическое загрязнение                       |

На основании интегральной функции распределения коэффициентов флуктуирующей асимметрии 1373 листовых пластинок яблони разных сортов и двух экологических зон обитания построена пятибалльная шкала оценки стабильности развития данной культуры. Применение метода флуктуирующей асимметрии в анализе яблони показало его высокую специфичность в интегральных оценках состояния культуры и окружающей среды обитания. Показана индифферентность сортосостава яблони к значениям коэффициентов флуктуирующей асимметрии. В целом, проведенное исследование позволяет считать яблоню биоиндикаторной культурой для биомониторинга – системы наблюдений, оценки и прогнозирования изменения состояния популяций отдельных видов растений под влиянием антропогенных факторов воздействия.

#### Литература

- Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев, 1988, 485 с.  
 Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов (математическая статистика в экспериментальной ботанике). М., Наука, 1978, 212 с.  
 Захаров В.М., Баранов А.С. и др. Здоровье среды: методика оценки. М., 2000, 41 с.  
 Константинов Е.Л. Особенности флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой (*Betula pendula* Roth) как вида биоиндикатора. Автореф. канд. дисс. Калуга, 2001, 21 с.  
 Марченко С.И. Эстетика и оптимизация природопользования (методические указания по НИРС). Брянск, 2005, с.15.

### МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ (ОСТРОВНЫХ И КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ) ПОПУЛЯЦИЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. (BRASSICACEAE)

Грицких М. В., Федоренко О. М., Николаевская Т. С.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Фотоморфогенез у высших растений включает процессы развития и дифференцировки, в том числе и оптимизацию структуры растений, обеспечивающей максимальное использование света в фотосинтезе. Под контролем генов фитохромов формируются такие признаки как прорастание семян, время цветения, рост черешков листьев, удлинение генеративного побега, увеличение площади листа и другие (Casal et al, 2003; Reed et al, 1994; Smith, 1997; Whitelam, Delvin, 1997). Развитие растений в существенной степени зависит от интенсивности и качества световой энергии, что напрямую связано с широтой и климатическими условиями региона их распространения. Это было показано на основе изоферментного анализа нескольких континентальных карельских популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Федоренко и др., 2001). Однако морфо-физиологические особенности растений этих популяций *A. thaliana* подробно не были исследованы.

В этой связи целью нашей работы было изучение особенностей развития морфо-физиологических признаков, а также внутри- и межпопуляционного их разнообразия. В четырех карельских природных популяциях *Arabidopsis thaliana* (двух континентальных – Царевичи, Шуйская, и двух островных – Радколье, Климецкий) были исследованы всхожесть и энергия прорастания семян (%), индекс формы листа (отношение ширины к длине листа), количество розеточных листьев, длина их черешка и диаметр розетки (мм). *A. thaliana* (2n=10) – резущка Тяля относится к двудольным травянистым растениям семейства крестоцветных (Brassicaceae или Cruciferae). Это растение является одним из лучших объектов для молекулярно-генетических исследований среди высших растений благодаря короткоцикличности, эффективной индуцируемости мутаций и наличию сравнительно небольшого размера генома (Ежова, 1999). Короткий жизненный цикл, высокая плодовитость, небольшой габитус позволяет выращивать это растение в лабораторных условиях круглый год. Растения анализируемых популяций выращивались в люминостате при температуре 21°C и круглосуточном освещении.

В северных широтах в популяциях арабидопсиса преобладают позднецветущие растения (Kranz, Kircheim, 1987). Исследованные нами популяции по времени цветения представлены почти исключительно (>90%) поздними экотипами, цветение которых начинается через 90 дней и позже. Только в популяции Царевичи, обнаружены как рано, так и поздно цветущие формы растений (Федоренко и др., 2001).

Как показали наши исследования жизнеспособность и выживаемость растений (энергия прорастания и всхожесть) были высоки и колебались в пределах 60–96 и 63–95% соответственно. В континентальных популяциях эти значения были на 10–30% ниже, чем в островных популяциях. И, что особенно важно, эти показатели самые низкие в популяции Царевичи, где рано цветущие растения доминируют (табл. 1).

Анализ морфологических признаков (диаметр розетки, количество розеточных листьев и длина их черешка) показал, что у континентальных популяций их величина также меньше, чем у островных популяций и в большинстве случаев обе группы достоверно (*t* Стьюдента) отличаются между собой. Растения островных популяций достоверно различаются между собой лишь по трем признакам: диаметр розетки и длина листа (крупнее в популяции Климецкий), индекс листа (выше в популяции Радколье). Континентальные популяции отличаются друг от друга сильнее: по ширине и индексу листа, длине черешка (больше в популяции Царевичи), по энергии прорастания и всхожести (выше в популяции Шуйская).

Уровень варьирования признаков и дисперсия во всех популяциях оказались высокими. Значения коэффициентов вариации находятся в пределах 10–29%, за исключением популяции Царевичи, проявившей наибольший уровень варьирования (26–54%).

Как представляется, формирование морфо-физиологических признаков связано с климатическими условиями мест произрастания (континентальные – островные). В то же время, индекс листа, опосредованно характеризующий количество поглощенной световой энергии, самый высокий у растений популяции Царевичи, где встречаются и рано цветущие растения. Помимо того, исследованные популяции арабидопсиса характеризуются наличием значительного количества листьев в розетке, что, как известно из литературных данных, свидетельствует о преобладании позднецветущих форм (Gazzani et al., 2003).

Таблица 1

**Морфофизиологические признаки у растений *A. thaliana* (L.) природных (континентальных и островных) популяций**

| Популяция                     | Статистические параметры |                   |          |            |    |
|-------------------------------|--------------------------|-------------------|----------|------------|----|
|                               | n                        | $\bar{x} \pm s_x$ | $\sigma$ | D          | V  |
| Количество розеточных листьев |                          |                   |          |            |    |
| Климецкий                     | 84                       | $16,0 \pm 0,30$   | 2,75     | 7,54***    | 17 |
| Радколье                      | 80                       | $17,0 \pm 0,30$   | 2,66     | 7,09*      | 16 |
| Царевичи                      | 80                       | $15,0 \pm 0,49$   | 4,34     | 18,83***   | 28 |
| Шуйская                       | 56                       | $15,0 \pm 0,43$   | 3,23     | 10,44***   | 21 |
| Диаметр розетки, мм           |                          |                   |          |            |    |
| Климецкий                     | 168                      | $66,79 \pm 0,87$  | 11,32    | 128,13***  | 17 |
| Радколье                      | 160                      | $62,15 \pm 0,84$  | 10,68    | 114,15***  | 17 |
| Царевичи                      | 160                      | $55,75 \pm 1,14$  | 14,45    | 208,72***  | 26 |
| Шуйская                       | 112                      | $53,36 \pm 0,86$  | 9,08     | 82,39***   | 17 |
| Индекс листа                  |                          |                   |          |            |    |
| Климецкий                     | 168                      | $0,40 \pm 0,01$   | 0,08     | 0,01***    | 19 |
| Радколье                      | 160                      | $0,47 \pm 0,01$   | 0,11     | 0,01***    | 23 |
| Царевичи                      | 160                      | $0,49 \pm 0,01$   | 0,19     | 0,04*      | 39 |
| Шуйская                       | 112                      | $0,43 \pm 0,01$   | 0,07     | 0,005      | 16 |
| Длина черешка                 |                          |                   |          |            |    |
| Климецкий                     | 168                      | $11,9 \pm 0,24$   | 3,09     | 9,57***    | 26 |
| Радколье                      | 160                      | $12,4 \pm 0,3$    | 3,4      | 11,8***    | 28 |
| Царевичи                      | 160                      | $10,3 \pm 0,3$    | 4,1      | 16,8***    | 40 |
| Шуйская                       | 112                      | $9,5 \pm 0,2$     | 2,5      | 6,4***     | 26 |
| Всхожесть,                    |                          |                   |          |            |    |
| Климецкий                     | 84                       | $94,79 \pm 0,78$  | 7,16     | 51,28***   | 8  |
| Радколье                      | 80                       | $95,28 \pm 1,21$  | 10,78    | 116,18***  | 11 |
| Царевичи                      | 80                       | $63,62 \pm 3,60$  | 31,78    | 1009,67*** | 50 |
| Шуйская                       | 46                       | $84,13 \pm 2,56$  | 17,38    | 302,12***  | 21 |
| Энергия прорастания,          |                          |                   |          |            |    |
| Климецкий                     | 84                       | $93,00 \pm 1,04$  | 9,53     | 90,75***   | 10 |
| Радколье                      | 80                       | $95,50 \pm 1,24$  | 11,11    | 123,49***  | 12 |
| Царевичи                      | 80                       | $60,65 \pm 3,68$  | 32,92    | 1083,93*** | 54 |
| Шуйская                       | 46                       | $79,83 \pm 2,69$  | 18,26    | 333,30***  | 23 |

Примечание. Здесь и в табл. 2 – \*\*\* –  $P < 0,001$ ; \* –  $P < 0,05$ .

Оценку внутри- и межпопуляционных различий провели на основе двухфакторного дисперсионного анализа, где в качестве специфического генетического фактора выступали «семьи», а неспецифического, негенетического – «место произрастания» (Зайцев, 1984).

Действие специфического генетического фактора ( $D_{fam}$ ), обусловленное внутривидовыми различиями, оказалось существенным только для морфологических признаков, доля влияния не превышала 26% (табл. 2). Неспецифический негенетический фактор ( $D_{pop}$ ), характеризующий межпопуляционные различия, оказался значимым для всех морфо-физиологических признаков, и наиболее выражен для всхожести и энергии прорастания. Доля влияния фактора составила около 30%. Тем не менее, наибольшее значение дисперсий обусловлено взаимодействием факторов: доля влияния колебалась в пределах 35–48%.

Действие естественного отбора (стабилизирующая форма) на формирование морфо-физиологических признаков наиболее сильно проявилось в островных популяциях по сравнению с континентальными. В популяции Царевичи оно наименее выражено, вследствие чего здесь наиболее высок уровень фенотипического разнообразия изученных признаков. В этой же популяции выявлен высокий уровень морфофизиологических отклонений (карликовость, многорозеточность, положительный геотропизм, этиолированные проростки, пигментные мутации, потенциальные летали), достигающих 23% и превышающих в 2 раза их уровень в других популяциях.

Таблица 2

**Компоненты дисперсии и наследуемость морфо-физиологических признаков у растений *A. thaliana* (L.) природных популяций**

| Признак                       | $D_{pop}$ | $D_{fam}$ | $D_{int}$ | DE    |
|-------------------------------|-----------|-----------|-----------|-------|
| Количество розеточных листьев | 50,3***   | 24,4***   | 15,3***   | 4,8   |
| Доля влияния фактора, %       | 5,8       | 25,5      | 47,9      | 20,8  |
| Диаметр розетки               | 2110***   | 166***    | 180***    | 50    |
| Доля влияния фактора, %       | 20,4      | 14,5      | 47,0      | 18,2  |
| Индекс листа                  | 0,128***  | 0,017*    | 0,012     | 0,009 |
| Доля влияния фактора, %       | 13,4      | 16,3      | 34,9      | 35,5  |
| Длина черешка                 | 107***    | 22***     | 20***     | 3     |
| Доля влияния фактора, %       | 16,9      | 15,4      | 42,4      | 25,3  |
| Энергия прорастания           | 4383***   | 349       | 425       | 426   |
| Доля влияния фактора, %       | 31,7      | 16,0      | 52,3      | –     |
| Всхожесть                     | 3020***   | 415       | 444       | –     |
| Доля влияния фактора, %       | 28,5      | 17,0      | 54,5      | –     |

Примечание.  $D_{pop}$  – дисперсия признака, обусловленная межпопуляционными различиями;  $D_{fam}$  – дисперсия признака, обусловленная внутривидовыми различиями (между семьями);  $D_{int}$  – взаимодействие факторов; DE – остаточная дисперсия.

Таким образом, в карельских природных популяциях арабидопсиса выявлен высокий уровень межпопуляционного и внутривидового разнообразия морфо-физиологических признаков. Полученные данные согласуются с проведенными ранее исследованиями по изучению генетического разнообразия в северных природных популяциях арабидопсиса аллозимным и RAPD-анализами. Повышенное фенотипическое разнообразие морфо-физиологических признаков может быть связано с особенностями экологических условий (световых и температурных) произрастания растений и характеризует экологическую стратегию популяций арабидопсиса, расположенных на северной границе ареала вида: онтогенез растений и выживаемость могут обеспечиваться либо за счет изменения периода вегетации, либо за счет особенностей их морфологии.

*Литература*

- Ежова Т. А. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. как модельный объект для изучения генетического контроля морфогенеза // Генетика. 1999. Т. 35. № 11. С. 1522–1537.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984.
- Федоренко О. М., Савушкин А. И., Олимпиакис Г. С. Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в Карелии // Генетика. 2001. Т. 37. № 2. С. 223–229.
- Casal J. J., Ballare C. L., Luccioni L. G., Oliverio K. A., Boccalandro H. E. Light, phytochrome signaling and photomorphogenesis in *Arabidopsis* // Photochem. Photobiol. Science. 2003. V. 2. P. 625–636.
- Gazzani S., Gendall A. R., Lister C., Dean C. Analysis of the molecular basis of flowering time variation in *Arabidopsis* accessions // Plant Physiol. 2003. V. 132. P. 1107–1114.
- Kranz A.R., Kircheim B. Genetic resources in *Arabidopsis* // AIS. 1987. № 24.

Reed J. W., Nagatani A., Elich T. D., Fagan M., Chory J. Phytochrome A and phytochrome B have overlapping but distinct functions in *Arabidopsis* development // Plant Physiol. 1994. V. 104. P. 1139–1149.

Smith H., Xu Y., Quail P. H. Antagonistic but complementary actions of phytochromes A and B allow optimum seedling de-etiolation // Plant Physiol. 1997. V. 114. P. 637–641.

Whitelam, G. C., Delvin P. F. Roles of different phytochromes in *Arabidopsis* photomorphogenesis // Plant Cell Environ. 1997. V. 20. P. 752–768.

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОБРАБОТКЕ СЕМЯН ЗАЩИТНО-СТИМУЛИРУЮЩИМИ СОСТАВАМИ

Деревинская А.А.

Минск, Белорусский Государственный Педагогический Университет им. М. Танка

Реализация максимального потенциала продуктивности сельскохозяйственных культур не достигается в полной мере при естественных условиях обитания, вследствие постоянно возникающих стрессовых воздействий окружающей среды. В условиях неустойчивого климата Республики Беларусь, для которого характерны резкие смены погодных условий (в том числе и засушливые периоды), возделываемые сельскохозяйственные культуры трудно приспосабливаются к подобным колебаниям, что в результате приводит к значительным потерям урожая.

Водный стресс вызывает изменения ростовых, морфологических, анатомических и биохимических показателей в растениях. Последствия нарушения водного обмена многочисленны: изменение транспирации, фотосинтеза, минерального питания и других функций растительного организма.

Ранее (30 – 50 лет назад) частота засух составляла примерно один раз в десятилетие, а в последние годы она наблюдается намного чаще. Ожидается, что в связи с глобальным потеплением климата такая тенденция будет только усиливаться. Для повышения адаптационных способностей сельскохозяйственных растений к неблагоприятным условиям среды используются приемы предпосевной обработки семян комплексными пленкообразующими составами, в среде которых в последующем происходит процесс набухания и прорастания семян. Данные приемы в значительной степени контролируют эффективность прохождения последующих этапов онтогенеза растений (Кабашникова и др., 1998). Начальные фазы развития растений являются наиболее чувствительными к неблагоприятным факторам внешней среды, а их протекание определяет дальнейший ход онтогенеза растений. Обработка семян перед посевом позволяет направленно влиять на начальные этапы реализации генетической программы жизненного цикла растений и контролировать проходимость последующих этапов онтогенеза (Кабашникова, 2003).

Цель исследования – в полевых условиях оценить эффективность использования защитно-стимулирующих составов (ЗСС) на основе препаратов Инкор и Сейбит П для предпосевной обработки семян яровой пшеницы с целью повышения засухоустойчивости данной культуры в условиях Беларуси.

Материал и методы исследований. Исследования проводили на яровой пшенице сорта Ростань, районированной в Республике Беларусь. Семена растений обрабатывались непосредственно перед посевом. Для обработки использовались защитно-стимулирующие составы: стандартный препарат Сейбит П и его модификации с добавлением регулятора роста силатрана (БИРР) и сернокислого железа; препарат Инкор – 2, состоявший из пленкообразующего полимера, гидрогумата; препарат Инкор – 7, состоявший из пленкообразующего полимера, гидрогумата и микроэлементов (цинк, железо, марганец, медь). Для защиты от болезней в полевых условиях использовали фунгицид байтан-универсал в стандартной дозе.

Анализ роста и развития растений проводили на основных этапах онтогенеза растений пшеницы (фазы кущения, колошения и молочной спелости). Физиологическое действие ЗСС оценивали по следующим показателям: относительное содержание воды, водный дефицит, содержание фотосинтетических пигментов, уровень перекисного окисления липидов.

Относительное содержание воды определяли по Campos et al. (1999) Водный дефицит листьев пшеницы вычисляли по Yordanov et al. (1997).

Количество пигментов в ацетоновых экстрактах определяли по спектрам поглощения, снятым на спектрофотометре «Uvikon 931» (Германия). Расчеты производили по формулам, предложенным Шлыкком (1971).

Перекисное окисление липидов тестировали по количеству малонового диальдегида (МДА), содержание которого определяли по цветной реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК) с последующим измерением оптической плотности на спектрофотометре «Uvikon 931» (Германия) при длине волны 532 нм (Aono et al., 1995)

Статистическую обработку данных проводили по Рокицкому П.Ф. (1967).

Результаты исследований и их обсуждение. Среди факторов, от которых зависит общая продуктивность и урожайность растений, фотосинтезу, неразрывно связанному с реакциями энергетического и пластического обмена и составляющему основу метаболизма зеленого растения, принадлежит ведущая роль.

Определение количества фотосинтетических пигментов в листьях растений яровой пшеницы на стадии кущения показало, что удельное содержание хлорофилла в листе возросло под влиянием ЗСС на основе препарата Сейбит П на 9 – 18 %, а содержание каротиноидов на 13 – 19 % по сравнению с контролем. В стеблях яровой пшеницы содержание фотосинтетических пигментов повышалось только при использовании препаратов Инкор на 8 – 18 % (хлорофилл) и 10 – 15 % (каротиноиды) по сравнению с контролем. С учетом всех листьев и стеблей было рассчитано содержание фотосинтетических пигментов в растениях. Показано, что содержание хлорофилловых пигментов в листьях и стеблях и в целом растении увеличивалось под влиянием составов на основе препарата Сейбит П по сравнению с контролем. Содержание каротиноидов в растениях яровой пшеницы изменялось аналогичным образом. В целом, полученные данные показали стимулирующее действие состава Сейбит П + БИРР на накопление фотосинтетических пигментов (хлорофилла и каротиноидов).

Относительное содержание воды несколько снижалось, а водный дефицит возрастал при использовании составов на основе препарата Сейбит П, тогда как при использовании составов на основе препарата Инкор эти параметры водного обмена оставались на уровне контроля (табл. 1).

Таблица 1

**Влияние ЗСС на водный дефицит в листьях растений яровой пшеницы Ростань на стадии кущения**

| Вариант опыта        | Водный дефицит, %<br>[WD=(TW-FW)/TW*100%] | Относительное содержание воды, %<br>[RWC=(FW-DW)/(TW-DW)*100%] |
|----------------------|-------------------------------------------|----------------------------------------------------------------|
| контроль             | 15,2 ± 1,4                                | 85,31 ± 1,1                                                    |
| Инкор – 2            | 17,4 ± 2,3                                | 83,44 ± 1,8                                                    |
| Инкор – 7            | 14,9 ± 1                                  | 85,37 ± 0,8                                                    |
| Сейбит П             | 16,2 ± 2,2                                | 84,44 ± 1,8                                                    |
| Сейбит П + БИРР      | 23,7 ± 2                                  | 78,65 ± 1,5                                                    |
| Сейбит П + БИРР + Fe | 20,8 ± 4,5                                | 80,8 ± 3,4                                                     |

По литературным данным при неблагоприятных условиях в растении происходит генерация активных форм кислорода (АФК) и усиление свободно-радикальных повреждений. Одним из показателей активного образования АФК является усиление перекисного окисления мембранных липидов (ПОЛ).

Анализ продуктов перекисного окисления липидов выявил снижение их уровня при использовании составов на основе препарата Сейбит П. Полученные данные позволяют заключить, что модифицированные составы на основе Сейбит П оказывают протекторное действие на состояние плазматических мембран клеток листа яровой пшеницы, несмотря на некоторое изменение параметров водного обмена.

Определение количества фотосинтетических пигментов в листьях растений яровой пшеницы на стадии колошения показало, что удельное содержание хлорофилла и каротиноидов в флаг-листе практически не отличалось от контроля, и только при использовании составов Сейбит П и Сейбит П + БИРР этот показатель был снижен на 17 %. При определении количества фотосинтетических пигментов в стеблях растений яровой пшеницы установлено, что этот показатель оказался ниже или сопоставим с контролем.

Количество хлорофилловых пигментов в колосьях растений яровой пшеницы повышалось по сравнению с контролем при использовании составов Инкор – 2 (на 13 %), Сейбит П + БИРР (на 18 %) и Сейбит П + БИРР + Fe (на 35 %), а содержание каротиноидов изменялось не так значительно (на 9 – 21%) и только в вариантах опыта – Сейбит П + БИРР и Сейбит П + БИРР + Fe этот показатель превышал контроль.

Содержание фотосинтетических пигментов в расчете на целое растение в опытах на яровой пшенице возрастало только при использовании составов Сейбит П + БИРР и Сейбит П + БИРР + Fe (табл. 2). В целом, проведенный анализ показал высокую эффективность действия ряда разработанных составов на рост и формирование фотосинтетического аппарата растений яровой пшеницы на стадии колошения.

Анализ продуктов перекисного окисления липидов выявил снижение их уровня в листьях яровой пшеницы при использовании составов Инкор – 7, Сейбит П и Сейбит П + БИРР + Fe, в остальных случаях этот показатель оказался на уровне контроля (табл. 3).

Оценка зерновой продуктивности показала, что ЗСС на основе препаратов Инкор и Сейбит П способствовали повышению урожая растений яровой пшеницы Ростань по сравнению с контролем. Так, составы Инкор – 7, Сейбит П, Сейбит П + БИРР + Fe повышали урожай зерна в 1,7 раза, а состав Сейбит П + БИРР в 1,2 раза.



Таблица 2

Влияние ЗСС на содержание фотосинтетических пигментов в растении яровой пшеницы Ростань на стадии колошения

| Вариант опыта        | мг/листья<br>одного растения | мг/стебли<br>одного растения | мг/колосья одного<br>растения | мг/растение |
|----------------------|------------------------------|------------------------------|-------------------------------|-------------|
| контроль             | 12,64                        | 4,43                         | 0,26                          | 17,33       |
| Инкор – 2            | 9,26                         | 3,06                         | 0,43                          | 12,78       |
| Инкор – 7            | 9,52                         | 4,39                         | 0,24                          | 14,15       |
| Сейбит П             | 10,97                        | 4,64                         | 0,33                          | 15,94       |
| Сейбит П + БИРР      | 17,21                        | 6,21                         | 0,19                          | 23,61       |
| Сейбит П + БИРР + Fe | 13,81                        | 4,21                         | 0,42                          | 18,44       |

Таблица 3

Влияние ЗСС на содержание продуктов перекисного окисления липидов в листьях яровой пшеницы Ростань на стадии колошения

| Вариант опыта        | Уровень перекисного окисления липидов (мМоль / г сырой массы) |
|----------------------|---------------------------------------------------------------|
| контроль             | 3,24 ± 0,04                                                   |
| Инкор – 2            | 3,1 ± 0,07                                                    |
| Инкор – 7            | 2,56 ± 0,09                                                   |
| Сейбит П             | 2,8 ± 0,03                                                    |
| Сейбит П + БИРР      | 3,08 ± 0,04                                                   |
| Сейбит П + БИРР + Fe | 2,53 ± 0,08                                                   |

Таким образом, в полевых опытах доказана высокая физиологическая активность защитно-стимулирующих составов на основе препаратов Инкор и Сейбит П на всех основных стадиях вегетации растений яровой пшеницы Ростань, а также по конечной зерновой продуктивности.

#### Литература

- Кабашикова Л.Ф., Климович А.С., Линг С.С., Михайлова С.А., Чайка М.Т. Особенности развития растений ярового ячменя при обработке семян физиологически активными веществами // Весці НАНБ. Сер. біял. навук. 1998, № 1. С. 67–72.
- Кабашикова Л.Ф. Способ ранней диагностики эффективности многокомпонентных капсулирующих составов для обработки семян. Методические указания // Мн.: ИООО "Право и экономика". – 2003. – 31 с.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Мн.: Высшая школа, 1967. – 327 с.
- Шлык А. А. Определение хлорофилла и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. – М.: Наука, 1971. – С. 154 – 170.
- Aono M *et al.* Decrease in activity of glutathione reductase enhances paraquat sensitivity in transgenic *Nicotiana tabacum* // Plant Physiol. – 1995. – Vol. 107. – P. 645 – 648.
- Lowry O.H. *et al.* Protein measurement with the Folin reagent // J.Biol.Chem. – 1951. – Vol. 193, N. 2. – P. 215 – 275.
- Campos P.S. *et al.* Effects of drought on photosynthetic performance and water relations of four *Vigna* genotypes // Photosynthetica. – 1999. – Vol. 36, N. 1 – 2. – P. 79 – 87.
- Yordanov I. *et al.* Interactive effect of water deficit and high temperature on photosynthesis of sunflower and maize plants. I. Changes in parameters of chlorophyll fluorescence induction kinetics and fluorescence quenching // Photosynthetica. – 1997. – Vol. 33, N. 3 – 4. – P. 391 – 402.

## ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ РАСТЕНИЯМИ ПОЛЯРНОГО УРАЛА РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Дроздова И.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Известно, что влияние литологического состава горных пород на развитие растительности очень велико и наблюдается повсеместно (Braun-Blanquet, 1951; Юрцев, 1974). Показано, в частности, что растительность карбонатных и силикатных элементарных геохимических ландшафтов резко различна как по флористическому составу сообществ, так и по положению оптимума многих видов на экотопах, различающихся только почвообразующей породой (Юрцев и др., 2004). Своеобразным видовым составом характеризуется флора, приуроченная к ультраосновным породам (гипербазитам) и продуктам их метаморфизации – серпентинитам. Во многих почвенно-климатических зонах отмечается наличие видов серпентинофитов, приуроченных только к выходам ультраосновных пород, а также совместное произрастание на них видов – базифитов и ацидофитов. Термины «кальцефиты», «ацидофиты», «базифиты», «серпентинофиты» вошли в употребление на ос-

новые корреляции между встречаемостью растений и химическим составом подстилающих горных пород, изучению которой посвящены многочисленные исследования (Rune, 1953, Böhling, 1995). Установлено, что растения, приуроченные к породам определенного состава, различаются по своему метаболическому потенциалу, в частности потребностям в элементах минерального питания.

Наша работа проводилась на Полярном Урале (67° с. ш., 65° в. д.) на карбонатных, кислых горных породах (Б. Пайпудынский хребет) и на ультраосновном массиве Рай-Из. Геохимическая контрастность тундровых ландшафтов Полярного Урала в значительной степени определяет довольно четкую приуроченность отдельных видов, а также устойчивых сочетаний индикаторных видов к определенным местообитаниям. При изучении локальных флор Полярного Урала на карбонатных, ультраосновных и кислых горных породах были выделены экологические группы видов по встречаемости на разных типах горных пород (Юрцев и др., 2001). Для работы были выбраны следующие экологические группы видов: кальцефиты, ацидофиты; виды, специфичные на Полярном Урале (в нашем районе) для ультраосновных ландшафтов – серпентинофиты, а также амфитолерантные виды. Последние – это виды с широкой экологической амплитудой – эвритопные. Они встречаются как на серпентинитах, так и на карбонатных и кислых породах.

Целью настоящей работы является сравнительное исследование минерального состава растений тундровой зоны, относящихся к разным экологическим группам.

Содержание К, Са, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni у видов травянистых растений и кустарничков определяли атомно-абсорбционным методом. Всего было проанализировано 39 образцов растений, произрастающих на ультраосновных породах, 33 – на известняках, 38 – на кислых горных породах и 132 образца растений амфитолерантных видов. Среднюю пробу составляли из 20 – 30 растений, находящихся в фазе цветения – плодоношения. У кустарничков анализировали листья, у травянистых растений – надземную часть целиком.

Проведенные ранее исследования химического состава почв позволили установить, что почвенно-геохимические условия на 3 типах горных пород существенно различаются. Особенно резко меняющимися их показателями являются реакция среды, соотношение Са/Mg, уровень подвижных форм Ni, Fe и Mn (Катаева, Холод, 2005).

Анализ содержания металлов по разным экологическим группам видов показал значительные различия между ними (табл. 1). Кальцефиты наряду с высоким уровнем Са выделяются пониженным содержанием микроэлементов – Mn и Ni. У видов – серпентинофитов, напротив, отмечен наиболее низкий уровень Са и – высокий Ni. Среди всех изученных видов максимальное содержание Ni обнаружено у *Alyssum obovatum*. Этот вид можно отнести к гипераккумуляторам Ni, т.к. концентрирует его в количестве > 1000 мг/кг. *Alyssum obovatum* накапливает также много Са – >1%, что выделяет его среди других серпентинофитов, произрастающих на бедных Са почвах. При расчете среднего содержания элементов у видов, специфичных для ультраосновных ландшафтов, не учитывались их концентрации в *Alyssum obovatum*, данные по уровням накопления макро-микроэлементов у этого вида приводятся в табл. 2.

Таблица 1

Содержание макро-и микроэлементов в растениях разных экологических групп

| Элементы                   |                          |                          |                         |                         |                          |                          |                          |
|----------------------------|--------------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| K                          | Ca                       | Mg                       | Fe                      | Zn                      | Mn                       | Cu                       | Ni                       |
| %                          |                          |                          | мг/кг                   |                         |                          |                          |                          |
| Кальцефиты                 |                          |                          |                         |                         |                          |                          |                          |
| <u>1.05</u><br>0,47–2,16   | <u>1.92</u><br>0,59–5,15 | <u>0.27</u><br>0,10–0,61 | <u>59.3</u><br>22,4–168 | <u>46.1</u><br>6,52–177 | <u>27.7</u><br>7,35–81,0 | <u>3.87</u><br>0,78–10,1 | <u>0.70</u><br>0,10–2,33 |
| Ацидофиты                  |                          |                          |                         |                         |                          |                          |                          |
| <u>1.17</u><br>0,37–3,41   | <u>0.55</u><br>0,08–1,57 | <u>0.25</u><br>0,01–0,86 | <u>62.7</u><br>17,9–347 | <u>38.8</u><br>7,09–157 | <u>842</u><br>96,0–2600  | <u>3.97</u><br>1,86–6,64 | <u>3.53</u><br>0,21–10,3 |
| Серпентинофиты             |                          |                          |                         |                         |                          |                          |                          |
| <u>1.18</u><br>0,29–3,21   | <u>0.36</u><br>0,05–1,0  | <u>0.88</u><br>0,21–1,39 | <u>189</u><br>26,7–911  | <u>44.5</u><br>11,9–239 | <u>42.2</u><br>6,44–182  | <u>3.20</u><br>0,63–12,2 | <u>47.6</u><br>5,52–138  |
| Амфитолерантные виды (I)   |                          |                          |                         |                         |                          |                          |                          |
| <u>0.97</u><br>0,38–1,91   | <u>0.44</u><br>0,09–1,35 | <u>0.77</u><br>0,05–2,12 | <u>76.6</u><br>9,07–424 | <u>40.5</u><br>7,35–198 | <u>87.6</u><br>14,3–296  | <u>3.59</u><br>1,17–7,48 | <u>22.2</u><br>2,19–68,1 |
| Амфитолерантные виды (II)  |                          |                          |                         |                         |                          |                          |                          |
| <u>0.86</u><br>0,37–2,64   | <u>1.62</u><br>0,37–3,75 | <u>0.32</u><br>0,04–0,93 | <u>59.5</u><br>17,4–175 | <u>46.8</u><br>11,1–213 | <u>72.9</u><br>3,95–508  | <u>3.79</u><br>1,05–7,03 | <u>1.20</u><br>0,18–4,27 |
| Амфитолерантные виды (III) |                          |                          |                         |                         |                          |                          |                          |
| <u>1.28</u><br>0,41–2,74   | <u>0.66</u><br>0,15–1,84 | <u>0.25</u><br>0,06–1,49 | <u>77.8</u><br>25,8–266 | <u>47.0</u><br>11,1–165 | <u>622</u><br>15,7–2740  | <u>5.53</u><br>2,31–12,5 | <u>6.08</u><br>1,0–6,08  |

Примечания. I – ультраосновные, II – карбонатные, III – кислые горные породы. Над чертой – средние содержания макро- и микроэлементов, под чертой – диапазон содержаний.

Среднее содержание макро- и микроэлементов у *Alyssum obovatum*

| Элементы  |           |           |         |           |           |           |          |
|-----------|-----------|-----------|---------|-----------|-----------|-----------|----------|
| K         | Ca        | Mg        | Fe      | Zn        | Mn        | Cu        | Ni       |
| %         |           |           | мг/кг   |           |           |           |          |
| 1,28±0,17 | 1,33±0,36 | 1,43±0,49 | 202±137 | 28,3±13,9 | 43,1±35,3 | 1,87±0,23 | 2730±930 |

Примечание. n=8

Общий признак видов – кальцефитов и серпентинофитов – низкое содержание Mn. Оно является следствием слабой подвижности Mn в щелочной среде почв, сформированных на серпентинитах и известняках, а также антагонистического влияния на поглощение Mn высоких концентраций ионов  $Ca^{2+}$  в почвенном поглощающем комплексе – на первых и  $Mg^{2+}$  – на вторых. В кислых почвах, напротив, образуются легко растворимые соединения таких элементов как Mn, Fe, Al и возрастает миграционная подвижность большинства химических элементов. Содержание Mn у видов – ацидофитов превышает таковое для кальцефитов в 30 раз, серпентинофитов – в 20. Показано, что соотношения Fe/Mn у видов, встречающихся только на кислых породах значительно < 1. Известно, что величина этого соотношения является отражением величины окислительно-восстановительного потенциала, и повышение его за счет возрастания уровня Mn расширяет возможности участия металлов в биохимических реакциях растений (Игошина и др., 1996).

Виды – серпентинофиты характеризуются наиболее высоким средним содержанием Fe – элемента, который наряду с Ni содержится в почвах, сформированных на ультраосновных горных породах в количествах, превышающих таковые в почвах на кислых породах в 2,2 и в 127 раз соответственно. Известно, что при высоких концентрациях элементов в среде значительно увеличивается доля пассивного нефизиологического поглощения. Кроме того, механизмы, ограничивающие поступление избытка металла в растение, менее надежны, чем те, которые развиваются в корнях при абсорбции микроэлементов, находящихся в недостатке (Kabata-Pendias, 2004).

Не выявлено четких закономерностей изменения содержания K, Zn и Cu в зависимости от принадлежности растения к экологической группе. Отметим лишь небольшое (на 18%) снижение уровня K у амфитолерантных видов на известняках по сравнению с кальцефитами и повышение уровня Cu (на 29 %) у амфитолерантных видов на кислых породах по сравнению с ацидофитами.

Показано, что амфитолерантные виды имеют широкую амплитуду к минеральному режиму почв. Данные виды, произрастая на разных субстратах, изменяют не только уровень накопления элементов, но даже их соотношение. Так, соотношение Ca/Mg у амфитолерантных видов на ультраосновных породах составило 0,57 на кислых – 2,64; Fe/Mn – 0,87 и 0,12 соответственно. В то же время эти виды содержат в среднем 2 раза меньше Ni и в 2,5 меньше Fe, чем виды – серпентинофиты. Растения амфитолерантных видов накапливают на известняках в 2,6 раза больше Mn, чем виды – кальцефиты, при этом соотношение Ca/Mn у первых – в 3,1 раза ниже.

Таким образом, растения разных экологических групп имеют специфический макро- и микроэлементный состав. Наиболее отчетливо своеобразие минерального состава растений на 3 типах горных пород проявляется у видов, характерных только для определенного субстрата. Амфитолерантные виды обладают большей селективностью поглощения элементов по сравнению с видами, облигатно приуроченных к породам того или иного состава. Одним из факторов, обуславливающих поселение этих видов, как на ультраосновных, так и на карбонатных и кислых горных породах, является способность изменять свойственное им соотношение катионов. Анализ данных по уровням накопления макро- и микроэлементов у амфитолерантных видов позволяет оценить влияние субстрата на минеральный обмен растений, т.к. при этом может не учитываться видоспецифическая реакция растений на определенные почвенные факторы.

Работа поддержана Программой Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

#### Литература

- Игошина Т.И., Алексеева-Попова Н.В., Секретарева Н.А. 1996 О накоплении минеральных элементов представителями семейств *Salicaceae* и *Ericaceae* на известковых и силикатных породах (юго-восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 38–48.
- Катаева М.Н., Холод С.С. Дифференциация растительности и почв Полярного Урала в контрастных геохимических условиях // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб., 2005. С. 352–391.
- Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-восточной Азии // Л., 1974. 159 с.
- Юрцев Б.А., Алексеева-Попова Н.В., Катаева М.Н. Видовое разнообразие локальных флор Полярного Урала в контрастных геохимических условиях // Междунар. конф. «Биоразнообразие Европейского Севера». Тез. докл. Петрозаводск, 2001. С. 204–205.
- Юрцев Б.А., Алексеева-Попова Н.В., Дроздова Н.В., Катаева М.Н. Характеристика растительности и почв Полярного Урала в контрастных геохимических условиях. 1. Кальцефитные и ацидофитные сообщества // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 28–41.

- Braun-Blanquet J.* Bodenfaktoren // Pflanzensoziologie. Wien, 1951. S. 206–261.  
*Böhling N.* Zeigerwerte der Phanerogamen – Flora von Naxos (Griechenland). Ein Beitrag zur ökologischen Kennzeichnung der mediterranen Pflanzenwelt // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie). 1995. N 533. 75 S.  
*Kabata-Pendias A.* Soil-plant transfer of trace elements – an environmental issue // Geoderma. 2004. Vol. 122. N 2–4. P. 143–149.  
*Rune O.* Plant life on serpentines and related rocks in the North of Sweden // Acta Phytogeogr. Suec. 1953. Vol. 31. P. 5–136.

## НЕТТО-ФОТОСИНТЕЗ РАСТЕНИЙ, КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Дроздов С.Н., Холопцева Е.С., Попов Э.Г.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Одним из приоритетов в биологии в последние годы становится изучение биоразнообразия, основным компонентом оценки которого является определение видового состава (Лебедева и др., 1999). К сожалению, из сферы исследований практически выпадает не менее важное внутри видовое разнообразие, обогащающее ценными свойствами и определяющее пластичность и жизнеспособность вида. Особенно остро вопрос адаптации растений стоит в условиях северных регионов, где развитие растений ограничено не только средними климатическими показателями, но и резкими флуктуациями внешних факторов в вегетационный период. Поэтому, особенно в связи с наблюдаемыми изменениями климата, возрастает значение экологической составляющей генотипа. Эти сведения необходимы и для охраны вида (экотипа) в природе и для сохранения их в культуре, при интродукции, селекции сортов для конкретных условий региона, их географическом и внутрихозяйственном размещении и разработки агротехники их выращивания. Возрастание роли экологических показателей в решении конкретных практических вопросов требует их перевода из качественного описания в количественное. Последнее стало возможным в результате развития фитотроники, вычислительной техники и разработки методики проведения многофакторных планируемых экспериментов на базе системного подхода и моделирования (Курец, Попов, 1991). Имеющиеся в научной литературе сведения о биолого-экологической характеристике растений в основном получены в полевых и вегетационных исследованиях и базируются на фенологических наблюдениях, анатомо-морфологических и цитогенетических данных. Экофизиологические показатели используются гораздо реже, в то время как именно они определяют возможности произрастания растений в конкретных условиях среды (Жученко, 2001). При этом, учитывая большое влияние фактора времени, в связи с ростом и развитием растения, для оценки его реакции на действие внешней среды в активном многофакторном планируемом эксперименте наиболее удобным интегральным показателем является первичный процесс продуктивности –  $\text{CO}_2$  – газообмен, быстро реагирующий на изменения условий среды и доступный для регистрации без контакта с растением, дистанционно и непрерывно. При планировании многофакторного эксперимента нужно учитывать зональность влияния факторов среды на растения, так как переход интенсивности фактора из зоны в зону затрагивает геном и ведет к качественным изменениям реакции организма (Дроздов, Курец, 2003).

Задачей данного исследования было проведение планируемых многофакторных экспериментов по определению свето – температурных условий, обеспечивающих проявление фотосинтетической способности интактных растений ряда видов и сортов, с последующей обработкой полученных данных методами множественного регрессионного анализа с определением коэффициентов уравнений – моделей влияния исследуемых условий среды на нетто-фотосинтез растений.

Исследования проводили с несколькими видами и сортами представителей семейства бобовых: галегой восточной – козлятником (*Galega orientalis* Lam.); тремя видами астрагалов – серпоплодным (*Astragalus falcatus* L.); нутовым (*A. cicer* L.) и сладколистным (*A. glycyphyllus* Lam.), тремя сортами клевера красного (*Trifolium pratense* L.): с. Тимирязевец – селекции ТСХА, с. Нива – селекции Архангельской опытной станции и с. ВИК-7 – селекции Всесоюзного института кормов; четырьмя сортами люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.): двумя алкалоидными сортами № 843 и Немчиновский 846 и двумя слабоалкалоидными сортами №22 и Ладный; тимopheевкой луговой (*Phleum pratense* L.) с.Олонская местная; лисохвостом луговым (*Alopecurus pratensis* L.) с.Серебристый.

Проведение многофакторного эксперимента и получение достоверных результатов возможно только при использовании выровненного материала, что требует повышенного внимания на всех этапах его подготовки от качества семян до исследуемой фазы развития растений. В наших экспериментах растения выращивали в песчаной культуре в специальных для фитотрона сосудах объемом 0,5 л. с поливом питательным раствором и добавлением микроэлементов, с заданным pH в диапазоне 6,0–6,8 дополненным микроэлементами при освещенности 120–150 Вт/м<sup>2</sup> и температуре 20–18°C (день/ночь). Продолжительность фотопериода (12–

16 ч.) и количество растений высаживаемых в сосуд (10–15) подбирались в зависимости от культуры. Отстающие в росте и имеющие видимые отклонения растения удаляли. В определенном, индивидуальном для каждого вида возрасте растения по одному сосуду помещали в установку для исследования  $\text{CO}_2$ -газообмена. Далее в двух повторностях проводили двухфакторный эксперимент по несимметричному квази-D-оптимальному трехуровневому плану (Голикова, Панченко, Фридман, 1974), в котором облученность варьировали на трех, а температуру на четырех уровнях, измеряя  $\text{CO}_2$ -газообмен при каждом сочетании факторов. Во время 40–60 минутной экспозиции на каждой ступени плана при помощи оптико – акустического газоанализатора Инфралит-4 регистрировали установившиеся значения разности содержания углекислоты в токе воздуха на входе и выходе в установке, которую пересчитывали на единицу сухого вещества целых растений (Таланов, 1990). Расчет ассимиляции углекислоты растениями на каждой ступени плана и обработка экспериментальных данных методом множественного регрессионного анализа позволили получить модель влияния температуры и света на нетто-фотосинтез интактных растений:

$$P_n = a_0 + a_1 E + a_2 T + a_3 ET + a_4 E^2 + a_5 T^2$$

где  $P_n$  -интенсивность нетто-фотосинтеза,  $\text{мг г}^{-1}$  сухой массы в  $1 \text{ ч}^{-1}$ ;

$E$  – освещенность,  $\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ ;

$T$  – температура,  $^{\circ}\text{C}$ ;

$a_1$ – $a_5$  – коэффициенты, определенные по опытным данным.

Полученные уравнения второго порядка зависимости  $\text{CO}_2$ -газообмена растений от света и температуры можно рассматривать как эколого-физиологические характеристики видов и сортов по изученным факторам (Курец, Попов, 1991).

Исследования показали (таблица), что потенциальный максимум нетто-фотосинтеза интактных растений исследованных видов на ранних фазах их развития при естественном содержании углекислоты значительно различается как по интенсивности от  $9,1 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  у растений галеги восточной до  $42,6 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  у астрагала серпоплодного, так и по свето-температурным условиям, обеспечивающим его достижение. Световой диапазон, обеспечивающий достижение максимума фотосинтетической способности исследуемых видов – от  $390 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$  у клевера красного с. Тимирязевец до  $540$ – $570 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$  у сортов люпина узколистного с. Ладный, с. №22, Немчиновский 846, с. № 843, что свидетельствует о высоком светолюбии последних. В то же время их температурный диапазон – от  $17^{\circ}\text{C}$  у люпина узколистного с. Ладный до  $32^{\circ}\text{C}$  у клевера красного с. ВИК-7 – указывает на наличие среди изученных сортов и видов как растений умеренных широт, так и теплолюбивых. Однако для формирования продуктивности растений определяющее значение имеют свето-температурные условия внешней среды, обеспечивающие не потенциальный максимум нетто-фотосинтеза, практически очень редко наблюдаемый в природе, а условия среды, обеспечивающие его оптимум и в случае их совпадения, определяющие успешное произрастание данного генотипа (Лархер, 1978). Световые условия оптимума нетто-фотосинтеза наиболее светолюбивого из исследуемых видов люпина узколистного превышали  $400 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ , а у наименее требовательного к интенсивности света клевера красного с. Тимирязевец –  $270 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ . Сохранялись существенные видовые и сортовые различия границ диапазонов оптимальных температур. Так их нижний уровень у исследованных образцов находился в диапазоне от  $5,5^{\circ}\text{C}$  у люпина с. Ладный до  $20,0^{\circ}\text{C}$  у клевера красного с. ВИК-7, верхняя граница зоны оптимума которого достигала  $45,0^{\circ}\text{C}$ , а у наименее теплолюбивого из исследуемых видов лисохвоста лугового с. Серебристый находилась в районе  $26,0^{\circ}\text{C}$ .

**Интенсивность нетто-фотосинтеза интактных растений ряда видов и сортов и свето-температурные условия, обеспечивающие достижение их фотосинтетической способности.**

| Вид, сорт                        | Максимум                                            |                                    |                    | Оптимум                                             |                                    |                    |
|----------------------------------|-----------------------------------------------------|------------------------------------|--------------------|-----------------------------------------------------|------------------------------------|--------------------|
|                                  | $\text{Мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ | $\text{Е, Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ | $^{\circ}\text{C}$ | $\text{Мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ | $\text{Е, Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ | $^{\circ}\text{C}$ |
| Астрагал сладколистный           | 33,4                                                | 460                                | 24,5               | 29,4                                                | 320                                | 14,0–35,0          |
| Астрагал нутовый                 | 26,3                                                | 470                                | 22,5               | 24,4                                                | 325                                | 14,5–31,5          |
| Астрагал серпоплодный            | 42,6                                                | 510                                | 24,8               | 38,8                                                | 350                                | 17,5–33,0          |
| Галега восточная                 | 9,1                                                 | 550                                | 23,0               | 8,2                                                 | 340                                | 12,5–32,5          |
| Клевер красный с.Тимирязевец     | 18,1                                                | 390                                | 20,0               | 16,5                                                | 270                                | 12,0–28,0          |
| с. Нива                          | 20,1                                                | 460                                | 24,9               | 18,2                                                | 320                                | 15,0–34,5          |
| с. Вик – 7                       | 30,0                                                | 555                                | 32,5               | 27,3                                                | 380                                | 20,0–45,0          |
| Люпин узколистный. N 843         | 32,6                                                | 570                                | 23,0               | 29,7                                                | 400                                | 11,5–35,0          |
| с. Немчиновский 846              | 33,4                                                | 565                                | 21,5               | 30,4                                                | 400                                | 11,0–22,0          |
| с. N 22                          | 30,6                                                | 560                                | 21,5               | 27,8                                                | 390                                | 10,0–33,0          |
| с. Ладный                        | 32,0                                                | 540                                | 17,0               | 29,1                                                | 385                                | 5,5–28,0           |
| Тимофеевка луговая с. Олонекская | 25,2                                                | 560                                | 19,0               | 22,6                                                | 390                                | 11,0–27,0          |
| Овсяница луговая с. Карельская   | 12,6                                                | 305                                | 17,0               | 11,4                                                | 225                                | 9,0–22,5           |
| Лисохвост Серебристый            | 27,0                                                | 490                                | 18,0               | 24,3                                                | 335                                | 10,0–26,0          |

На фоне межвидовых различий в свето-температурных характеристиках у некоторых видов наблюдается и значительное внутривидовое (сортовое) разнообразие. Так, например, из трех сортов клевера красного наиболее требовательным к температуре и интенсивности света в области максимума нетто-фотосинтеза является сорт ВИК-7 (32,5°C и 450 Вт·м<sup>-2</sup> соответственно). Среди сортов люпина узколистного эти различия выражены слабее.

Таким образом, проведенные исследования показали, что изученные сорта значительно различаются как по возможному потенциальному максимуму нетто – фотосинтеза, так и по свето – температурным условиям, обеспечивающим его достижение. При этом об экологической характеристике вида нельзя судить по отдельным его представителям, о чем свидетельствуют данные свето – температурной характеристики исследованных сортов люпина узколистного и клевера красного. Фотосинтетическая способность большинства исследованных сортов растений семейства бобовых достигается при температуре 20°C или несколько выше, но имеются и сорта с ярко выраженными холодолюбивыми показателями, такие как с. Ладный, среди сортов люпина узколистного, с максимумом при 17°C и нижней границей оптимума видимого фотосинтеза на уровне 5,5°C или растений с. Тимирязевец клевера красного, с нижней границей оптимума видимого фотосинтеза при 12°C и верхней – при 28°C. Эти примеры свидетельствуют о значительных резервах внутри видового разнообразия по терморезистентности. Кроме того, судя по сортам клевера красного, имеются значительные внутри видовые различия и по их отношению к интенсивности света. Полученные данные свидетельствуют о значительных резервах биоразнообразия растительного мира, которое выражается как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне. Изучение подобных характеристик позволит прогнозировать возможность внедрения того или иного вида и сорта растений в регионы с соответствующими природно-климатическими условиями, а так же облегчит подбор селекционного материала при выведении новых более продуктивных и устойчивых сортов.

#### Литература

- Голикова Т.И., Панченко Л.А., Фридман М.З. Каталог планов второго порядка. М.: МГУ, 1974. Ч.1. Вып. 47. 383 с.  
 Дроздов С.Н., Курец В.К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск. Изд. ПГУ, 2003. 166 с.  
 Жученко А.А. Научные приоритеты развития растениеводства в XXI веке // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. 2000. № 2. С. 9–13.  
 Курец В.К., Попов Э.Г. Статистическое моделирование системы связей растение – среда. Л.: Наука, 1991. 152 с.  
 Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.  
 Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривошук Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки. Учебное пособие. Изд. Моск. Университета, 1999. 95 с.  
 Таланов А.В. Расчет скорости CO<sub>2</sub>-газообмена в системе фитотрон- растение при изменяющихся условиях среды // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений / Под. редакцией Нечипоровича А.А. М.: Наука, 1990. С. 64–74.

### ВЛИЯНИЕ ВЫСОКИХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ДИОКСИДА УГЛЕРОДА И ГИПОКСИИ НА ОБРАЗОВАНИЕ АКТИВНЫХ ФОРМ КИСЛОРОДА И АКТИВНОСТЬ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ *PISUM SATIVUM* (L)

Ершова А.Н., Попова Н.В., Бердникова О.С.

Воронеж, Воронежский госпедуниверситет

Процессы перекисного окисления липидов протекают у растений в обычных условиях, обеспечивая катаболизм липидов, но значительно усиливаются при воздействии на растения неблагоприятных факторов внешней среды. Предполагается (Crawford et al., 1996), что в условиях кислородного дефицита у растений активируются процессы пероксидации липидов, что и определяет степень их устойчивости к анаэробизму. Основным субстратом ПОЛ являются полиненасыщенные жирные кислоты, в основном линолевая и линоленовая (Мерзляк, 1993). В условиях дефицита кислорода в среде обитания растений содержание ненасыщенных жирных кислот в липидах снижается (Чиркова и др. 1991) и это происходит более значительно при действии среды повышенных концентраций диоксида углерода (Землянухин, Ершова и др., 1985)

Предполагается, что усиление процессов ПОЛ при гипоксии является следствием активации у растений неферментативных свободнорадикальных процессов, включая образование активных форм кислорода (АФК). Образование свободных радикалов при гипоксии путем неферментативных реакций ПОЛ показано для некоторых неустойчивых к затоплению видов растений (Калашников и др., 1994; Blokhina et al., 2003). Отличительной чертой активных форм кислорода, таких как супероксидный анион-радикал, гидроксильный радикал, пероксид водорода является, зависящий от их количества, дифференциальный эффект на структуры растительной клетки. Накопление значительных количеств АФК

приводит к нарушению в клетках растений мембранных структур, инактивации белков и изменению активности ряда ферментов (Crawford et al., 1996). Ряд авторов (Минибаева, 1997) указывает, что образование АФК у растений может являться одним из ранних клеточных ответов растений на действие стрессовых факторов, включая и гипоксию. Содержания АФК на физиологически безопасном для клетки уровне поддерживается за счет функционирования у растений высокоспецифичной антиоксидантной системы. В ее состав включаются как низкомолекулярные соединения, такие как,  $\alpha$ -токоферол, глутатион, аскорбиновая кислота, так и ряд ферментов: супероксиддисмутаза, каталаза, аскорбатпероксидаза (Мерзляк, 1993; Blokhina et al., 2003).

Однако, существующие к настоящему времени данные о скорости образования АФК и активности ферментов антиоксидантной защиты у растений в условиях гипоксии достаточно разноречивы. Ряд авторов считает (Чиркова и др., 1991), что процессы пероксидации липидов могут протекать у растений в условиях гипо- и аноксии, но значительно усиливаются при возвращении растений на воздух. В тоже время наши исследования (Ершова и др. 1996) выявили ускорение процессов перекисного окисления липидов в условиях даже кратковременной гипоксии. Было так же обнаружено (Ершова, 2007), что высокие концентрации диоксида углерода усиливали все эффекты гипоксии, включая и процессы пероксидации липидных компонентов биологических мембран. В связи с этим целью работы являлось изучение скорости образования некоторых видов АФК, таких как супероксидные анион-радикалы и гидроперекиси, а также активность ферментов-антиоксидантов каталазы, аскорбатпероксидазы и общей пероксидазы у растений в условиях кратковременной гипоксии и высоких концентраций диоксида углерода

Объектом исследования служили 2-х недельные проростки гороха «Рамонский 77», выращенных методом водных культур при 12-часовом фотопериоде. Надземную часть растений без корней и семядолей помещали в темновых условия в различные газовые среды: воздух (контроль), азот и  $\text{CO}_2$  (100%), на 3, 6, 9 и 24 часа. Продукцию супероксидного анион-радикала в тканях оценивали по методу (Часов, 2000), образование гидроперекисей по методу (Романова и др., 1977) в нашей модификации. Активность ферментов каталазы, аскорбатпероксидазы и общей пероксидазы определяли методом спектрофотометрии и рассчитывали, используя соответствующие коэффициенты экстинкции (De Maeso et al., 1996). Количество белка определяли по методу Lowry.

При определении продукции в растениях гороха, неустойчивого к гипоксии, супероксидного анион-радикала, являющегося первым продуктом в ряду образования АФК, было обнаружено, что его содержание в тканях существенно не увеличилось при всех сроках экспозиции проростков в условиях дефицита кислорода. Через три часа действия гипоксии содержание супероксидного анион-радикала увеличилось только на 15% и через 24 часа возросло до 128% в тканях по отношению к контрольным растениям. При действии среды диоксида углерода образование супероксидных анион-радикалов была более значительным, чем в условиях обычной гипоксии. В первые три часа концентрация супероксидов в тканях проростков увеличилась на 20% и далее она продолжала возрастать. К концу опыта содержание супероксидного анион-радикала было уже в полтора раза выше, чем у контрольных растений и достигало 24 мкмоль/мг белка.

Содержание гидроперекисей в тканях растений, находящихся в разных условиях аэрации, менялось более существенно. Через три часа воздействия гипоксического стресса уровень гидроперекисей в тканях проростков гороха практически не менялся, составляя 0,211 мкмоль/мг белка. С увеличением сроков действия количество гидроперекисей постепенно возрастало и к концу опыта (24 часа) достигало 0,638 мкмоль/мг белка, что на 64% было выше, чем у аэрируемых проростков в этот период.

При воздействии  $\text{CO}_2$ -среды содержание гидроперекисей в тканях растений изменялось более существенно. В первые 3 часа действия  $\text{CO}_2$  – среды содержание гидроперекисей возросло на 35% и составило 0,268 мкмоль/мг белка, а к концу опыта оно было выше уровня контрольных растений на 70%, и составило 0,665 мкмоль/мг белка. Нужно отметить, что при 3-часовом действии высоких концентраций диоксида углерода в тканях растений накапливалось такое же количество гидроперекисей, как и при воздействии 9-часовой обычной гипоксии. Подобное, более значительное воздействие среды диоксида углерода на метаболизм растений мы наблюдали и раньше, исследуя изменения процессов накопления аминокислот, органических кислот, деструкцию фосфолипидных компонентов биологических мембран растений процессов ПОЛ (Землянухин, Ершова и др., 1985).

Как известно, содержание АФК в клетках растений регулируется активностью антиоксидантных ферментов. В связи с этим в своих дальнейших экспериментах мы провели определение активности ферментов каталазы, аскорбатпероксидазы и общей пероксидазы у растений гороха в те же сроки воздействия газовых сред. В проведенных опытах было обнаружено, что у проростков гороха (табл. 1), активность каталазы при трехчасовом действии среды диоксида углерода повышалась на 40,8% от уровня аэрируемых растений, а в условиях гипоксии, наоборот, уменьшалась на ту же величину. К концу

опыта активность каталазы у растений при действии CO<sub>2</sub>-среды стала резко падать и составила 16% от величины контрольных растений. В условиях же гипоксии активность этого фермента оставалась столь же низкой, как и в начале опыта.

**Влияние гипоксии и CO<sub>2</sub>-среды на удельную активность ферментов антиоксидантной системы в клетках проростков гороха ( % от аэрируемого контроля)**

| Вариант                    | Экспозиция   |       |             |       |
|----------------------------|--------------|-------|-------------|-------|
|                            | 3 часа       |       | 24 часа     |       |
|                            | ФЕ/мг белка  | %     | ФЕ/мг белка | %     |
| <b>Каталаза</b>            |              |       |             |       |
| контроль                   | 826,0±150,0  | 100,0 | 1073,0±8,0  | 100,0 |
| гипоксия                   | 490,0±50,0   | 59,3  | 541,0±36,0  | 50,4  |
| CO <sub>2</sub> -среда     | 1163,0±109,0 | 140,8 | 175,0±5,0   | 16,3  |
| <b>Аскорбатпероксидаза</b> |              |       |             |       |
| контроль                   | 27,0±0,3     | 100,0 | 17,0±1,0    | 100,0 |
| гипоксия                   | 22,0±2,4     | 82,7  | 7,0±0,3     | 43,0  |
| CO <sub>2</sub> -среда     | 38,0±1,6     | 141,7 | 7,7±0,1     | 45,3  |
| <b>Общая пероксидаза</b>   |              |       |             |       |
| контроль                   | 19,0±2,8     | 100,0 | 17,6±1,2    | 100,0 |
| гипоксия                   | 12,0±0,0     | 59,9  | 27,5±5,3    | 156,1 |
| CO <sub>2</sub> -среда     | 42,0±4,3     | 218,8 | 26,1±7,0    | 148,2 |

Активность ферментов пероксидазной группы у растений в условиях CO<sub>2</sub>-среды увеличивалась уже через три часа экспозиции. Активность аскорбатпероксидазы возрастала у растений гороха на 41,7% , а общей пероксидазы на 118,8% от уровня контроля. Через 24 часа активность общей пероксидазы оставалась все еще высокой, а аскорбатпероксидазы, наоборот, снижалась. В условиях гипоксии у растений наблюдалось повышение активности только общей пероксидазы. К концу опыта активность аскорбатпероксидазы при всех сроках воздействия гипоксии оставалась ниже уровня аэрированных растений.

Таким образом, нами впервые было проведено определение содержания некоторых видов АФК, таких как супероксидных анион-радикалов и гидроперекисей в тканях растений в условиях кратковременной (до суток) гипоксии. Обнаружено, что уже через три часа действия гипоксического стресса в клетках проростков гороха повышалось содержание как супероксидных анион-радикалов, так и гидроперекисей, что хорошо совпадает с низкой активностью ферментов антиоксидантной системы растений в этот период. Несмотря на то, что через 24 час гипоксии в клетках растений наблюдалось повышение активности общей пероксидазы, это не могло сдерживать усиливавшихся процессов образования АФК в проростках гороха, неустойчивых к гипоксии. Полученные нами данные хорошо совпадают с представлениями ряда авторов (Crawford et al. 1996), что устойчивость растений к гипоксии объясняется уровнем активности систем ферментативной и химической антиоксидантной защиты их липидов от процессов перекисного разрушения от АФК. Обнаружено, что в условиях повышенного содержания диоксида углерода усиливались процессы образования как супероксидных анионов, так и гидроперекисей и это не компенсировалось увеличением активности ферментов каталазы, аскорбатпероксидазы и общей пероксидазы. Показано, что среда диоксида углерода при кратковременном воздействии вызвала такие изменения активности фермента пероксидазы, которые наблюдались у проростков гороха только при длительном (24 ч.) воздействии условий гипоксии. Полученные результаты подтверждают специфичность действия диоксида углерода на метаболические процессы растений, включая образование активных форм кислорода, которые и могут обуславливать высокую скорость процессов пероксидации липидов у растений, наблюдавшуюся нами ранее (Ершова, Хрипач, 1996).

*Литература*

- Ершова А.Н., Хрипач В.А. Влияние эпибрасинолида на процессы перекисного окисления липидов *Pisum sativum* в нормальных условиях и при кислородном стрессе // Физиол. раст. 1996. Т.43. №6. С.870–873
- Ершова А.Н. Метаболическая адаптация растений к гипоксии и повышенному содержанию диоксида углерода. Воронеж. 2007. 264 с.
- Землянухин А.А., Ершова А.Н., Колесникова В.И. Метаболизм фосфолипидов проростков кукурузы в условиях N<sub>2</sub>- и CO<sub>2</sub>-среды. // Физиология растений. 1985. Т.32. №.5. С. 884–894.
- Калашиников Ю.Е., Балахнина Т.И., Закржевский Д.А. Действие почвенной гипоксии на активацию кислорода и систему защиты от окислительной деструкции в корнях и листьях ячменя. // Физиология растений. 1994. Т.41. №4. С.583–588.
- Мерзляк М.Н., Хендри Дж.А., Атертон Н.М. Деградация пигментов, перекисное окисление липидов и активность свободнорадикальных процессов при осеннем старении листьев // Биохимия. 1993. Т.58. № 2. С.240–249.



- Минибаева Ф.М., Рахмадулина Д.Ф., Гордон Л.Х., Вылегжанина Н.Н. Роль супероксида в формировании неспецифического адаптационного синдрома корневых клеток // Доклады РАН. 1997. Т.355. № 7. С.554–556.
- Романова Л.А., Стальная И.Д. Метод определения гидроперекисей липидов с помощью тиоцианата аммония // Современные методы в биохимии. М., 1977. С.64–66.
- Часов А.В., Гордон Л.Х., Колесников О.П. Минибаева Ф.В. Пероксидаза клеточной поверхности-генератор супероксид-аниона в корневых клетках пшеницы при раневом стрессе // Цитология. 2002. Т.44. № 7. С.691–696.
- Чиркова Т.В., Блохина О.Б. Влияние аноксии на уровень эндогенного перекисного окисления липидов в корнях растений, различающихся по устойчивости к недостатку кислорода // Вестник ЛГУ, 1991, Сер.3. № 24. С.85–90.
- Blokhina O.B., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // Ann Bot. 2003. V.91. №2. P.179–194.
- Crawford R.M.M., Braendle R. Oxygen deprivation stress in a changing environment// J. Exp. Bot. 1996. V.47. P.145–159.
- De Marco A., Roubelakis-Angelakis K.A. The complexity of enzymatic control of hydrogen peroxide concentration may affect the regeneration potential of plant protoplasts// Plant Physiol. 1996. V.110. P.137–145.

## МОРФОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТВЕННИЦЫ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

Загирова С.В.

Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Лиственница является самой распространенной лесообразующей породой на территории Евразии и Северной Америки. В европейской части России этот вид характеризуется фрагментарным ареалом, считается вымирающим и вытесняемым другими хвойными растениями, в частности елью. Лиственница, произрастающая на европейском Северо-Востоке, В.Н. Сукачевым (1924) была описана как *Larix sibirica* Ledeb. В последующем Н.В. Дылис (1947), занимаясь географией и систематикой лиственницы сибирской, выделил северорусскую лиственницу в самостоятельный вид и назвал ее *Larix sukaczewii* Н. Dyl., которая характеризуется более примитивными чертами и плохим семенным возобновлением. Однако самостоятельность данного вида признается не всеми авторами (Бобров, 1978). По мнению К.Н. Игошиной (1963), ареал лиственницы Сукачева распространяется от степей до тундры, а лиственницы сибирской – в пределах Полярного и Приполярного Урала. На основе исследований фенотипических признаков генеративных органов, хромосомного анализа и биохимических показателей описаны локальные популяции лиственницы Сукачева на Урале (Путенихин и др., 2004). Самой большой популяцией является центрально-североуральская, которая отделена от печоро-тиманской и пермско-камской узкой полосой темнохвойных лесов вдоль всего хребта Уральских гор. По описаниям В.С. Говорухина (1926) и Л.Б. Ланиной (1940) на территории Печоро-Илычского заповедника чистые насаждения лиственницы приурочены к склонам гор Кычиль-из, Кожим-из, Тумбал-из, в долинах горных рек Пирс-ю и Щука-иоль. Цель наших исследований состояла в характеристике морфоструктуры и фотосинтетической активности лиственницы на западном склоне г. Щука-из. В силу того, что систематическое положение лиственниц на Урале остается дискуссионным, мы придерживаемся взгляда о принадлежности ее к *Larix sibirica*.

Сбор материала проводили в июле 2006 г. в период работы комплексной экспедиции Института биологии Коми НЦ УрО РАН в верховьях реки Ичет-Парус-Ель (62° 52' с.ш., 58° 53' в.д.), которая является левым притоком р. Илыч и имеет общую протяженность около 16 км. В горной части она течет в направлении СВ-ЮЗ. Для описания структуры древостоев на западном склоне г. Щука-из вдоль высотного градиента были выбраны четыре участка леса, на них заложены круговые площадки радиусом 9,78 м ( $S=300 \text{ м}^2$ ) в 4–5 повторностях, проведен сплошной пересчет деревьев и подроста. Характеристика насаждений выполнена согласно общепринятым лесоводственным методам. Для определения возраста и текущего прироста по диаметру отобраны керны с 10–15 деревьев лиственницы и 5–7 деревьев сопутствующих пород на каждом участке. Для изучения морфоструктуры побегов у лиственницы срезали боковые ветви из средней части крон. Видимый фотосинтез двухлетних побегов измеряли с помощью газоанализатора LiCor 6400 (США). Значения ФАР, температуры и влажности воздуха, приведенные в работе, соответствуют показаниям прибора в момент измерения газообмена. В первой пятидневке июля в районе исследований было прохладно и дождило, температура воздуха днем не поднималась выше +16 °С. Во второй декаде июля установилась необычно жаркая и сухая погода, днем температура воздуха достигала +36 °С, а влажность воздуха – 26 %.

Обследованное нами лиственничное редколесье, образованное *Larix sibirica* и *Betula tortuosa* Ledeb., имеет протяженность около 3 км. Часто встречающиеся каменистые осыпи создают сильно выраженную неоднородность мезорельефа, напочвенного покрова и неравномерное распределение деревьев по склону. Структура и состав лиственничных древостоев закономерно менялись вдоль высотного градиента (табл. 1).

Лиственница в долине Ичет-Парус-Ель образует чернично-вороничные и черничные типы сообществ. С понижением географической высоты эдификаторная роль лиственницы в фитоценозах ослабевала и усиливалось участие пихты. Лиственница была представлена разными поколениями деревьев, их максимальный

возраст составил 248 лет. На высоте 550 м н.у.м. отмечено наибольшее число деревьев на 1 га. Для лиственницы были характерны искривленная форма ствола, сухая вершина, часто встречались продольные морозобоины, покрытые сильными подтеками смолы. Число экземпляров со здоровой кроной варьировало в пределах 37–75 %, искривленных 16–34 %, а с усохшими вершинами – 8–32 % от общего их количества и не зависело от географической высоты. Самый многочисленный подрост лиственницы отмечен на границе леса и тундры. Количество и состояние лиственницы в подросте менялось вдоль градиента высот. Высокий процент поврежденных деревьев и подроста в насаждении в целом свидетельствует о неблагоприятных экологических условиях для их роста.

Таблица 1

Лесоводственно-таксационная характеристика древостоев лиственничных фитоценозов

| № участка | Высота над у.м., м | Состав древостоя | Вид   | Возраст, лет | Средняя   |             | Число деревьев, шт/га | Общий запас, м <sup>3</sup> /га |
|-----------|--------------------|------------------|-------|--------------|-----------|-------------|-----------------------|---------------------------------|
|           |                    |                  |       |              | высота, м | диаметр, см |                       |                                 |
| 1         | 623                | 9Лц 1Б           | Лц    | 61–135       | 6,5       | 20          | 144                   | 23,6                            |
|           |                    |                  | Б     | 32–109       | 3,4       | 6,9         | 200                   | 1,7                             |
|           |                    |                  | Всего |              |           |             | 344                   | 25,3                            |
| 2         | 550                | 8Лц2БедПх        | Лц    | 78–110       | 6,6       | 20,9        | 456                   | 90,3                            |
|           |                    |                  | Б     | 40–100       | 4,5       | 10,2        | 556                   | 16,7                            |
|           |                    |                  | Пихта | –*           | 3,8       | 9,0         | 22                    | 0,3                             |
|           |                    |                  | Всего |              |           |             | 1034                  | 107,3                           |
| 3         | 540                | 7Лц2Б1Пх         | Лц    | 71–248       | 9,6       | 28,2        | 133                   | 48,3                            |
|           |                    |                  | Б     | 43–100       | 4,9       | 10,9        | 400                   | 14,9                            |
|           |                    |                  | Пх    | 47–137       | 4,3       | 10          | 378                   | 10,8                            |
|           |                    |                  | Всего |              |           |             | 911                   | 74,0                            |
| 4         | 502                | 6Пх2Лц2БедК      | Пх    | 89–130       | 5,1       | 11,9        | 1167                  | 64,8                            |
|           |                    |                  | Лц    | –34–88       | 7,7       | 28,6        | 78                    | 16,2                            |
|           |                    |                  | Б     | 41–240       | 5,3       | 12,5        | 289                   | 26,9                            |
|           |                    |                  | К     |              | 5,7       | 14,0        | 22                    | 2,2                             |
|           |                    |                  | Всего |              |           |             | 1556                  | 110,1                           |

Примечание: \* – возраст не определяли

У лиственниц формируется два типа побегов – ауксибласты и брахибласты. На ауксибластах хвоя развивается только в первый год, в пазухах которой закладываются брахибласты. В зависимости от эндогенных и экзогенных факторов, в апексе укороченных побегов могут образовываться хвоя, ауксибласты, микро- и макростробилы. Брахибласты у лиственницы рассматриваются как эволюционно более молодые образования, что дает ей ряд преимуществ по сравнению с другими хвойными (Дылис, 1958). Благодаря их образованию суммарная поверхность хвои у данного вида превышает поверхность неассимилирующих органов наземной части в 16 раз, что позволяет снизить расходы на дыхание ветвей и ствола и более эффективно использовать фотоассимиляты на рост (Малкина, 1995). Поэтому лиственница при благоприятных условиях быстро растет и образует высокопродуктивные светлосвойные леса.

В исследованном нами насаждении брахибласты лиственницы сохраняли способность формировать хвою до 15-летнего возраста. Морфометрический анализ побегов показал, что длина ауксибластов и число брахибластов на них варьируют по годам, что является, вероятно, следствием влияния погодных условий на физиолого-биохимические процессы в растущих органах. В то же время отмечено закономерное повышение числа и размеров хвои с увеличением возраста брахибласта (табл. 2). Причиной этому является возрастание объема апекса, что приводит к увеличению числа и размеров образующихся в ней метамеров. В хвое лиственницы 70–75 % объема занимает мезофилл. Клетки мезофилла у лиственницы, как светлюбивого вида, характеризуются высоким числом хлоропластов и митохондрий, повышенным числом тилакоидов в пластидах, хорошо выраженной складчатостью оболочек и высокой долей межклетников (Загирова, 2004).

Таблица 2

Количественная характеристика побегов лиственницы разного возраста

| Возраст побега, лет | Длина ауксибласта, мм | Общее число брахибластов на ауксибласте | Число брахибластов с хвоей | Число хвои в одном брахибласте | Длина хвои, мм |
|---------------------|-----------------------|-----------------------------------------|----------------------------|--------------------------------|----------------|
| 2                   | 44±16                 | 15±6                                    | 14±6                       | 33±7                           | 24±5           |
| 3                   | 40±17                 | 13±6                                    | 11±7                       | 37±8                           | 26±5           |
| 4                   | 39±16                 | 11±6                                    | 7±4                        | 36±8                           | 26±5           |
| 5                   | 51±19                 | 14±6                                    | 9±6                        | 39±9                           | 33±9           |
| 6                   | 50±16                 | 13±5                                    | 8±5                        | 43±11                          | 31±6           |
| 7                   | 50±21                 | 13±5                                    | 8±3                        | 44±8                           | 31±6           |
| 8                   | 54±19                 | 14±5                                    | 9±4                        | 45±6                           | 31±3           |

Согласно нашим наблюдениям, в июле при дневной температуре воздуха +14–15 °С скорость видимого фотосинтеза лиственницы определялась интенсивностью ФАР. С наступлением жаркой погоды, когда температура воздуха днем повышалась до +36 °С и отсутствовали осадки, отмечена дневная депрессия поглощения CO<sub>2</sub> хвоей и снижение величины максимальной скорости фотосинтеза в связи с увеличением устьичного сопротивления (табл. 3). В дни с безоблачной погодой, повышенной температурой и влажностью воздуха скорость фотосинтеза снова возрастала, однако такие дни на Урале бывают редко.

Таблица 3

Вариабельность погодных условий и скорости CO<sub>2</sub>–газообмена хвои лиственницы

| Дата     | Характер погоды       | ФАР, мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup> | Температура воздуха, °С | Влажность воздуха, % | Фотосинтез, мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup> |
|----------|-----------------------|---------------------------------------------|-------------------------|----------------------|----------------------------------------------------|
| 4.07.06  | Переменная облачность | 278–1194*                                   | 7,4–13,7                | 41–64                | 1,48–2,56                                          |
| 8.07.06  | Ясно                  | 282–1834                                    | 15,1–28,6               | 27–58                | 1,53–3,19                                          |
| 11.07.06 | Ясно                  | 201–1681                                    | 22,9–36,0               | 25–57                | 0,83–3,09                                          |
| 17.07.06 | Ясно                  | 481–1510                                    | 21,4–30,7               | 42–73                | 2,74–4,06                                          |

Примечание:\* – показаны минимальные и максимальные значения

Полученные нами значения максимальной скорости фотосинтеза лиственницы были близки к величинам, приведенным в литературе для лиственницы европейской (Beneske et al., 1981) и лиственницы сибирской (Суворова и др., 2003), произрастающих в других географических районах. Значительно более высокой ассимиляционной способностью характеризуются лиственница Гмелина в условиях резко-континентального климата Восточной Сибири (Vygodskaya et al., 1997) и лиственница Каяндера в Якутии (Максимов и др., 2005). У всех изученных видов лиственниц наиболее высокая фотосинтетическая активность отмечена в условиях достаточно жаркого и умеренно влажного лета, в жаркую и сухую погоду она снижалась в 1,6–2 раза (Щербатюк и др., 1999).

В горах Северного Урала вегетационный период короткий, характеризуется неустойчивой холодной погодой, с частыми дождями, что также ограничивает возможность реализации фотосинтетического потенциала у лиственницы и влияет на ее рост и жизненное состояние. Поэтому выявленная нами депрессия годичного прироста по диаметру ствола у лиственницы в исследуемом насаждении в 60–70-х годах прошлого столетия, вероятно, была обусловлена низкими температурами и отрицательным балансом осадков на территории Европейской части России в этот период. В последующем повышение среднегодовых температур и сумм осадков вызвало увеличение ширины годичных колец. Максимальные значения годичного прироста по диаметру у лиственницы отмечены в 80–90-х годах, а в последние пять лет наметилась тенденция к его снижению.

Таким образом, морфоструктура деревьев лиственницы отражает влияние экстремальных горных условий на процессы их роста и развития. Экологическая пластичность фотосинтеза, прежде всего по отношению к температуре, обеспечивает сохранность популяций лиственницы на западном макросклоне Северного Урала.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и генетика генофондов»

#### Литература

- Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.
- Говорухин В.С. Растительность бассейна р. Ылыч. //Тр. общ-ва изучения Урала. М., 1925. Т. I. Вып. 1. С. 1–104.
- Дылис Н.В. Сибирская лиственница. М., 1947. 137 с.
- Дылис Н.В. О происхождении брахибластов у Larix // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122.
- Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и генетика генофондов» № 1.С. 138–141.
- Загирова С.В. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата хвойных растений елового фитоценоза // Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 11. С. 1795–1809.
- Игошина К.Н. Лиственница на Урале // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М., Л.: 1963. С. 462–492.
- Ланина Л.Б. Флора цветковых и сосудистых споровых растений Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печ.-Илыч. гос. зап. 1940. Вып. III. С. 1–144.
- Максимов Т.Х., Максимов А.П., Кононов А.В., Сугимото А., Долман А., Мурс Э.Й., Ван дер Молен М.К., Иванов Б.И. Эколого-физиологические особенности фотосинтеза лиственницы Каяндера в криолитозоне // Лесоведение. 2005. № 6. С. 3–10.
- Малкина И.С. Обмен CO<sub>2</sub> молодых деревьев лиственницы // Лесоведение. 1995. № 5. С. 59–66.
- Путенихин В.П., Фарукишина Г.Г., Шигапов З.Х. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. М., 2004. 276 с.
- Сукачев В.Н. К истории развития лиственниц // Лесное дело. Л., 1924. С. 12–44.
- Щербатюк А.С., Суворова Г.Г., Янькова Л.С., Русакова Л.В., Копытова Л.Д. Видовая специфичность реакции фотосинтеза хвойных на факторы среды. Лесоведение. 1999. № 5. С. 41–49.
- Суворова Г.Г., Щербатюк А.С., Янькова Л.С., Копытова Л.Д. Максимальная интенсивность фотосинтеза ели сибирской и лиственницы сибирской в Прибайкалье // Лесоведение. 2003. № 6. С. 58–65.

Benecke U., Schulze E.-D., Mattyssek R., Havnarek W.M. Environmental control of CO<sub>2</sub>-assimilation and leaf conductance in *Larix decidua* Mill. 1. A comparison of contrasting natural environments // *Oecologia*. 1981. N 50. P. 54–61.

Vygodskaya N.N., Milukova I., Varlagin A., Tatarinov F., Sogachev A., Kobak K.I., Desyatkin R., Bauer G., Hollinger D.Y., Kelliher F.M., Schulze E.-D. Leaf conductance and CO<sub>2</sub> assimilation of *Larix gmelinii* growing in an eastern Siberian boreal forest // *Tree Physiology*. 1997. V. 17. P. 607–615.

## ИЗМЕНЕНИЕ УДЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТНОЙ ПЛОТНОСТИ ЛИСТА РАСТЕНИЙ ВДОЛЬ ШИРОТНОГО ГРАДИЕНТА АРИДНОСТИ

Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

Удельная поверхностная плотность листа (УППЛ, мг/дм<sup>2</sup>) является одной из фундаментальных характеристик листа (Wilson et al., 1999; Reich et al., 1999), так как ассоциируется со многими аспектами роста и развития растений (Shipley, Vu, 2002). Этот показатель тесно связан с функциональными характеристиками листа и коррелирует с такими параметрами, как уровень нетто-фотосинтеза (Field, Mooney, 1986), содержание азота в листе (Wright et al., 2004), продолжительность жизни листьев, и относительная скорость роста растений (Shipley, Vu, 2002). УППЛ является важной составляющей при расчете относительной скорости роста растений. М. Westoby (1998) обосновал и использовал этот показатель в качестве основного в LHS-схеме экологических стратегий растений. С другой стороны показана связь УППЛ с климатическими показателями, такими как среднегодовая температура воздуха, потенциальная эвапотранспирация, уровень солнечной радиации и индекс аридности (Wright et al., 2004; Иванов и др., 2008). В связи с этим представляет интерес изучение широтных закономерностей изменения УППЛ.

Целью нашей работы было изучение закономерностей изменений УППЛ в пределах степной зоны Северной Евразии.

Нами, в течение 1996–2007 гг. на территории России и Монголии в диапазоне между 44°–56,5° с.ш. было исследовано 406 видов степных растений, относящихся преимущественно к доминантам и эдификаторам растительного покрова. Исследовали в основном травянистые растения с типичными плоскими листьями. Измерение УППЛ проводили на листьях среднего яруса полностью сформированных растений в фазе цветения. Исследованные территории имели разный индекс аридности. Аридность климата характеризовали по индексу аридности Э. де Мартонна:  $I=P/(T+10)$ , где  $P$  – среднегодовое количество осадков,  $T$  – среднегодовая температура. Климатические данные взяты с сайта <http://www.pik-potsdam.de/members/cramer/climate>. Сравнение групп проводили с помощью  $t$ -критерия.

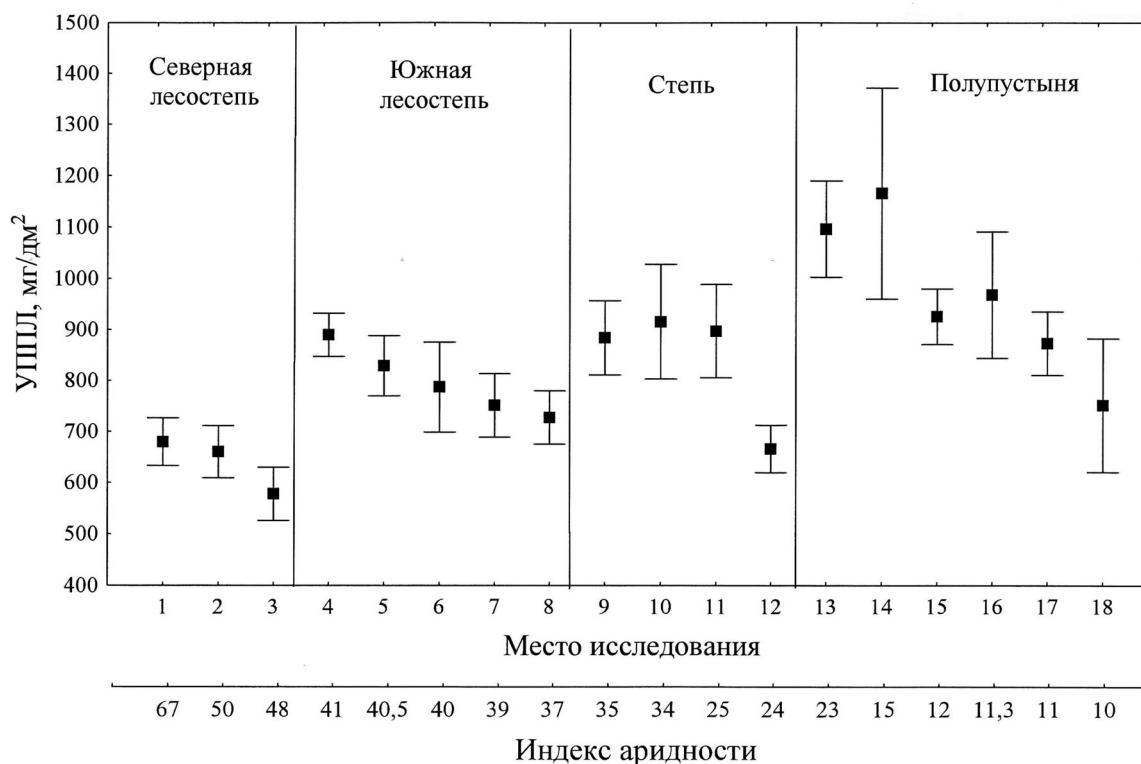
Анализ данных позволил выявить закономерности изменения плотности листа (УППЛ) в зависимости от среднесуточных параметров климата. Обнаружена положительная корреляция УППЛ со среднесуточной температурой воздуха ( $r=0,14$ ,  $p<0,01$ ) и отрицательная корреляция этого параметра со среднесуточным количеством осадков ( $r=-0,18$ ,  $p<0,001$ ). Подобный характер зависимости УППЛ от температуры и осадков показан и в работах I.J. Wright et al. (2004) и J.-S. He et al. (2006). Анализ зависимости УППЛ от индекса аридности обнаружил более тесную связь ( $r=-0,26$ ,  $p<0,01$ ). Повышение УППЛ при усилении аридности климата связано со структурной перестройкой фотосинтетического аппарата растений при адаптации к условиям недостатка влаги, связанной с надстройкой протекторных тканей (Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2008).

В то же время, как показали наши исследования, увеличение УППЛ при усилении аридности носило нелинейный характер (рис.). В ряду изученных районов, расположенных в порядке увеличения аридности, нами обнаружено несколько последовательностей постепенного снижения УППЛ, при переходе между которыми наблюдается резкий скачок этого параметра.

Мы полагаем, что обнаруженные нами скачки УППЛ связаны с зональной сменой типов растительности. Например, при переходе от северной лесостепи к южной лесостепи происходит скачок УППЛ (рис.). Возможно, при определенном сочетании климатических факторов происходит замена одних видов растений на виды с новыми функциональными свойствами более адаптированными к новым условиям среды. В результате происходит смена доминирующих видов, что находит свое отражение в смене типов растительности. Внутри одного типа растительности при усилении аридности климата происходит постепенное снижение УППЛ. Таким образом, сложный характер изменения УППЛ вдоль широтного градиента аридности связан со сменой соотношения видов растений с разными функциональными свойствами.

Мы выражаем благодарность сотрудникам Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ и заповедника «Оренбургский» за помощь в проведении исследований.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 05-04-48771).



Изменение удельной поверхностной плотности листа (УППЛ) растений при изменении индекса аридности территории. Приведены средние арифметические значения и стандартные ошибки. Места исследований расположены в направлении усиления аридности климата (уменьшении индекса аридности):

1 – г. Северобайкальск (Иркутская обл.); 2– с. Ягодное (Бурятия); 3– г. Екатеринбург; 4– ст. Сульфат (Бурятия); 5– п. Налайх (Монголия); 6– п. Красное Поле (Пензенская обл.); 7– г. Дархан (Монголия); 8– п. Усть-Киран (Бурятия); 9– п. Партизан (Монголия); 10– п. Аркаим (Челябинская обл.); 11– г. Камышин (Волгоградская обл.); 12– Зап. «Оренбургский»; 13– п. Унджул (Монголия); 14– п. Царев (Волгоградская обл.); 15– п. Ховд (Монголия); 16– п. Замын-Уд (Монголия); 17– Джегес-Нур (Монголия); 18– п. Богд (Монголия).

#### Литература

- Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Иванова Л.А. Изменение листовых параметров как показатель смены функциональных типов степных растений вдоль градиента аридности // Физ. раст. 2008. Т.55. № 3. С. 1–8.
- Воронин П. Ю., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Иванов Л. А., Аненхонов О.А., Блэк К.К., Гунин П.Д., Пьянков В.И. Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ в ответ на аридизацию климата Евразии // Физ. раст. 2003. Т.50. № 5. С. 680–687.
- Field C.B., Mooney H.A. The photosynthesis-nitrogen relationships in wild plants // On the economy of plant form and function. Cambridge, 1986. P. 25–55.
- He J.-S., Wang Z., Wang X., Schmid B., Zuo W., Zhou M., Zheng C., Wang M., Fang J. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau / New Phytol. 2006. Vol. 170. P. 835–848.
- Reich P.B., Ellsworth D.S., Walters M.B., Vose J.M., Gresham C., Volin J.C., Bowman W.D. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes // Ecology. 1999. № 6. P. 1955–1969.
- Shipley B., Vu T.-T. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plant and their parts // New Phytol. 2002. Vol.153. P. 359–364.
- Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme // Plant and Soil. 1998. Vol. 199. P. 213–227.
- Wilson P.J., Thompson K., Hodgson J.G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies // New Phytol. 1999. Vol.143. P. 155–162.
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lament B.B., Lee T., Lee W.J., Lusk C., Midgley J.J., Navas M.-L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Foot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E.J., Villar R. The worldwide leaf economics spectrum // Nature. 2004. Vol. 428. P. 821–827.

# ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ОТ СТРУКТУРНЫХ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТА У РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ТИПОВ

Иванова Л.А.\*, Ронжина Д.А.\*, Юдина П.К.\*, Иванов Л.А.\*, Неуймин С.И.\*, Ладатко В.А.\*\*, Воронин П.Ю.\*\*\*

\*Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

\*\* Краснодар, ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт риса

\*\*\*Москва, Институт физиологии растений им. К.А.Тимирязева РАН

Фотосинтетическая способность листа зависит не только от функциональной активности отдельных клеток и хлоропластов, но и от структуры листа. Большое число исследований посвящено связи фотосинтеза с листовыми параметрами – толщиной и удельной поверхностной плотностью (УППЛ). Максимальная интенсивность фотосинтеза при насыщенном свете ( $A_{\max}$ ) часто отрицательно коррелирует с УППЛ (Poorter, Evans, 1998; Gulias et al., 2003), иногда находят положительную корреляцию (Цельникер, 1978; Niinemets, 1999), в некоторых случаях корреляция отсутствует (Patton, Jones, 1989). Также известна связь фотосинтеза с толщиной листа (Niinemets, 1999; Hanba et al., 1999; Terashima et al., 2001).

Тесную связь  $A_{\max}$  с УППЛ и толщиной листа часто находят для листьев одного и того же вида. Однако, для разных видов существует слабая корреляция между этими параметрами (Bjorkman, 1981). УППЛ и толщина листа являются результирующими параметрами, которые зависят от внутренних компонентов листа – величины покровных, проводящих и фотосинтетических тканей, размеров и плотности клеток и хлоропластов, соотношения структурных и биохимических элементов (Pyankov et al., 1999; Воронин и др., 2003). Для видов с разными экологическими и функциональными свойствами может быть разное соотношение между внутрилиственными компонентами (Шереметьев, 2005). В то же время у видов со сходными свойствами такое соотношение должно быть одинаковым. Так, растения разных экологических групп Монголии (ксерофиты и мезофиты) различались по связи между потенциальной интенсивностью фотосинтеза и структурой ассимилирующих органов (Слемнев, 1989). Характер связи между потенциальной проводимостью мезофилла для  $\text{CO}_2$  и толщиной и плотностью листа зависел от принадлежности вида к определенному функциональному типу (стресс-толеранты, конкуренты, рудералы согласно Grime et al., 1988) (Иванова и др., 2008). В работе Hanba et al. (1999) корреляция между толщиной и внутренней проводимостью листа также различалась в зависимости от функционального типа листа (вечнозеленый, листопадный, однолетний). Поскольку внутренняя проводимость листа пропорциональна  $A_{\max}$ , то можно предположить, что зависимость между  $A_{\max}$  и листовыми параметрами будет различной у разных ФТР.

С целью проверки этого предположения мы изучили световые кривые фотосинтеза и листовые параметры у 8 видов с разными функциональными свойствами (табл. 1), 4 из которых (тополь, береза, рогоз и частуха) обычны для Среднего Урала, обладают высокой конкурентоспособностью. Морфотипы *Agropyron cristatum* привезены из степной зоны (Оренбург) и характеризуются высокой устойчивостью к засушливым условиям. *Heracleum sosnowskyi* (представитель Кавказского крупнотравья) и виды рода *Reynoutria* (Дальневосточное крупнотравье) культивируются на Среднем Урале, обладают высокой скоростью роста и активно внедряются в естественные сообщества. ФТР определяли согласно (Grime, 1978). Измерение газообмена проводили в полевых условиях при концентрации  $\text{CO}_2$  в воздухе 310–380 мкмоль/моль, температуре воздуха 20–22°C с помощью системы газоанализа Li-6400 (Li-COR, США). Одновременно у тех же листьев определяли толщину (на поперечных срезах) и УППЛ (сухой вес единицы площади листа). Исследовали полностью сформированные листья в трех–четыре биологических повторностях и от 3 (световые кривые фотосинтеза и УППЛ) до 10 (толщина листа и мезофилла) аналитических повторностях.

Таблица 1

Список изученных видов. ФТР – функциональный тип растения, S-стресс-толерант, C – конкурент, R – рудерал (согласно Grime et al., 1988)

|   | Вид                                                  | Жизненная форма         | ФТР |
|---|------------------------------------------------------|-------------------------|-----|
| 1 | <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv. (3 морфотипа) | Травянистый многолетник | S   |
| 2 | <i>Populus alba</i> L.                               | Дерево                  | C   |
| 3 | <i>Betula pendula</i> Roth                           | Дерево                  | C   |
| 4 | <i>Typha latifolia</i> L.                            | Травянистый многолетник | C   |
| 5 | <i>Heracleum sosnowskyi</i> Manden                   | Травянистый многолетник | R   |
| 6 | <i>Alisma plantago-aquatica</i> L.                   | Травянистый многолетник | R   |
| 7 | <i>Reynoutria sachalinensis</i> (Fr. Schmidt) Nakai  | Травянистый многолетник | R   |
| 8 | <i>Reynoutria japonica</i> Houtt.                    | Травянистый многолетник | R   |

Изученные растения разных функциональных типов обнаружили различный характер связи между  $A_{\max}$  и листовыми параметрами (табл.2). Виды с высокой конкурентоспособностью (C – см. табл.1) имели сильную

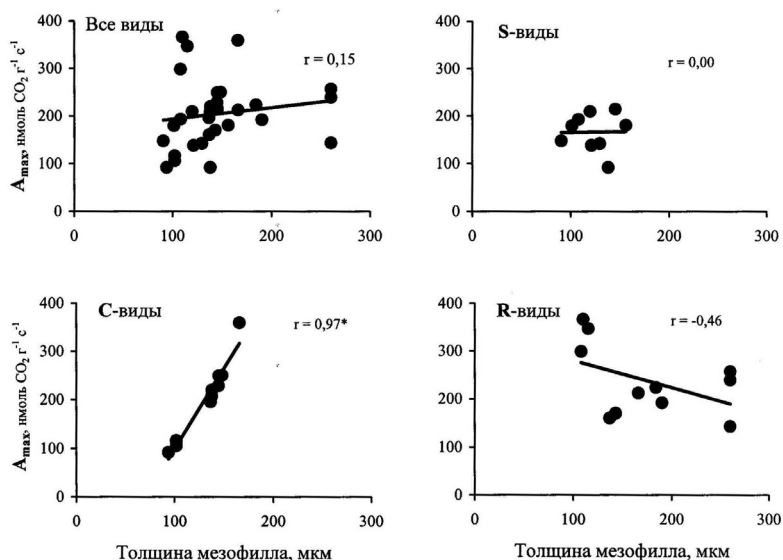
положительную корреляцию  $A_{\max}$  с толщиной и плотностью листа. У растений со стресс-толерантными свойствами (S) связь между  $A_{\max}$  и листовыми параметрами отсутствовала. Рудеральные растения (R) имели сильную отрицательную связь между  $A_{\max}$  в расчете на единицу площади и толщиной листа.

Таблица 2

**Коэффициенты корреляции между максимальной интенсивностью фотосинтеза при насыщающем свете ( $A_{\max}$ ) и параметрами листьев у растений разных функциональных типов. УППЛ – удельная поверхностная плотность листа (сухой вес единицы площади листа), Т листа – толщина листа. \*достоверность коэффициента корреляции  $p < 0,05$**

| ФТР      | $A_{\max}$ на ед. площади листа |         | $A_{\max}$ на ед. массы листа |         |
|----------|---------------------------------|---------|-------------------------------|---------|
|          | УППЛ                            | Т листа | УППЛ                          | Т листа |
| S (n=9)  | -0,28                           | -0,48   | -0,67                         | 0,00    |
| C (n=10) | 0,89*                           | 0,78*   | 0,82*                         | 0,79*   |
| R (n=8)  | 0,44                            | -0,81*  | -0,15                         | -0,45   |

Полученные результаты хорошо согласуются с найденными ранее различиями в характере связи между потенциальной внутрилистовой проводимостью для  $\text{CO}_2$  и структурой листьев у растений разных функциональных типов (Иванова и др., 2008). У растений С-типа была обнаружена сильная положительная корреляция проводимости мезофилла для  $\text{CO}_2$  с толщиной и плотностью листа, в то время как у S-видов (с высокой устойчивостью к экологическому стрессу) такая связь отсутствовала. На наш взгляд, такие различия между S- и R-видами связаны с разной структурной организацией листа, и прежде всего соотношением фотосинтетических и нефотосинтетических тканей. Варьирование толщины и плотности листа у стресс-толерантов в большей степени связано с изменением доли нефотосинтезирующих тканей в листе (Pyankov et al., 1998; Воронин и др., 2003; Иванова и др., 2008), в то время как у С-видов изменения параметров листа тесно связаны со структурой фотосинтетических тканей (Pyankov et al., 1998; Иванова и др., 2008). В наших исследованиях S-виды отличались минимальной объемной долей мезофилла в листе, которая составила 68% (включая межклетники), при этом  $A_{\max}$  у S-видов не зависела от толщины мезофилла (рис.). У С-видов доля фотосинтетических тканей в листе составила 77%, и  $A_{\max}$  была прямо пропорциональна толщине фотосинтетических тканей.



Зависимость максимальной интенсивности фотосинтеза при насыщающем свете от толщины мезофилла у растений разных функциональных типов.  $r$  – коэффициент корреляции, \* $p < 0,05$ .

R-виды содержали 78% мезофилла в листе и отличались высокой отрицательной связью между  $A_{\max}$  и толщиной фотосинтетических тканей. При одинаковой доле мезофилла, R- и С-виды отличаются по его клеточной структуре. С-виды характеризуются мелкими клетками и большим их количеством в единице площади листа и увеличивают толщину листьев путем возрастания числа клеточных слоев. R-виды, как правило, имеют крупные размеры клеток (Pyankov et al., 1998; Hanba et al., 1999; Иванова и др., 2008), и изменяют толщину листа и мезофилла за счет размеров клеток (Иванова и др., 2008). Показано, что объем фотосинтетической клетки обратно пропорционален интенсивности фотосинтеза (Wilson, Cooper, 1969). Это связано с тем, что мелкие клетки обуславливают высокое отношение поверхность/объем фотосинтетических тканей (Иванова, Пьянков, 2002), которое влияет на интенсивность обмена веществ листа. Следовательно, различия в характере связи между  $A_{\max}$  и толщиной листа у С- и R-видов может быть обусловлен разным типом клеточной упаковки мезофилла.

Таким образом, растения разных функциональных типов значительно различались по характеру связи между максимальной интенсивностью фотосинтеза при насыщающем свете и внешними листовыми параметрами – толщиной и плотностью. Данные различия связаны в большой степени с архитектурой листа – соотно-

шением фотосинтетических и нефотосинтетических тканей и типом клеточной упаковки мезофилла. Полученные результаты можно использовать для идентификации функциональных типов растений и прогнозирования изменения структурно-функциональных параметров растений при смене экологических условий. Зависимость максимальной интенсивности фотосинтеза при насыщающем свете от толщины мезофилла у растений разных функциональных типов.  $r$  – коэффициент корреляции,  $*p < 0,05$ .

#### Литература

- Воронин П.Ю., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Иванов Л.А., Аненхонов О.А., Блэк К., Пьянков В.И. Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ при аридизации климата Евразии // Физиология растений. 2003. №5. С. 680–687.
- Иванова Л.А., Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Пьянков В.И. Структурные параметры мезофилла листа при затенении растений разных функциональных типов // Физиология растений. 2008. Т.55. №2. С. 230–239.
- Иванова Л.А., Пьянков В.И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. 2002. Т. 49. С. 467–480.
- Слемнев Н.Н. О взаимосвязи между интенсивностью фотосинтеза, концентрацией хлорофилла и структурой листьев растений Монголии // Факторы среды и организация первичного процесса фотосинтеза / Под ред. Островской Л.К. Киев: Наукова думка, 1989. С. 137–143.
- Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 215 с.
- Шереметьев С.Н. Травы на градиенте влажности почвы. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 271 с.
- Bjorkman O. Response to different quantum flux densities // Physiological plant ecology I. Encyclopaedia of plant physiology. Vol. 12A. / Eds. Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Ziegler H. Berlin-Heidelberg- New York: Springer-Verlag, 1981. P.57–107.
- Gulias J., Flexas J., Mus M., Cifre J., Lefi E., Medrano H. Relationship between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in Balearic endemic and non-endemic mediterranean species // Annals of Botany. 2003. Vol. 92. P. 215–222.
- Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R. Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Common British Species. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.
- Hanba Y.T., Miyazawa S., Terashima I. The influence of leaf thickness on the CO<sub>2</sub> transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm-temperate forests // Functional Ecology. 1999. Vol.13. P.632–639.
- Niinemets U. Components of leaf dry mass per area-thickness and density-alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants // New Phytol. 1999. Vol. 144. P. 35–47.
- Patton L., Jones M.J. Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic characteristics of willows // New Phytologist. 1989. Vol. 111. P. 657–661.
- Poorter H., Evans J.R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area // Oecologia. 1998. Vol.116. P.26–37.
- Pyanokov V.I., Ivanova L.A., Lambers H. Quantitative Anatomy of Photosynthetic Tissues of Plants Species of Different Functional Types in a Boreal Vegetation // Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences / Eds. Lambers H., Poorter H., Van Vuuren M.M.I. Leiden: Backhuys Publishers, 1998. P. 71–87.
- Pyanokov V.I., Kondratchuk A.V., Shipley B. Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadzhikistan // New Phytol. 1999. Vol. 143. P.131–142.
- Terashima I., Miyazawa S., Hanba Y.T. Why are sun leaves thicker than shade leaves?—Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf // J. Plant Res. 2001. Vol.114. P.93–105.
- Wilson D., Cooper J.P. Effect of temperature during growth on leaf anatomy and subsequent light-saturated photosynthesis among contrasting *Lolium* genotypes // New Phytol. 1969. Vol. 68. P. 1115–1123.

## ОПТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛИСТЬЕВ ПРИ ОКИСЛИТЕЛЬНОМ СТРЕССЕ И ИХ СВЯЗЬ С УСТОЙЧИВОСТЬЮ И ПРОДУКТИВНОСТЬЮ РАСТЕНИЙ

Канаш Е.В., Осипов Ю.А.

Санкт-Петербург, Агрофизический научно-исследовательский институт

Диагностика состояния растительного покрова, устойчивости растений и прогноз вероятных последствий для экосистем глобального изменения климата и антропогенного загрязнения окружающей среды является одной из приоритетных задач экологической физиологии. Решение данной задачи невозможно без приме-



нения методов контактного и дистанционного зондирования растений и растительного покрова. Оптические свойства листьев являются важнейшей характеристикой растений и главным образом определяются содержащимися в их тканях фотосинтетическими пигментами, зависят от структуры листа, содержания нефотосинтетических соединений и воды. По содержанию пигментов можно оценить количество поглощенной фотосинтетически активной радиации, интенсивность фотосинтеза и, в итоге, физиологическое состояние и продуктивность растения в целом. Качественные и количественные изменения биохимического состава и структуры неизбежно сопровождаются изменением оптических свойств листьев, что позволяет выявлять возникновение стрессов и исследовать механизмы стрессовой реакции, устойчивости и адаптации растений с помощью не повреждающих их ткани контактных и дистанционных сенсоров.

Цель данной работы – исследование оптических характеристик листьев при окислительном стрессе, вызванном действием УФ-В радиации, и выявление критериев для диагностики физиологического состояния и УФ устойчивости растений *in situ*.

Материал и методы исследования. Растения пшеницы *Triticum aestivum* L. сортов Саратовская 29, Опал, Белорусская 12 и Вега, различающиеся по засухоустойчивости и, как показали наши более ранние исследования, по устойчивости к действию УФ-В радиации (Канаш, Ермаков, 2007), выращивали в наполненных смесью торфа с керамзитом 2-литровых сосудах. Растения ежедневно поливали водой и 2 раза в неделю раствором Кнопа. Вегетационная установка, снабженная лампами дневного света, была поделена на два отсека с помощью полиэтиленовой пленки, не пропускающей радиацию 280–320 нм (УФ-В радиация). Над одним из отсеков размещали эритемные лампы ЛЭ-30, спектр излучения которых (280–380 нм с максимумом 320 нм) позволяет моделировать повышенные уровни УФ-В радиации. В этом отсеке суточная доза УФ-В радиации на уровне верхних ярусов листьев в течение всей вегетации была равна 6 кДж/м<sup>2</sup>. Интенсивность ФАР в обоих отсеках в течение вегетации – 40–50 Вт/м<sup>2</sup>, температура воздуха 20–22°C, фотопериод 14 часов. Морфофизиологические показатели роста растений и их нетто продуктивность определяли на 6 и 15 сутки после начала досветки УФ-В радиацией. Это соответствовало 16 и 25 суткам вегетации и приходилось на стадии кушения и выхода в трубку соответственно.

Спектры отражения листьев растений в диапазоне от 400 до 1100 нм с шагом 0,3 нм регистрировали *in situ* с помощью миниатюрной оптоволоконной спектрометрической системы фирмы Ocean Optics (США), которая обеспечивает оптическое разрешение 0,065 нм. Данная система включает 4 основных элемента: спектрометр HR2000, специальное программное обеспечение OOIBase32, эталонный вольфрам-галогеновый источник света (LS-1) и оптические аксессуары для проведения измерений. На экран компьютера выводится спектр отражения листа в процентах к отражению эталона (WS-1), который может быть сохранен в виде цифрового файла.

При исследовании связи между нетто продуктивностью (биомасса растения, включая стебли) и спектральными характеристиками листьев учитывали средние значения индексов отражения листьев верхних ярусов. Статистическая обработка данных выполнена с помощью программ Excel XP и Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение. При оценке физиологического состояния растений с помощью неразрушающих ткани листьев оптических методов сигналом возникновения стресса и угнетения растений обычно служит уменьшение концентрации хлорофилла, что является показателем снижения интенсивности (емкости) фотосинтетической системы, но не позволяет оценить эффективность превращения световой энергии в фотохимических процессах фотосинтеза. Исследование особенностей спектров отражения листьев, отличающихся по устойчивости к действию УФ-В радиации сортов пшеницы, позволило подобрать ряд индексов отражения, по которым можно оценить как емкость фотосинтетической системы, так и эффективность ее работы (табл.1).

Таблица 1

**Основные индексы отражения для характеристики физиологического состояния растений и выявления окислительного стресса растений**

| Индекс отражения       | Измеряемый показатель                                 | Расчетная формула                                      | Разработчики индексов |
|------------------------|-------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|-----------------------|
| <i>ChIRI</i>           | Содержание хлорофилла                                 | $(R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705} - 2R_{445})$ | Sims, Gamon, 2002     |
| <i>SIPI</i>            | Отношение каротиноидов к хлорофиллу                   | $(R_{800} - R_{445}) / (R_{800} - R_{680})$            | Peñuelas e.a., 1995   |
| <i>PRI</i>             | Фотохимическая активность фотосинтетического аппарата | $(R_{570} - R_{531}) / (R_{570} + R_{531})$            | Peñuelas e.a., 1995   |
| <i>ARI</i>             | Содержание антоцианов                                 | $R_{750} (1/R_{550} - 1/R_{700})$                      | Мерзляк и др., 2003   |
| <i>FRI</i>             | Содержание флавонолов                                 | $((1/R_{410}) - (1/R_{460})) \times R_{800}$           | Merzlyak e.a., 2005   |
| <i>R<sub>800</sub></i> | Мера рассеяния света листом                           | $R_{800}$                                              | Sims, Gamon, 2002     |

в расчетных формулах индексов R – отражение листа, цифры – длина волны отраженной радиации

Анализ данных, полученных при исследовании листьев растений различных сортов, отличающихся по возрасту и ярусу расположения, выращиваемых в оптимальных условиях и при постоянном действии УФ-В радиации, показал, что между величиной нетто продуктивности и средним значением *ChIRI* листьев трех

верхних ярусов существует тесная положительная корреляционная зависимость (табл. 2). В таблице 2 приведены также уравнения линейной регрессии, описывающие зависимость между нетто продуктивностью и другими индексами отражения, которые были применены нами в данной работе для оценки ответной реакции растений на действие УФ-В радиации.

Помимо хлорофиллов к универсальным и основным пигментам ассимиляционных тканей относятся каротиноиды, которые, так же как хлорофилл, поставляют энергию фотосинтетической системе, являясь неотъемлемой частью светособирающих комплексов пластид. Однако при высокой интенсивности падающего света, в присутствии УФ-В радиации или при действии других стрессовых факторов среды каротиноиды, как известно, защищают фотосинтетический аппарат от повреждения, осуществляя тушение возбужденных триплетных состояний хлорофилла и синглетного кислорода, устраняя свободные радикалы, возникающие в этих условиях, и рассеивая излишнюю энергию возбуждения в виде тепла. Перекрытие спектров поглощения каротиноидов и хлорофилла в синей области затрудняет их количественную оценку по отражению листа в данном диапазоне. В связи с этим мы пользовались индексом, характеризующим отношение концентраций каротиноидов и хлорофиллов ( $Kar/Xl$ ) – *SIP*.

Таблица 2

Критерии физиологического состояния и УФ устойчивости растений и их связь с нетто продуктивностью

| Индекс отражения       | Связь индексов с величиной нетто продуктивности ( $P_n$ ) | Достоверность связи индекса с $P_n$ |                    |
|------------------------|-----------------------------------------------------------|-------------------------------------|--------------------|
|                        |                                                           | $r$                                 | $p$ -уровень       |
| <i>ChlRI</i>           | $P_n = -0,188 + 0,892 \times ChlRI$                       | 0,88                                | $1 \times 10^{-6}$ |
| <i>SIP</i>             | $P_n = 3,22 - 2,99 \times SIP$                            | -0,76                               | $4 \times 10^{-7}$ |
| <i>PRI</i>             | $P_n = 0,24 - 10,48 \times PRI$                           | -0,66                               | $5 \times 10^{-5}$ |
| <i>ARI</i>             | $P_n = 0,128 - 0,467 \times ARI$                          | -0,75                               | $2 \times 10^{-7}$ |
| <i>R<sub>800</sub></i> | $P_n = 38, - 11,04 \times R_{800}$                        | -0,80                               | $3 \times 10^{-6}$ |

Как правило, *SIP* под влиянием УФ-В радиации возрастает вследствие потери хлорофилла и/или накопления каротиноидов. При невысоких дозах УФ-В радиации *ChlRI* изменяется незначительно, а увеличение *SIP* определяется накоплением каротиноидов. При оценке УФ устойчивости растений следует учитывать, что в условиях УФ-В облучения уровень каротиноидов не остается постоянно высоким, поскольку эти пигменты, осуществляя антиоксидантную функцию, окисляются и разрушаются.

Фотохимический индекс отражения (*PRI*) был разработан для оценки скорости изменения относительного уровня пигментов ксантофиллового цикла, который является активным регулятором светового потока в пигмент-белковых комплексах. Смысл изменений *PRI* зависит от временной шкалы измерений. Варьирование *PRI* в течение суток является результатом функционирования ксантофиллового цикла, тогда как изменение этого показателя за более длительный период времени (недели или месяцы) может быть результатом сочетания работы ксантофиллового цикла и изменения общего пула хлорофиллов и каротиноидов, который формируется в ответ на долговременную акклиматизацию растений к условиям их обитания. Обнаружено, что в ответ на кратковременное облучение растений УФ-В радиацией *PRI* обычно возрастает. При постоянном действии УФ-В радиации, вызывающей уменьшение концентрации хлорофилла, заметное угнетение растений и торможение их роста, наблюдается уменьшение *PRI*. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о

тесной взаимосвязи между *PRI* и показателем фотохимической активности фотосистемы II –  $\Delta F / F_m$ , определяемым с помощью флуоресцентного анализа (Peñuelas et al., 1995).

В отличие от *SIP* и *PRI*, для которых не выявлено тесных корреляционных зависимостей со структурой листа, показатель рассеяния света *R<sub>800</sub>* зависит от внутренней структуры листа, границ раздела воздух-вода, размеров клеток и органелл и, прежде всего, от величины межклеточного воздушного пространства и отношения площади поверхности мезофилла к площади листа. В ответ на действие УФ-В радиации *R<sub>800</sub>* возрастает.

Помимо содержания хлорофиллов, каротиноидов и структурных особенностей спектральные характеристики отражения листьев определяются также содержанием фенольных соединений, например, антоцианов и флавонолов, присутствие которых изменяет как качество, так и количество света, достигающего хлоропластов. Между величиной нетто продуктивности и *ARI* существует тесная отрицательная зависимость. При оценке состояния растений и их УФ устойчивости по изменению *ARI* следует учитывать, что содержание антоцианов в молодых листьях более высокое, чем в закончивших рост, но интенсивно фотосинтезирующих листьях.

При вегетации в отсутствии УФ-В радиации (контроль) варьирование величины нетто продуктивности является результатом проявления особенностей генотипа растений (неодинаковые величины нетто продуктивности у различных особей) и пространственно-временной неоднородности среды их обитания. Наибольшей продуктивностью в этих условиях обладают растения с высоким содержанием хлорофилла и низкими значениями индексов, характеризующих рассеяние неиспользованного в фотосинтезе света. Анализ связи между нетто продуктивностью и показателями, характеризующими емкость фотосинтетической системы и эф-

эффективность ее работы, методом множественной регрессии показал, что при выращивании растений в отсутствии УФ-В радиации варьирование нетто продуктивности наиболее тесно связано с изменением рассеяния света листом ( $SIPI$ ,  $PRI$ ,  $R_{800}$ ). В условиях стресса, вызванного УФ-В радиацией, снижение нетто продуктивности определяется главным образом потерей хлорофилла. При этом также снижается эффективность превращения энергии света в фотохимических процессах фотосинтеза и возрастает тепловая диссипация и рассеяние, обусловленное изменением поверхности и/или внутренней структуры листа.

При действии стрессора, сильно лимитирующего рост и вызывающего резкое снижение концентрации хлорофилла, вывод об угнетении растений и ухудшении их физиологического состояния можно сделать, зарегистрировав уменьшение индекса отражения хлорофилла, заранее определенного для каждого вида и сорта в оптимальных условиях. Сигналом угнетения растений при неглубоком или мало выраженном стрессовом воздействии, а также на ранних этапах возникновения стресса, когда концентрация хлорофилла не меняется или меняется незначительно, может служить увеличение  $SIPI$ ,  $PRI$ ,  $ARI$ ,  $R_{800}$ , свидетельствующее о снижении эффективности работы фотосинтетического аппарата и торможении роста. Степень изменения значений данных индексов после воздействия УФ-В радиации, тесно связанная с изменением нетто продуктивности, является мерой УФ устойчивости растений.

Рассмотренные оптические критерии, характеризующие активность фотосинтетического аппарата и физиологическое состояние растений, могут быть также применены для контактной и дистанционной диагностики состояния растений в агроэкосистемах и естественных экосистемах.

#### Литература

- Канаши Е.В., Ермаков Е.И. Современные проблемы УФ-В радиации в физиологии растений и растениеводстве // Регулируемая агроэкосистема в растениеводстве и экофизиологии. СПб: ПИЯФ РАН, 2007. С. 232–253.
- Мерзляк М.Н., Гитelson А.А., Чивкунова О.Б., Соловченко А.Е., Погосян С.И. Использование спектроскопии отражения в анализе пигментов высших растений // Физиол. раст. 2003. Т. 50. № 5. С. 785–792.
- Merzlyak M.N., Solovchenko A.E., Smagin A.I., Gitelson A.A. Apple flavonols during fruit adaptation to solar radiation: spectral features and techniques for non-destructive assessment // Journal of plant physiology. 2005. V. 162. P. 151–160.
- Sims D.A., Gamon J.A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages // Remote Sensing of Environment. 2002. V. 81 (2–3). P. 337–354.
- Peñuelas J., Barret F., Fitella I. Semi-empirical indices to assess carotenoids/chlorophyll a ratio from leaf spectral reflectance // Photosynthetica. 1995. V. 31(2). P. 221–230.

## ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ

Киреева Н.А., Водопьянов В.В.\*, Баширова Р.М.

Уфа, Башкирский государственный университет

\* Уфа, Уфимский государственный авиационный технический университет

Наиболее типичными антропогенными факторами загрязнения почвы в Республике Башкортостан являются нефть и продукты ее переработки. Они оказывают негативное влияние на живые организмы и, в первую очередь, сосудистые растения, которые вследствие прикрепления к субстрату (почве) постоянно подвергаются воздействию как глобального, так и локального загрязнения, и могут поглощать разнообразные загрязнители. Растения являются основой любого биогеоценоза, и поэтому отклонения их биохимических, физиологических реакций, весьма чувствительных к изменению условий среды, могут служить индикатором ее состояния. Поэтому представляет интерес изучение действия нефти на некоторые эколого-физиологические параметры роста и развития сосудистых растений. В качестве индикаторных растений были использованы: яровая пшеница (*Triticum aestivum* L., сорт Жница), ячмень (*Hordeum distichon* L., сорт Омский-86), гречиха (*Fagopyrum esculentum* L., сорт Чишминская).

Было показано значительное влияние нефти на морфологические показатели исследуемых сельскохозяйственных растений. Анализ всхожести семян, количества, линейных размеров и веса листьев, стеблей и корней, содержания белка в сухой массе и продуктивности растений в полевых и лабораторных условиях позволил уточнить данные о количественной взаимосвязи разных уровней загрязнения темно-серой лесной почвы нефтью. Так при концентрации нефти в почве 6% и 8% в лабораторных условиях, не проросло ни одного семени растений пшеницы. Показано также, что у растений, выращенных в почвах, загрязненных нефтью, были обнаружены определенные изменения в линейных размерах корней, надземной части. Например, если в контрольном варианте опыта длина надземной части пшеницы в возрасте 20 суток составляла 26,05 см, то в варианте с концентрацией нефти 2% от веса почвы длина растения была лишь 15,91 см.

В полевых условиях наблюдалась аналогичная картина влияния нефтяного загрязнения почвы на рост и развитие растений яровой пшеницы, однако растения были устойчивы и к более высоким концентрациям поллютанта (6–10%).

Интегральным показателем интенсивности роста и развития сельскохозяйственных растений является их продуктивность. При загрязнении нефтью почвы 3% продуктивность пшеницы снизилась на 85%. Схожие данные получены при изучении влияния загрязнения почвы нефтью на другие растения: ячмень и гречиху.

Воздействие нефтяного загрязнения на растения пшеницы, гречихи и ячменя вызывало значительные изменения в функциональном состоянии растений, что, прежде всего, отражалось на окислительно-восстановительных процессах, осуществляемых пероксидазами и полифенолоксидазами.

Показано, что степень влияния нефтяных углеводов на активность оксидаз растений пшеницы определялась концентрацией поллютанта и была неоднозначной в различных органах тестируемого растения. Под действием различных концентраций нефти происходило достоверное увеличение активности пероксидаз как в листьях (в 2,5 – 3 раза), так и корнях (в 1,5 – 2,5 раза) растений пшеницы. Причем, с увеличением возраста растений активность этой группы ферментов повышалась. С повышением концентрации поллютанта, наоборот, значение величины активности снижалось, но сохранялось достоверно выше значений у растений, выращенных на незагрязненной (контрольной) почве.

В отличие от пероксидаз, повышенная активность полифенолоксидаз у растений пшеницы, выращенных на нефтезагрязненной почве, была отмечена только в листьях. Причем, активность этих ферментов в листьях независимо от концентрации поллютанта и возраста растений в 1,3 – 1,6 раз превышала таковую у растений, выращенных на незагрязненной почве. В корнях активность полифенолоксидаз была значительно ниже, чем пероксидаз и под влиянием нефтяных углеводов снижалась, но не изменялась столь значительно. Аналогичные данные были получены и в отношении активности пероксидаз и полифенолоксидаз у растений ячменя, выращенных на нефтезагрязненной почве.

В полевых опытах нефтяное загрязнение сильно подавляло развитие листовой поверхности растений пшеницы. По сравнению с контрольным вариантом ассимиляционная поверхность растений пшеницы на загрязненных делянках была в 3–15 раз ниже. Но при загрязнении почвы в концентрации нефти 1% заметно увеличивало ассимиляционную поверхность у растений пшеницы. Схожие данные получены при изучении влияния нефтяного загрязнения почвы на формирование ассимиляционной поверхности растений гречихи полевой.

Наиболее показательное влияние загрязнения почвы нефтью проявилось в резком снижении водоудерживающей способности (ВУС) листьев яровой пшеницы. При концентрации нефти 2% она составила 92% от контроля и при концентрации 4% снизилась до 6% по сравнению с контролем.

Одной из приспособительных реакций, позволяющих растениям адаптироваться к новым условиям, является изменение содержания пигментов в хлоропластах. Положительное влияние нефти в концентрации 1% отмечено на содержание суммарного хлорофилла в листьях пшеницы. В этом варианте опыта содержание хлорофилла на 11% превысило этот показатель в контрольном варианте. В то же время следует отметить, что при загрязнении почвы нефтью в концентрации 4% содержание хлорофилла в листьях пшеницы было почти в 2 раза меньше, чем в контрольном варианте.

Нефтяной стресс приводил к увеличению содержания флавоноидов и антоцианов в растениях, что является свидетельством адаптации растений к поллютанту.

Известно, что одним из веществ, занимающих доминирующее положение во внеклеточной и внутриклеточной антиоксидантной защите является аскорбиновая кислота (витамин С). Растения, выращенные на нефтезагрязненных почвах, характеризовались повышенным содержанием аскорбиновой кислоты. В целом, наибольшее содержание аскорбиновой кислоты отмечено в листьях 20-суточных растений пшеницы, выращенных при загрязнении почвы нефтью в концентрации 6%.

При загрязнении нефтью почвы в листьях растений пшеницы, ячменя и гречихи наблюдалась активация накопления как окисленной, так и восстановленной форм рибофлавина. Содержание окисленной формы рибофлавина превысило контрольный уровень в листьях 10-ти и 20-ти суточных проростков пшеницы в 2,0–3,0 раза, а в листьях растений фазы колошения – в 1,5–2,0 раза. Сходные результаты были получены и при анализе содержания восстановленных форм рибофлавина. Содержание этих веществ в листьях 10-ти и 20-ти суточных проростков ячменя и в растениях фазы колошения превышало фоновые значения в 1,5–2,5 раза. При этом необходимо отметить, что накопление обеих форм рибофлавина в листьях ячменя активизировалось в наибольшей степени через 10 и 20 суток после постановки опыта, а в дальнейшем (фаза колошения) содержание витамина В<sub>2</sub> снижалось. Особенно значительная активация накопления рибофлавина наблюдалась при высоком (6 %) уровне загрязнения почвы.

Клеточное деление относится к числу важнейших биологических процессов, так как с ним связана передача наследственной информации. Если в ткани больше делящихся клеток, то это характеризует и условия

роста растения. Из полученных данных видно, что у растений, выращенных на загрязненных нефтью почвах, число делящихся клеток меньше по сравнению с растениями, выращенными на почве без загрязнения.

Загрязненная нефтью почва не оказывала отрицательного влияния на жизнеспособность пыльцы растений пшеницы – активность дыхательных ферментов дегидрогеназ оставалась высокой.

В процессе роста растений их физиологические свойства изменяются. Как правило, эти процессы закономерны. При этом скорость изменения отношений количественных признаков к массе растения постоянна. Пусть  $P(t)$  и  $Q(t)$  – некоторые свойства организма, изменяемые в течение времени. Тогда это постоянство может быть выражено равенством удельных изменений свойств:

$$\frac{dP(t)}{P(t)} = b \frac{dQ(t)}{Q(t)}$$

Решение этого несложного дифференциального уравнения имеет вид  $P(t) = aQ(t)^b$ , где  $a$  и  $b$  – некоторые постоянные. Если два свойства удовлетворяют этому уравнению, Д.Хаксли назвал их аллометрически зависимыми.

Аллометрические зависимости характерны для многих биологических объектов. Хорошо известно, что существует аллометрическая зависимость, например, между биомассой корней и побегов растущих растений. Аллометрические зависимости установлены при развитии животных, а также человека.

Нарушения условий обитания, техногенные нарушения, не могут не сказаться на аллометрические зависимости в росте растений. Нами были проведены исследования роста растений на нефтезагрязненном выщелоченном черноземе и проведены расчеты аллометрических показателей в зависимости от степени загрязнения. В качестве сравниваемых свойств рассматривалась биомасса побегов растений  $P(t)$  и биомасса корней  $Q(t)$ , а индикаторного растения – люцерны.

Полученные результаты показывают (табл.), что аллометрическая зависимость в нефтезагрязненной почве, по сравнению с незагрязненной, качественно меняет свой характер. С ростом концентрации величина  $b$  все больше приближается к нулю. Это говорит о том, что зависимость рассмотренных свойств растений ослабевает с ростом концентрации загрязнения. При высоких дозах эта зависимость практически отсутствует. Полученные результаты подтверждаются изучением корреляции между биомассой побегов и корней. Если они в незагрязненной почве хорошо коррелируют, то в загрязненной почве (дозы 2 и 5%) корреляция полностью практически отсутствует. При этом при малой дозе загрязнения (1%) имеется отрицательная корреляционная зависимость. Это, по-видимому, связано с увеличением поступления токсичных веществ через корневую систему при увеличении ее размеров и подавлением в результате других свойств растений.

**Показатели аллометрической зависимости биомассы побегов растений и биомассы корней люцерны на выщелоченном черноземе**

| Концентрация нефти, % | $a$  | $b$  | Коэффициент корреляции |
|-----------------------|------|------|------------------------|
| 0                     | 0,03 | 2,6  | 0,99                   |
| 1                     | 65,4 | -0,3 | -0,88                  |
| 2                     | 9,0  | 0,3  | 0,3                    |
| 5                     | 7,4  | 0,07 | 0,04                   |

При концентрации поллютанта 10% и более основная масса растений достаточно быстро погибала, и проследить аллометрическую зависимость в этом случае нет возможности.

## ОСОБЕННОСТИ ВЛИЯНИЯ МЕЛАФЕНА НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КАРТОФЕЛЯ

**Кириллова И.Г.**

*Орёл, ГОУ ВПО Орловский государственный университет*

Как известно, в настоящее время много внимания уделяется изучению механизмов действия природных фитогормонов и их синтетических аналогов, поскольку им принадлежит ключевая роль в регуляции обменных процессов растительного организма. К регуляторам роста последнего поколения относится препарат мелафен (соль бис(оксиметил)-фосфиновой кислоты). В литературе имеются данные, что мелафен влияет на пластический и энергетический обмен клетки, а именно, повышает эффективность окислительного фосфорилирования, снижает генерацию АФК (активных форм кислорода), что предотвращает повреждение клеточных мембран и индукцию ПОЛ (перекисное окисление липидов) (Жигачева и др., 2007). Показано также, что добавление данного препарата в культуру клеток водоросли хлореллы положительно влияет на скорость тече-

ния процесса фотосинтеза, рост клеток (Лосева и др., 2007). Вместе с тем, исследований по действию данного регулятора роста на целое растение все еще недостаточно. В настоящей работе изучено влияние обработки мелафеном на некоторые физиолого- биохимические показатели картофеля сорта Удача. Растения выращивали в условиях вегетационного домика в почвенной культуре. Обработку мелафеном проводили путем замачивания посадочных клубней в водных растворах мелафена следующих концентраций:  $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$  М/л в течение 10 часов. Определяли следующие показатели: интенсивность транспирации, водоудерживающую способность листа весовым методом, фотохимическую активность хлоропластов по скорости восстановления феррицианида калия ( Гавриленко и др., 1975), активность пероксидазы – по методу Бояркина, активность каталазы по количеству выделившегося кислорода, концентрацию сахарозы – резорциновым методом, количество продуктов ПОЛ- спектрофотометрическим методом (Артюхов, Наквасина, 2000). Опыты проводили в 5-кратной биологической и 5–7-кратной химической повторности. Достоверность результатов оценивали по критерию Стьюдента.

Как показали исследования, обработка мелафеном существенно не влияет на интенсивность транспирации листьев картофеля на первых этапах онтогенеза, но вместе с тем, повышает водоудерживающую способность листа (табл. 1), что может положительно сказаться на устойчивости растений к засухе.

Таблица 1

Влияние мелафена на показатели водного обмена картофеля ( фаза всходов).

| Вариант                | Интенсивность транспирации, (мг $H_2O$ / (г сыр.массы · час) | Водоудерживающая способность листа, % потери $H_2O$ / ч |
|------------------------|--------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|
| Контроль               | 1080± 67                                                     | 17,8 ± 0,89                                             |
| Мелафен, $10^{-6}$ М/л | 1189 ± 73                                                    | 15,2 ± 0,64                                             |
| Мелафен, $10^{-7}$ М/л | 935 ± 56                                                     | 14,9 ± 0,74                                             |

Хлоропласты, выделенные из листьев растений, обработанных мелафеном, отличались повышенной скоростью фотовосстановления феррицианида калия по сравнению с контрольным вариантом (табл.2), что указывает на активацию транспорта электронов в ЭТЦ хлоропластов.

Таблица 2

Влияние мелафена на фотохимическую активность хлоропластов листьев картофеля, (фаза бутонизации)

| Вариант                | Фотовосстановление феррицианида калия, мМ $K_3[Fe(CN)_6]$ /( мг хлорофилл · ч) |
|------------------------|--------------------------------------------------------------------------------|
| Контроль               | 0,24 ± 0,01                                                                    |
| Мелафен, $10^{-6}$ М/л | 0,28 ± 0,02                                                                    |
| Мелафен, $10^{-7}$ М/л | 0,29 ± 0,02                                                                    |

Есть сведения, что мелафен может обладать адаптогенным действием. Исследование действия данного препарата на активность ферментов- антиоксидантов показало, что в клубнях нового урожая повышается активность пероксидазы. Что касается фермента каталазы, то следует заметить, что в оптимальных условиях среды активность данного фермента при действии мелафена существенно не изменялась и имела тенденцию к некоторому снижению, что, вероятно, связано с уменьшением в клетках субстрата каталазы – перекиси водорода. Определение концентрации конечного продукта окисления липидов – малонового диальдегида (МДА) показало, что при обработке картофеля мелафеном в более высокой концентрации –  $10^{-6}$  М/л имело место его значительное снижение по сравнению с контролем (табл.3). В литературе есть данные, что мелафен может изменять физико-химические свойства мембран и влиять на индукцию ПОЛ. Определение концентрации сахарозы в клубнях – основной транспортной формы сахаров показало, что мелафен способствует ее увеличению (табл. 4).

Таблица 3

Влияние мелафена на активность ферментов-антиоксидантов и количество продуктов ПОЛ в клубнях картофеля (окончание опытов)

| Вариант                | Активность пероксидазы, отн.ед. / (г сыр. массы · мин) | Активность каталазы, мМ $H_2O_2$ / (г сыр. массы · мин) | Концентрация МДА*, нМ /г сыр. массы |
|------------------------|--------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|-------------------------------------|
| Контроль               | 6,4 ± 0,32                                             | 0,68 ± 0,054                                            | 16,6 ± 0,98                         |
| Мелафен, $10^{-6}$ М/л | 13,0 ± 0,78                                            | 0,54 ± 0, 038                                           | 3,8 ± 0,19                          |
| Мелафен, $10^{-7}$ М/л | 11,3 ± 0,94                                            | 0,41 ± 0,025                                            | 17,3 ± 1,11                         |

\*Малоновый диальдегид

Таблица 4

Влияние мелафена на концентрацию сахарозы в клубнях картофеля, окончание опытов

| Вариант                | Концентрация сахарозы, мг/г сух.массы |
|------------------------|---------------------------------------|
| Контроль               | 9,2 ± 0,74                            |
| Мелафен, $10^{-6}$ М/л | 18,9 ± 1,51                           |
| Мелафен, $10^{-7}$ М/л | 22,6 ± 1,85                           |

Подводя итоги проведенным исследованиям, следует отметить, что растения картофеля чувствительны к обработке фосфорорганическим регулятором роста -мелафеном, что проявилось в изменении некоторых физиолого-биохимических показателей, а именно: в увеличении водоудерживающей способности листьев, повышении фотохимической активности хлоропластов и концентрации сахарозы в аттрагирующих зонах (клубнях), активизации некоторых ферментов –антиоксидантов, снижении индукции ПОЛ. Вместе с тем, примененные в опыте концентрации не всегда однозначно влияли на указанные характеристики. Необходимо дальнейшее проведение исследований для выявления механизма действия мелафена при адаптации к стрессовым условиям среды.

#### Литература

- Артюхов В.Г., Наквасина М.А. Биологические мембраны: структурная организация, функции, модификация физико-химическими агентами. Воронеж, 2000. 296 с.
- Гавриленко В.Ф. и др. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. М. 1975. 392 с.
- Жигачева И.В., Фаткуллина Л.Д., Шугаев А.Г., Генерозова И.П., Фаттахов С.Г., Резник В.С., Коновалов А.И. Функциональное состояние мембран митохондрий корнеплода сахарной свеклы при действии препарата мелафен // Физиология растений. 2007. Т.54. № 5. С. 672–677.
- Лосева Н.Л., Кашина О.А., Алябьев А.Ю., Гордон Л.Х., Трибунских В.И., Фаттахов С.Г. Изучение влияния фосфорорганического соединения мелафена на рост и энергетические процессы клеток хлореллы // Тез. докл. VI съезда общ. физиологов растений. Сыктывкар. 2007. Ч.1С.101–103.

### О ПРИЧИНАХ УСКОРЕНИЯ ПРОДОЛЬНОГО РОСТА КОРНЕЙ ЯЧМЕНЯ ПРИ ЗАМЕНЕ В СРЕДЕ НИТРАТА НА ХЛОРИД

Ктиторова И.Н., Скобелева, О.В., Шибанов Д.В.

Санкт-Петербург, Агрофизический институт Россельхозакадемии

Известно, что при дефиците нитрата в корнеобитаемой среде соотношение по массе побегов и корней изменяется в пользу корней, и корни голодающих по азоту растений отличаются от контроля большей длиной и меньшим диаметром. Ускорение роста корней при дефиците нитрата обычно связывают исключительно с перераспределением ассимилятов в пользу корней, которое проявляется на 4–5 сутки нитратного голодания (Chapin et al, 1988). Наши опыты на корнях ячменя показали, что замена в среде  $\text{NO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  приводит к ускорению роста корней в длину уже в первые сутки (Ктиторова, Скобелева, 2008), когда согласно литературным данным, растения еще не испытывают ощутимого азотного голодания (Chapin et al, 1988). Механизм ускорения роста корней в длину при дефиците  $\text{NO}_3^-$  до сих пор не анализировался. Можно предположить, что ускорение роста корней, проявляющееся в первые сутки после воздействия, отражает изменение скорости растяжения клеток в зоне роста, поскольку изменение темпов клеточного деления проявляются позднее (Иванов и др. 2003). В настоящей работе экспериментально исследованы параметры, от которых непосредственно зависит скорость растяжения клеток корня в зоне роста: внутрикорневое осмотическое давление и растяжимость клеточных стенок. Обсуждаются изменения pH в клеточных компартментах при дефиците  $\text{NO}_3^-$ , их влияние на свойства клеточной стенки и плазмалеммы, а также на проявление эффекта абсцизовой кислоты, накапливающейся в корнях при дефиците нитрата.

Объектами исследования служили корни проростков ячменя, растущих в 1 N растворе Кнопа (контроль) и перенесенных на 4 сутки выращивания в среду, отличающуюся заменой  $\text{NO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  (опыт). В период 4–7 суток выращивания измеряли индивидуальный прирост длины корней ( $\delta l_k$ ) и побегов ( $\delta l_n$ ), внутрикорневое осмотическое давление ( $\Pi$ ), продольную ( $dl$ ) и поперечную ( $dD/D$ ) растяжимость корня в зоне роста и гидравлическую проводимость ( $L$ ) мембран ризодермы. Методика измерений описана нами ранее (Ктиторова и др., 2006 а). Бары на графиках соответствуют максимальным значениям доверительных интервалов при 95%-ом уровне вероятности по  $t$ -критерию, а нулевой момент времени – перенесению опытных проростков на дефицитную по нитрату среду.

Данные рис.1 показывают, что достоверное превышение длины корней и снижение длины побегов опытных растений относительно контроля обнаруживалось уже за первые сутки экспозиции корней проростков ячменя в среде без нитрата. Это не противоречит литературным данным, но дополняет их, поскольку ускорение темпов роста корней, регистрируемое, как правило, по приросту их биомассы, отмечалось исследователями, начиная с 5 суток азотного голодания (Chapin et al, 1988). В наших опытах достоверное снижение диаметра корней наблюдали лишь через 5 суток нитратного голодания, на 3-и сутки наблюдали лишь тенденцию к снижению диаметра.

На рис.2 представлены значения параметров опытных корней (в процентах относительно контроля) через 1–3 суток после их перенесения на среду без нитрата. Результаты свидетельствуют о том, что ускорение роста корней за период наблюдения не может быть обусловлено динамикой внутрикорневого осмотического давления, которое снижалось в первые сутки после замены в среде  $\text{NO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  и восстанавливалось до уров-

ня контроля на третьи сутки. Наши опыты впервые показали, что раннее ускорение роста корней ячменя при дефиците нитрата связано с увеличением продольной растяжимости корней ( $dl$ ) в зоне роста (рис.2). Одновременно мы зарегистрировали снижение поперечной растяжимости ( $dD/D$ ), которым можно объяснить постепенное уменьшение диаметра корней голодающих по нитрату растений. Известно, что продольная и поперечная растяжимость корней связаны с анизотропными механическими свойствами клеточных стенок. Проанализируем возможные изменения в структуре клеточных стенок при дефиците нитрата и их причины.

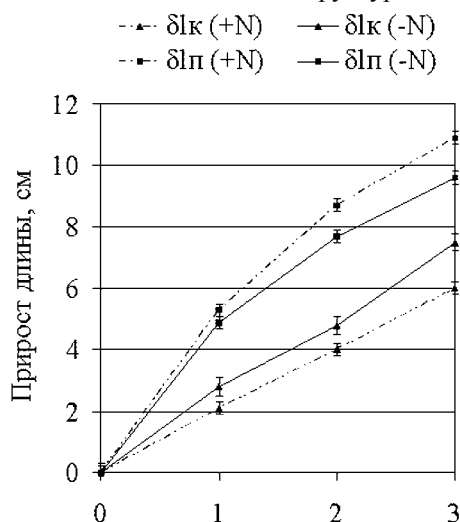


Рис. 1. Прирост длины корней и побегов ячменя при удалении из среды нитрата

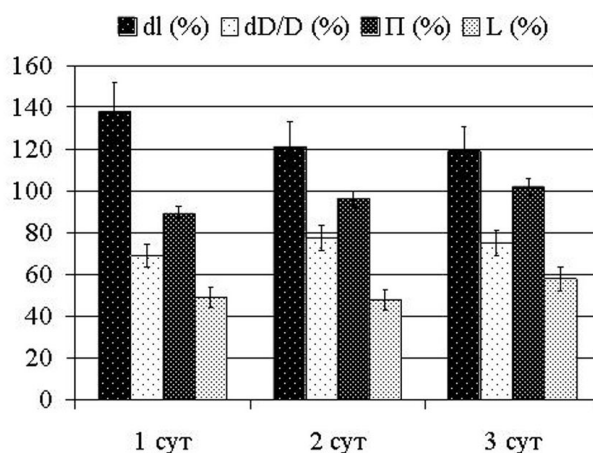


Рис. 2. Продольная ( $dl$ ) и поперечная ( $dD/D$ ) растяжимость, осмотическое давление ( $\Pi$ ) и гидравлическая проводимость ( $L$ ) корней ячменя после удаления из среды нитрата

Рост корней в присутствии  $\text{NO}_3^-$  сопровождался слабым ( $<0,3$  ед. pH за сутки) защелачиванием среды, в которую были погружены пластины с проростками, а в присутствии  $\text{Cl}^-$  – столь же слабым закислением среды. Таким образом, замена в среде  $\text{NO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  приводила к смене направления суммарного потока протонов на плазмалемме от входящего на выходящий. При этом несущественные изменения pH в объеме среды ( $\text{pH}_0$ ) могут сопровождаться (в отсутствие перемешивания) резким изменением pH в неперемешиваемом слое у поверхности корня ( $\text{pH}_s$ ). Последнее, как показано нами ранее (Ктиторова, Скобелева, 2008), является непосредственной причиной двукратного снижения гидравлической проводимости ризодермы ( $L$ ) при дефиците нитрата (рис.2). Мы полагаем, что изменения растяжимости клеточных стенок в этих условиях также связаны с закислением в НС и апопласте корня. Обсудим его причины и последствия.

Известно, что способность корня закислять или защелачивать среду зависит от условий минерального питания и объясняется условием электронейтральности, согласно которому электрический ток через поверхность корня при разомкнутой цепи (в отсутствие токовых электродов) равен нулю. Таким образом, когда потоки основных минеральных анионов и катионов не уравниваются друг друга по заряду, следует ожидать выброса в среду  $\text{H}^+$  или  $\text{HCO}_3^-$ , что и наблюдается в прикорневой зоне в естественных условиях (Най, Тинкер, 1980, с. 191). В частности, при нитратном питании, когда растения поглощают больше анионов, чем катионов, корнеобитаемая среда защелачивается, а при аммонийном – закисляется. В наших опытах замена в среде  $\text{NO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  должна была привести к снижению поглощения анионов, поскольку  $\text{Cl}^-$  не ассимилируется и потребляется растениями в меньшей степени, чем нитрат. Соответственно, снижался входящий  $\text{H}^+$ -поток, связанный с симпортом анионов. Кроме того, при дефиците  $\text{NO}_3^-$  следует ожидать усиления активности  $\text{H}^+$ -помпы вследствие относительного закисления цитозоля, связанного с прекращением ассимиляции нитрата и изменением работы биохимического pH-стата цитозоля (Ulrich, Novacky, 1990). Таким образом, снижение входящего и увеличение выходящего  $\text{H}^+$ - потоков при замене в среде  $\text{NO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  приводило к наружному закислению, которое в неперемешиваемом слое у поверхности корня, по нашим оценкам, достигало  $\text{pH}_s = 4,5$  (Ктиторова, Скобелева, 2008). Согласно гипотезе кислого роста, этого достаточно для увеличения продольной растяжимости клеточных стенок, которое может быть опосредовано белками-экспансинами и связано с разрушением водородных связей между целлюлозой и связующими гликанами. Причиной уменьшения поперечной растяжимости клеточных стенок могло быть протонирование части карбоксильных групп уроновых кислот матрикса, которому должно сопутствовать ослабление сил электростатического отталкивания, частичная дегидратация, усиление межмолекулярных взаимодействий и уплотнение матрикса.



Возникает вопрос о том, как влияет на рост корней накопление в них АБК, показанное в условиях дефицита нитрата (Schraut et al. 2005)? В опытах на корнях ячменя мы убедились, что экзогенная АБК (1 мкМ) вызывает торможение роста корней и субапикальное утолщение их кончиков (Ктиторова и др., 2006 б). Литературные данные о влиянии АБК на рост корней и побегов противоречивы. С одной стороны, известно, что введение в среду АБК приводит к ингибированию деления и растяжения клеток (цит. по Hansen, Grossman, 2000), снижению активности  $H^+$ -помпы (Brault et al., 2004), росту гидравлической проводимости мембран (Hose et al. 2000; Ктиторова и др., 2006 а). С другой стороны, показано, что в условиях водного дефицита повышенный уровень эндогенной АБК необходим для ограничения продукции этилена и поддержания роста корней (Sharp, LeNoble, 2002). При этом в зоне роста корней  $H^+$ -помпа активируется (Ober, Sharp, 2003). По-видимому, механизмы действия АБК на ростовые процессы разнообразны и зависят, в частности, от распределения АБК между клеточными компартментами. Известно, что АБК концентрируется в компартментах с высоким рН, где доминирует заряженная форма АБК<sup>-</sup>, слабо проникающая через мембраны. Показано, что защелачивание ксилемного сока в условиях водного дефицита является сигналом к закрытию устьиц и торможению роста листьев (Bacon et al. 1998). Авторы объясняют это явление защелачиванием апопласта, накоплением в нем АБК<sup>-</sup> и связыванием АБК<sup>-</sup> с рецептором на наружной стороне плазмалеммы. Если это так, то закисление апопласта в условиях дефицита нитрата должно приводить к обратному эффекту и препятствовать торможению роста корней. Заметим, что в условиях дефицита нитрата накопление эндогенной АБК не приводит к росту гидравлической проводимости корня. Действительно, при замене в среде  $NO_3^-$  на  $Cl^-$   $L$  снижается в 2 раза (рис.2), тогда как при действии экзогенной АБК (0,5 мкМ) на корни ячменя через 2 ч мы наблюдали двукратное увеличение  $L$  (Ктиторова и др., 2006 а). Можно предположить, что при дефиците нитрата увеличение уровня эндогенной АБК не сопровождается накоплением АБК в апопласте вследствие его закисления. Поскольку причиной закисления является работа  $H^+$ -помпы, мы предприняли попытку ингибировать помпу с помощью диэтилстильбестрола (ДЭС). Введение в среду 50 мкМ ДЭС уже через час вызывало характерный для действия АБК двукратный рост гидравлической проводимости голодающих по нитрату растений. Это явление можно объяснить относительным защелачиванием апопласта вследствие остановки помпы, выходом АБК из цитозоля и взаимодействием АБК с рецептором на наружной стороне плазмалеммы.

Таким образом, мы приходим к заключению о том, что быстрое ускорение роста корней ячменя, проявляющееся в 1–3 сутки нитратного голодания связано с изменением механических свойств клеточных стенок. Это не исключает возможности того, что в более поздние сроки еще одной причиной ускорения роста корней окажется увеличение осмотического давления. Изменения рН в цитозоле и апопласте голодающих по нитрату растений являются важным фактором в регуляции физиологического состояния зоны роста корней, обуславливая увеличение продольной растяжимости клеточных стенок, активацию  $H^+$ -помпы, ускорение роста и предотвращение ингибирующего роста действия АБК, накапливающейся в корнях при дефиците нитрата.

#### Литература

- Иванов В.Б., Быстрова Е.И., Серегин И.В. Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия // Физиология растений. 2003. Т. 50. С. 445–454.
- Ктиторова И.Н., Скобелева О.В., Канаиш Е.В., Билова Т.Е., Шарова Е.И. Причины торможения роста корней ячменя при УФ-Б облучении побегов // Физиология растений. 2006 (а). Т. 53. N 1. С.94–105.
- Ктиторова И. Н., Демченко Н. П., Калимова И. Б., Демченко К. Н., Скобелева О. В. Клеточные основы УФ-Б индуцированного субапикального утолщения корней ячменя // Физиология растений. 2006 (б). Т.53. N 6. С.928–941.
- Ктиторова И.Н., Скобелева О.В. Снижение гидравлической проводимости мембран клеток ризодермы при дефиците нитрата связано с закислением у поверхности корня // Физиология растений. 2008. Т.55. N 4. (в печати).
- Най П.Х., Тинкер П.Б. Движение растворов в системе почва-растение. 1980. Москва: Колос. 364 с.
- Bacon M.A., Wilkinson S., Davies W. pH-regulated leaf cell expansion in droughted plants is abscisic acid dependent // Plant Physiology. 1998. Vol.118. N 4. P.1507–1515.
- Brault M., Amiar Z., Pennarun A-M., Monestiez m., Zhang Z.,Cornel D., Dellis O.,Knight H., Bouteau F., Rona J-P. Plasma membrane depolarisation induced by abscisic acid in arabidopsis suspension cells involves reduction of proton pumping in addition to anion channel activation, which are both  $Ca^{2+}$  dependent // Plant Physiology. 2004. Vol.135. N 1. P.231–243.
- Chapin F.S., Walter C.H.S., Clarkson D.T. Growth response of barley and tomato to nitrogen stress and its control by abscisic acid, water relations and photosynthesis // Planta.1988. Vol.173. N 3. P.352–366.
- Hansen H., Grossmann K. Auxin-induced ethylene triggers abscisic acid biosynthesis and growth inhibition // Plant Physiology. 2000. Vol.124. N 3. P.1437–1448.
- Hose E., Steudle E., Hartung W. Abscisic acid and hydraulic conductivity of maize roots: a study using cell- and root-pressure probes // Planta. 2000. Vol.211. N 6. P.874–882.
- Ober E., Sharp R.E. Electrophysiological responses of maize roots to low water potentials: relationship to growth and ABA accumulation // J.Experim.Botany. 2003. Vol.54. N 383. p. 813–824.
- Schraut D., Heilmeier H., Hartung W. Radial transport of water and abscisic acid (ABA) in roots of *Zea mays* under conditions of nutrient deficiency // J. Experim. Botany. 2005. Vol.56. N 413. P. 879–886.
- Ulrich C.I., Novacky A.J. Extra- and intracellular pH and membrane potential changes induced by  $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $H_2PO_4^-$ , and  $NO_3^-$  uptake and fusicoccin in root hairs of *Limnobium stoloniferum* // Plant Physiol. 1990. Vol.94. N 4. P.1561–1567.

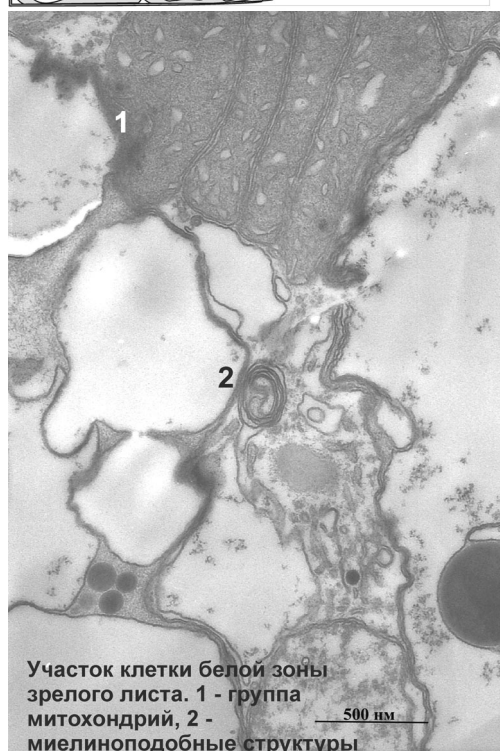
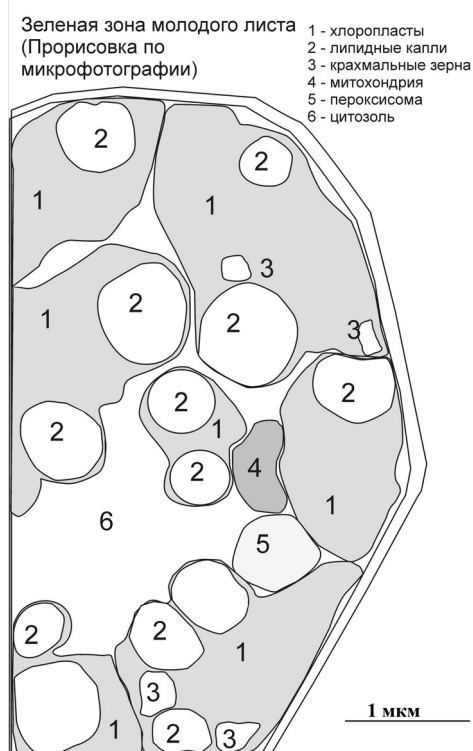
# СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПЛАСТИД БЕЛОЙ И ЗЕЛЕННОЙ ЗОН ПЕСТРОЛИСТНОЙ ХИМЕРЫ *FICUS BENJAMINA* CV. 'STARLIGHT'

Лабунская Е.А., Леонтьева М.Р., Чуб В.В.

Москва, МГУ им. М.В.Ломоносова, Биологический факультет, каф. физиологии растений

Пестролистные химеры традиционно являются удачным объектом для исследований процессов роста и развития растений. Однако часто информация о причинах пестролистности и об особенностях белой и зеленой зоны листа отсутствует, тогда как она может оказаться решающей в исследованиях регуляции ростовых процессов в листе. В данной работе мы исследовали ультраструктуру белой и зеленой зон листа пестролистной химеры *Ficus benjamina* cv. Starlight. В предыдущих исследованиях мы показали наличие необходимого набора пигментов как в белой, так и в зеленой зонах листа, однако содержание хлорофилла в белой зоне падало с увеличением возраста листа (Лабунская, Жигалова, Чуб, 2007). Кроме того, была показана активность фотосинтетического аппарата как в белой, так и в зеленой зонах листа. Мы также исследовали влияние имеющейся зеленой поверхности в листьях изолированного побега на долю белой зоны в новом листе. По мере накопления зеленой площади в имеющихся листьях доля белой зоны в новых листьях увеличивается (Лабунская, Жигалова, Чуб, 2007). Это потребовало исследования донорно-акцепторных взаимоотношений между белой и зеленой зоной в пределах листа и, в первую очередь, характеристики ультраструктуры клеток.

Для исследования ультраструктуры хлоропластов белой и зеленой зон молодого листа брали развернувшиеся молодые листья с четко различимыми белой и зеленой зонами. Белая зона молодого листа характеризуется небольшими (5–7% от общей площади клетки на срезе), очень редкими хлоропластами преимущественно агранальной структуры. В отдельных хлоропластах тилакоидные мембраны довольно сильно отстоят друг от друга. Следует отметить наличие довольно крупных крахмальных зерен (23–25 % от площади хлоропласта), в отдельных хлоропластах встречаются довольно крупные электронноплотные липидные капли (20–30% от площади). Это характеризует синтетическую активность хлоропластов белой зоны молодого листа, и, с другой стороны, может указывать на их запасующую функцию более чем на фотосинтетическую. В митохондриях также изредка встречаются электронноплотные липидные капли. Клетки мезофилла как белой, так и зеленой зоны молодого листа имеют обычный набор органелл, целостность мембран не нарушена. Хлоропласты зеленой зоны занимают значительную часть площади клетки на срезе (около 50%), все они обладают крупными светлыми липидными каплями, занимающими значительную часть хлоропласта (20 и более %). Это указывает на участие хлоропластов зеленой зоны в синтетических процессах, возможно, связанных со вторичным метаболизмом и, соответственно, с синтезом изопреноидов. Тилакоидные мембраны плотно компактизированы, расстояние между мембранами мало. Следует отметить гранальную структуру хлоропластов. Изредка встречаются крахмальные зерна, их доля от общей площади хлоропласта на срезе мала (1–2%). В белой зоне зрелого листа наблюдается частичная деградация содержимого клеток: появляются огромные вакуоли с остатками клеточных структур, в результате деградации пластид возникают «миелиноподобные» структуры (Douce, Joyard, 1980). Митохондрии при этом образуют стопки по 4–5 штук, тесно прижатые друг к другу. Можно предположить, что белая зона зрелого листа испытывает углеводное голодание, что ведет к полной или частичной деградации клеток. Похожая картина описана



при анализе автофагии клеток *Acer pseudoplatanus* L. в условиях углеводного голодания (Aubert *et al.*, 1996). Мы не можем пока утверждать, что данный процесс является автофагией, этот вопрос требует дальнейшего изучения, но сходство ультраструктурных изменений есть. Зеленая зона зрелого листа обладает хлоропластами меньшего размера, чем в молодом листе, а также они не имеют липидных капель. Сравнивая молодой и зрелый лист, можно отметить следующее: 1) в молодом листе белая зона имеет клетки мезофилла с обычным набором органелл и редко встречающиеся хлоропласты, некоторые из них больше похожи на амилопласты; ультраструктура хлоропластов зеленой зоны предполагает активную работу фотосинтетического аппарата, что подтверждается нашими данными по активности ФСА в зеленой зоне; 2) в зрелом листе клетки мезофилла белой зоны претерпевают полную или частичную деградацию, вероятно, из-за углеводного голодания, а хлоропласты зеленой зоны становятся меньше, приближаясь к обычному соотношению площадей хлоропласта и клетки на поперечном срезе. *F. benjamina* L., относящийся к сем. Moraceae (подкласс Dilleniidae), скорее всего, является симпластным по типу загрузки флоэмы растением (Гамалей, 2004). Исходя из этого, можно предположить, что белая зона испытывает недостаток сахаров из-за малой плотности, слабой функциональной активности плазмодесм или их отсутствия между клетками белой и зеленой зон. Также вероятно, что донорно-акцепторные взаимоотношения в листе по мере увеличения возраста меняются на противоположные: зеленая зона, снабжавшая белую в молодом листе, перестает это делать в зрелом, либо по мере взросления листа импортный поток фотоассимилятов в лист сменяется экспортным, и происходит деградация клеточных структур в паренхиме белой зоны.

#### Литература

- Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. Происхождение, структура, функции, развитие, анализ разнообразия типов по таксономическим и эколого-географическим группам растений, эволюция и экологическая специализация транспортной системы. СПб., 2004. 424с.
- Лабунская Е.А., Жигалова Т.В., Чуб В.В. Анатомическое строение листа пестролистного *Ficus benjamina* сорта 'Starlight' и взаимное влияние фотосинтезирующего и акцепторного компонентов химеры // Онтогенез. 2007. Т.38. №6. С. 471–480.
- Aubert S., Gout E., Bligny R., Marty-Mazars D., Barrieu F., Alabouvette J., Marty F., Douce R. Ultrastructural and biochemical characterization of autophagy in higher plant cells subjected to carbon deprivation: control by the supply of mitochondria with respiratory substrates // Journ.Cell.Biol. 1996. Vol. 133. P. 1251–1263.
- ФДouce R., Joyard J. Biochemistry and function of the plastid envelope // Annu.Rev.Cell.Biol. 1980. Vol. 6. P. 173–216

### ПРОДУКТИВНОСТЬ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РИСА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Ладатко Н.А.\*, Иванова Л.А.\*\*\*, Скаженник М.А.\*

\*Краснодар, ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт риса

\*\*Екатеринбург, Ботанический сад Уральского отделения РАН

Рис (*Oryza sativa* L.) занимает особое положение среди культивируемых растений благодаря своим уникальным физиологическим свойствам. Для риса характерна высокая продуктивность и скорость роста и при этом высокая устойчивость к самым разнообразным условиям – от влажных тропиков до жарких пустынь и холодных горных территорий (Tsunoda, 1984; Мае, 1997). Являясь  $C_3$ -растением, рис обладает чрезвычайно развитой внутренней ассимилирующей поверхностью листа, обусловленной большой плотностью клеток и хлоропластов в единице площади листа (Бурундукова и др., 1993), что хорошо соотносится с представленными в литературе данными о высокой скорости фотосинтеза и эффективности использования азота у риса (Tsunoda, 1984; Makino *et al.*, 1988).

Известно, что увеличение азотного питания повышает рост и урожайность риса (Cook, Evans, 1983; Laza *et al.*, 1993; Duan *et al.*, 2007). Показано, что поступление азота в листья повышает концентрацию фотосинтезирующих пигментов и РБФ-карбоксилазы (Laza *et al.*, 1993; Мае, 1997), что усиливает фотосинтез единицы площади листа (Takano, Tsunoda, 1971; Cook, Evans, 1983). В то же время, корреляция между интенсивностью фотосинтеза листьев растений в ценозе и величиной урожая часто отсутствует (Быков, Зеленский, 1982). Условия минерального питания влияют на такие составляющие продуктивности и урожая как общая площадь листьев (Мае, 1997), отношение площади листьев к массе растения (Cook, Evans, 1983), а также на структуру листа, определяющую диффузионную компоненту газообмена. В работах В.А. Кумакова (1982) показано, что связь между интенсивностью фотосинтеза и продуктивностью может зависеть от агроэкологических условий выращивания и свойств сорта.

Целью данной работы было изучить влияние различной обеспеченности растений элементами минерального питания (N, P, K) на продуктивность и структурно-функциональную организацию фотосинтетического аппарата сортов риса с разными функциональными свойствами.

Материал и методика. Эксперименты проводили в вегетационном опыте в бетонных коробах, площадью 3 м<sup>2</sup>, на 4 фонах минерального питания (N<sub>0</sub>P<sub>0</sub>K<sub>0</sub>; N<sub>12</sub>P<sub>6</sub>K<sub>6</sub>; N<sub>24</sub>P<sub>12</sub>K<sub>12</sub> и N<sub>36</sub>P<sub>18</sub>K<sub>18</sub> г д.в./м<sup>2</sup>). В качестве объектов исследования использовали два сорта риса разновидности *Oryza sativa* L. spp. *italica*: Лиман и Рапан, различающиеся по продуктивности и отзывчивости на уровень минерального питания. В фазу цветения отбирали растения для определения площади листьев, удельной поверхностной плотности листа (УППЛ, или сухая масса единицы площади листа), надземной биомассы. В фазе полной спелости анализировали биологический и хозяйственный урожай. Для анализа мезоструктуры (Мокроносов, 1981) в фазу цветения из средней части предфлаговых листьев 10 растений сбоку от центральной жилки вырезали диски диаметром 6 мм с последующей фиксацией в 3,5% глутаровом альдегиде в фосфатном буфере (pH 7,4). Толщину листа определяли на поперечных срезах. Число и размеры клеток определяли на мацерированном материале с помощью аппаратно-программного комплекса SIMAGIS MesoPlant ("СИАМС", Россия).

Результаты. Растения сорта Рапан на изученных фонах минерального питания формировали более крупные листья, большую общую листовую поверхность и надземную биомассу (табл. 1). В противоположность однонаправленному увеличению общей биомассы и площади листьев при увеличении уровня минерального питания, урожайность зерна у обоих сортов риса была максимальной на среднем фоне – N<sub>24</sub>P<sub>12</sub>K<sub>12</sub>. При этом внесение возрастающих доз минеральных удобрений увеличивало массу зерна в большей степени у сорта Рапан, отличающегося повышенной потенциальной продуктивностью (табл. 1). Одной из причин высокой урожайности Рапана является то, что растения этого сорта формируя меньше побегов, но более продуктивных, эффективнее расходуют продукты фотосинтеза. В то время как сорту Лиман меньшую продуктивность метелки приходится компенсировать формированием большего числа побегов, что в конечном итоге приводит к снижению K<sub>хоз</sub>.

Таблица 1

Показатели продуктивности сортов риса в зависимости от обеспеченности элементами минерального питания. КПК – коэффициент продуктивного кущения (среднее число продуктивных побегов на растение). K<sub>хоз</sub> – коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза (доля хозяйственного урожая в общем биологическом урожае сухой массы). НСР<sub>05</sub> – наименьшая существенная разность при 5 % уровне значимости. \* Измерения произведены в фазу цветения

| Сорт                   | Вариант                                         | КПК  | Площадь листьев побега, см <sup>2</sup> * | Надземная биомасса, г/м <sup>2</sup> * | Масса зерна с побега, г | Урожайность, г/м <sup>2</sup> | K <sub>хоз</sub> . |
|------------------------|-------------------------------------------------|------|-------------------------------------------|----------------------------------------|-------------------------|-------------------------------|--------------------|
| Лиман                  | N <sub>0</sub> P <sub>0</sub> K <sub>0</sub>    | 1,0  | –                                         | 543                                    | 1,82                    | 545                           | 55,4               |
|                        | N <sub>12</sub> P <sub>6</sub> K <sub>6</sub>   | 1,6  | 64,6                                      | 844                                    | 1,65                    | 793                           | 49,9               |
|                        | N <sub>24</sub> P <sub>12</sub> K <sub>12</sub> | 2,4  | 85,4                                      | 1238                                   | 1,39                    | 1002                          | 43,0               |
|                        | N <sub>36</sub> P <sub>18</sub> K <sub>18</sub> | 2,6  | 94,5                                      | 1280                                   | 1,06                    | 823                           | 36,9               |
| Рапан                  | N <sub>0</sub> P <sub>0</sub> K <sub>0</sub>    | 1,0  | –                                         | 882                                    | 1,82                    | 545                           | 53,4               |
|                        | N <sub>12</sub> P <sub>6</sub> K <sub>6</sub>   | 1,4  | 85,5                                      | 1023                                   | 2,09                    | 878                           | 49,0               |
|                        | N <sub>24</sub> P <sub>12</sub> K <sub>12</sub> | 2,0  | 106,7                                     | 1398                                   | 1,90                    | 1139                          | 47,6               |
|                        | N <sub>36</sub> P <sub>18</sub> K <sub>18</sub> | 2,2  | 109,1                                     | 1595                                   | 1,68                    | 1112                          | 42,4               |
| НСР <sub>05</sub> вар. |                                                 | 0,16 |                                           | 22,20                                  | 0,11                    | 70,0                          |                    |

В отличие от показателей биомассы и урожайности, изменявшихся у обоих сортов идентично, изменения мезоструктуры фотосинтетического аппарата при смене уровня минерального питания были разными (табл. 2). Толщина листа с повышением уровня питания у сорта Рапан увеличивалась, а у Лимана, напротив, была максимальной на неудобренном фоне и при увеличении нормы удобрений практически не изменялась. Структурная организация фотосинтетических тканей у сорта Лиман оставалась постоянной при разной обеспеченности растений питательными веществами. Число клеток, их размеры и общая площадь поверхности также не изменялись.

Таблица 2

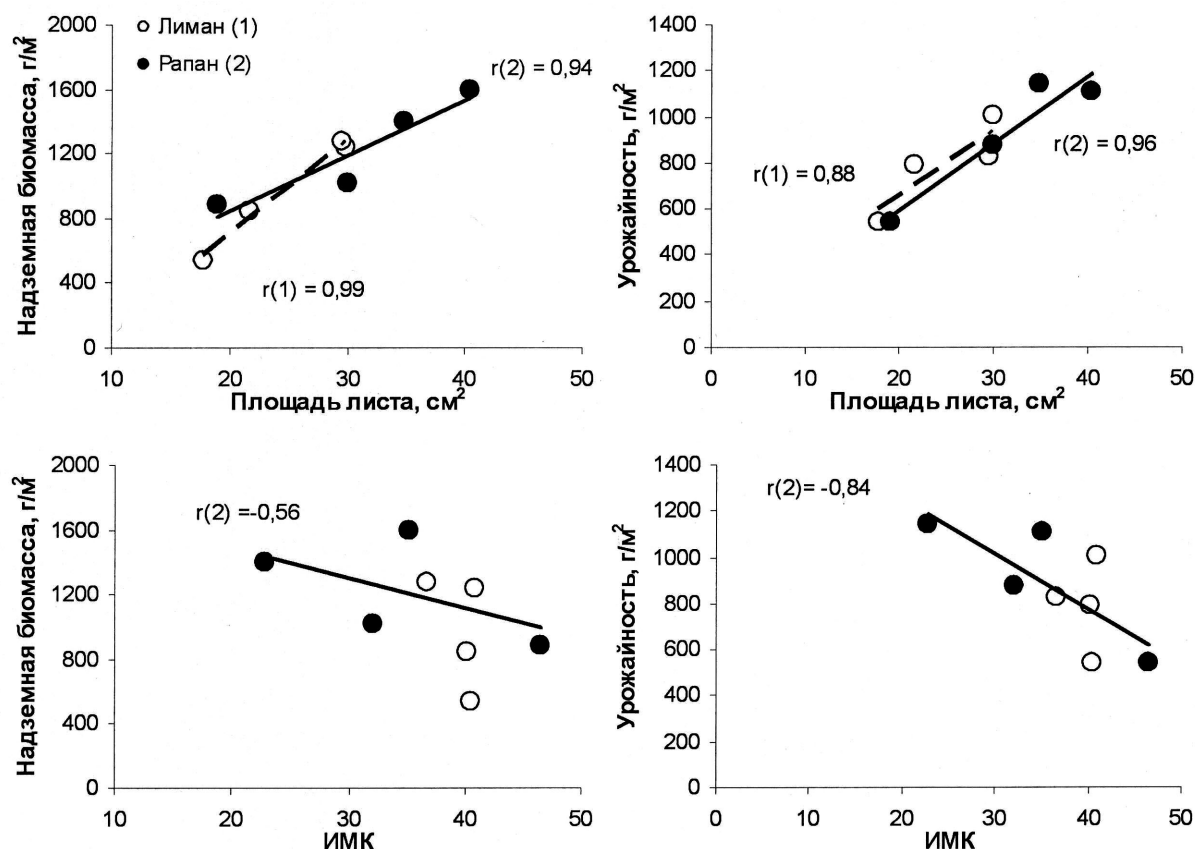
Мезоструктура фотосинтетического аппарата сортов риса в зависимости от условий минерального питания. УППЛ – удельная поверхностная плотность листа (сухая масса единицы площади листа), ИМК – индекс мембран клеток (суммарная поверхность клеток мезофилла в расчете на единицу площади листа)

| Сорт  | Вариант                                         | Площадь листа, см <sup>2</sup> | Толщина листа, мкм | УППЛ, мг/дм <sup>2</sup> | Объем клетки, тыс. мкм <sup>3</sup> | Число клеток, млн./см <sup>2</sup> | ИМК  |
|-------|-------------------------------------------------|--------------------------------|--------------------|--------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|------|
| Лиман | N <sub>0</sub> P <sub>0</sub> K <sub>0</sub>    | 17,8                           | 98                 | 597                      | 1,2                                 | 4,6                                | 40,5 |
|       | N <sub>12</sub> P <sub>6</sub> K <sub>6</sub>   | 21,8                           | 84                 | 730                      | 1,3                                 | 4,6                                | 40,2 |
|       | N <sub>24</sub> P <sub>12</sub> K <sub>12</sub> | 29,9                           | 84                 | 616                      | 1,3                                 | 4,5                                | 40,9 |
|       | N <sub>36</sub> P <sub>18</sub> K <sub>18</sub> | 29,5                           | 85                 | 577                      | 1,1                                 | 4,6                                | 36,7 |
| Рапан | N <sub>0</sub> P <sub>0</sub> K <sub>0</sub>    | 19,1                           | 88                 | 679                      | 1,1                                 | 5,8                                | 46,6 |
|       | N <sub>12</sub> P <sub>6</sub> K <sub>6</sub>   | 30,1                           | 91                 | 678                      | 1,0                                 | 4,2                                | 32,2 |
|       | N <sub>24</sub> P <sub>12</sub> K <sub>12</sub> | 34,9                           | 91                 | 603                      | 0,6                                 | 4,0                                | 22,9 |
|       | N <sub>36</sub> P <sub>18</sub> K <sub>18</sub> | 40,5                           | 95                 | 596                      | 0,7                                 | 5,6                                | 35,2 |

У сорта Рапан значения признаков, характеризующие внутреннюю структуру листа, значительно варьировали по фонов питания. Анализ показал, что растения всех 4 вариантов достоверно различались между собой. При этом максимальные отличия выявлены по основным параметрам, определяющим структурную организацию фотосинтетических тканей листа, – числу и размерам клеток мезофилла. В оптимальных условиях минерального питания ( $N_{24}P_{12}K_{12}$ ), где прирост сухой биомассы и урожайность были максимальными, у растений сорта Рапан число и размеры клеток значительно уменьшались, что приводило к резкому сокращению внутрилистовой ассимиляционной поверхности (ИМК).

Поскольку величина общей поверхности мезофилла ограничивает поступление  $CO_2$  в клетки, то у сорта Рапан оптимизация питания вызывает снижение потенциальной интенсивности фотосинтеза. Таким образом, основным механизмом повышения продуктивности у растений сорта Рапан являлось значительное увеличение листовой поверхности за счет функциональной разгрузки единицы площади листа (рис.).

У сорта Лиман показатели мезоструктуры (размеры и число клеток, ИМК) были стабильны, и прирост биомассы и урожайности при улучшении условий минерального питания происходил за счет увеличения общей площади листовой поверхности без изменения фотосинтетической способности единицы площади листа (рис.). У Рапана снижение функциональной активности единицы площади листа привело к тому, что на оптимальном ( $N_{24}P_{12}K_{12}$ ) фоне при большей на 25% площади листьев, биомасса и урожайность по отношению к сорту Лиман возросли лишь на 13% (табл.1, рис.).



Связь между показателями продуктивности и параметрами мезоструктуры листьев у изученных сортов

Таким образом, два сорта риса Рапан и Лиман имели разную реакцию фотосинтетического аппарата на изменение уровня минерального питания и различный характер зависимости между фотосинтетической способностью единицы площади листа и продуктивностью. Результаты исследований позволяют сделать вывод о различии механизмов адаптации фотосинтетического аппарата к условиям среды у сортов с разными функциональными свойствами, а также могут быть использованы в селекционной работе для определения экологических и продукционных возможностей сортов риса.

Литература

- Бурундукова О.Л., Пьянков В.И., Журавлев Ю.Н., Холупенко И.П., Горбач В.М. Структура ассимиляционного аппарата сортов риса экстенсивного и интенсивного типов в условиях Приморья // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1993. Т.149. С. 26–32.
- Быков О.Д., Зеленский М.И. О возможности селекционного улучшения фотосинтетических признаков сельскохозяйственных растений // Физиология фотосинтеза. М., 1982. С.294–309.
- Кумаков В.А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции. В кн. Физиология фотосинтеза. М., 1982. С. 283–293.
- Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 196 с.
- Cook M.G., Evans L.T. Nutrient responses of seedlings of wild and cultivated *Oryza* species // Field crops research. 1983. Vol. 6. P. 205–218.
- Duan Y.H., Zhang Y.L., Ye L.T., Fan X.R., Xu G.H., Shen Q.R. Responses of rice cultivars with different nitrogen use efficiency to partial nitrate nutrition // Annals of Botany. 2007. Vol. 99 (6). P. 1153–1160.
- Laza R., Bergman B., Vergara B. S. Cultivar differences in growth and chloroplast ultrastructure in rice as affected by nitrogen // Journal of Experimental Botany. 1993. Vol. 44. N. 11. P. 1643–1648
- Mae T. Physiological nitrogen efficiency in rice: nitrogen utilization, photosynthesis and yield potential // Plant and Soil. 1997. Vol. 196. P. 201–210.
- Makino A., Mae T., Ohira K. Differences between wheat and rice in the enzymic properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the relationship to photosynthetic gas exchange // Planta. 1988. Vol.174. P.30–38.
- Takano Y., Tsunoda S. Curvilinear regression of leaf photosynthetic rate on leaf nitrogen content among strains of *Oryza* species // Japan. J. Breed. 1971. Vol. 21. P. 69–76.
- Tsunoda S. Adjustment of photosynthetic structures in three steps of rice evolution // Biology of Ric. Tokyo. 1984. P. 89–116.

## КСЕРОМОРФНАЯ СТРУКТУРА ЛИСТЬЕВ КАК МАРКЕРНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЯ

Мелешенко С. Н., Канаш Е.В., Радченко С. С.

Санкт-Петербург, Агрофизический НИИ Россельхозакадемии

Способность всех растительных клеток (в том числе и корневых) активно поглощать растворённые вещества вопреки градиенту их концентрации уменьшается при снижении водного потенциала (ВП) наружной среды. Поэтому при понижении ВП корнеобитаемой среды в коре корня должна снижаться не только интенсивность активного транспорта, но и интенсивность разгрузки ассимилятов из центрального цилиндра в кору. Иными словами, нижний двигатель водного тока в растении при понижении ВП почвы может перестать работать, и тогда «рабочим» остаётся только верхний двигатель, который «в одиночку» не может обеспечить нормальное водоснабжение растения. Падение водосодержания растительной ткани может наступить и без понижения ВП почвы, например, при «атмосферной засухе» – увеличении дефицита парциального давления водяных паров в воздухе  $d = p_0 - p_a$ , где  $p_0$  – парциальное давление равновесного пара над испаряющим листом,  $p_a$  – парциальное давление пара в пограничном (прилистном) слое воздуха.

Атмосферная засуха связана с увеличением движущей силы «верхнего двигателя», т.е. – с увеличением скорости восходящих ксилемных потоков в растении. Под укоренившимся термином «засуха» следует понимать снижение ВП надземной части транспирирующего растения в результате либо уменьшения капиллярной составляющей ВП почвы, либо – в результате увеличения, градиента парциального давления водяных паров, направленного от атмосферы к устьичным полостям листьев; либо того и другого одновременно.

Упрощённое уравнение связи ВП надземной части растения  $\Psi_{HЧ}$  с ВП корня  $\Psi_K$  было выведено нами в недавней работе [1]:

$$\Psi_{HЧ} = \Psi_K - \frac{R_K N n r_K}{a} \frac{\rho_{нар}}{\rho_B} (p_0 - p_y) \quad (1), \text{ где } \Psi_{HЧ} - \text{ВП надземной части растения, } \Psi_K - \text{ВП корневой системы,}$$

$R_K$  – интегральное гидравлическое сопротивление корня,  $\rho_{нар,В}$  – плотности водяных паров и воды,  $p_{0,y}$  – парциальные давления водяных паров насыщенных и в устьичной полости, соответственно,  $N, n$  – число испаряющих устьиц в растении и среднее число испаряющих капилляров выстилающих одну устьичную полость,  $a$  – размерный коэффициент пропорциональности,  $r_K$  – средний эффективный радиус одного испаряющего капилляра.

Уравнение (1) показывает, что  $\Psi_{HЧ}$  является линейной возрастающей функцией  $p_y$ . Помимо (1) нами в работе [1] также выведена важная нелинейная зависимость  $p_y = \frac{n r_K p_0 + S_y p_a}{S_y + n r_K} \quad (2)$ , где  $S_y$  – средняя апертура устьичной щели.

Для понимания функционального механизма «засухоустойчивости» растения мы построили на рис. 1 согласно уравнению (2) две нелинейные убывающие функции  $p_y = f(S_y)$  при  $r_k = r_{k1}$  и при  $r_k = r_{k2}$ , где  $r_{k1} > r_{k2}$ . Если целлюлозные фибриллы апопласта растения 2 имеют более «плотную» структуру, нежели 1, то и жёсткость клеточных стенок в растении 2 должна быть выше, чем в растении 1. Тогда не только диапазон изменений  $S_y$ , но и сами величины  $S_y$  в листьях растения 2 должны быть ниже, чем в растении 1.

Здесь уместно вспомнить, что физиологами растений ещё в 19-м веке были отмечены факты, свидетельствующие о том, что у листьев растений, растущих при пониженном ВП почвы, стимулируется развитие ксероморфной структуры, характеризующейся относительно малым размером клеток и устьиц (при их большей густоте на единице поверхности листа), а также – большей жёсткостью клеточных стенок. В российской литературе данная закономерность получила специальное название «закон Заленского» [2]. Как видно из рис.1, у ксероморфного растения 2 с более крутой зависимостью  $p_y = f(S_y)$  при уменьшении маленьких апертур устьиц ( $S_2 \rightarrow S_2^*$ ) происходит значительное увеличение  $\Delta p_{y2}$  и, следовательно, согласно уравнению (1)  $\Psi_{H,q}$  уменьшается по сравнению с  $\Psi_k$  незначительно. У мезоморфного же растения 1 при значительном уменьшении больших апертур устьиц ( $S_1 \rightarrow S_1^*$ ) происходит весьма незначительное увеличение  $\Delta p_{y1}$  и, следовательно, при значительном падении  $\Psi_k$  величина  $\Psi_{H,q}$  снижается так же значительно, как и  $\Psi_k$ . В нашем случае, растение 1 явно оказывается незасухоустойчивым, в то время как растение 2 по сравнению с растением 1 должно быть засухоустойчивым

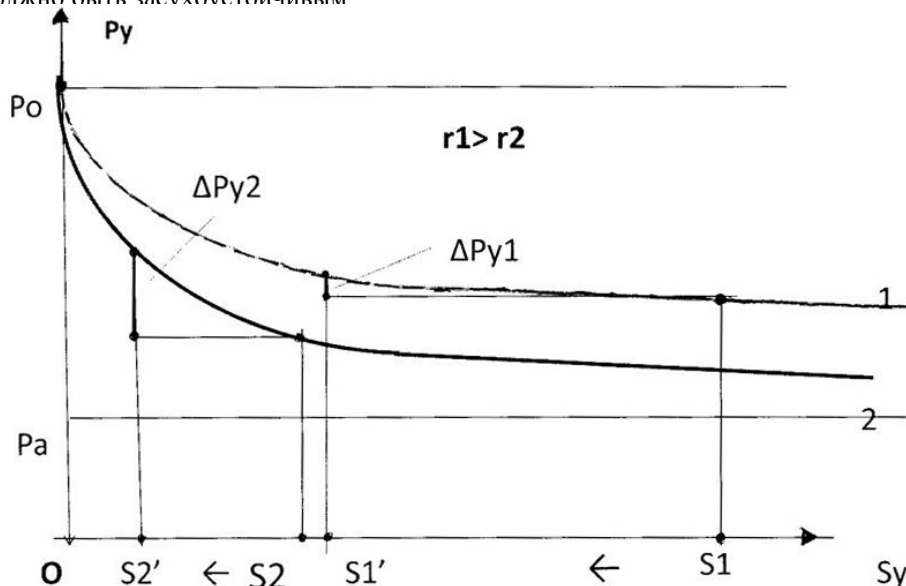


Рис. 1. Зависимость давления пара в устьичных полостях листьев от апертуры в мезоморфном (1) и ксероморфном (2) листьях

Не углубляясь в теорию оболочек можно показать, что даже *не будучи утолщёнными*, стенки малых клеток приобретают повышенную жёсткость. Рассмотрим фрагменты клеточных стенок как элементы упругих оболочек, окружающих замкнутые сферические объёмы жидкого (вакуолярного) раствора (рис.2), а именно: объём малого радиуса и большого. При воздействии на стенку изнутри осмотического давления в упругой стенке возникают тангенциальные напряжения  $P_{нат}$ , равнодействующая которых  $T$  является тургорным давлением клеточной оболочки. Как видно из рисунка 2, при малых радиусах сферического объёма векторы  $P_{нат}$  направлены друг относительно друга под менее тупыми углами, чем при больших радиусах. Поэтому для создания одинакового тургорного давления  $T$  при малом радиусе клетки осмотическим силам требуется создать меньшее натяжение стенок  $P_{нат}$  и меньшую их деформацию, чем в клетке большого радиуса. Та же из двух конструкций, в которой данная приложенная сила (осмос) создаёт меньшую деформацию (оболочки), является более жёсткой. Иными словами, сферический апопласт, окружающий симпласт клетки малого радиуса, согласно физическим законам является жёсткой «сеткой» с мало растянутыми «ячейками». Этот апопласт при заполнении

раствором испаряющих капилляров малых радиусов, ко всему прочему приобретает большую «сосущую силу», нежели апопласт, окружающий клетки большого радиуса.

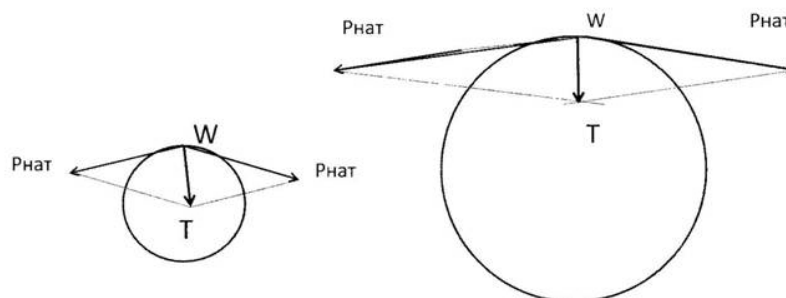


Рис. 2. Схемы растягивающих напряжений в сферических оболочках большого и малого радиусов

Вышеизложенный механизм засухоустойчивости дал нам возможность предположить, что листья засухоустойчивых растений должны отличаться не только механическими, но и оптическими свойствами. Поэтому нами были проведены сравнительные исследования чувствительности к повреждающему действию УФ-В радиации двух сортов ячменя, различающихся по жёсткости листьев: «Фукумуги» (жёсткие листья) и «Белгородский» (эластичные листья). Различия по жёсткости были нами диагностированы по методологии фитомониторинга путём непрерывной круглосуточной регистрации изменений толщин флаговых листьев трёхнедельных растений. Особое внимание уделялось кинетике переходных процессов утром и вечером: «ночь – день» и «день – ночь». Растения выращивались в одном сосуде при одинаковой освещённости листьев натриевыми лампами и при одинаковой оптимальной увлажнённости почвенного субстрата и имели одинаковую толщину листовых пластинок (порядка 200мк). Так что «перепады» переходных процессов должны были определяться только степенью ксероморфности листьев (рис. 3). Видно, что сорт «Фукумуги», обладая более ксероморфной структурой, (т. е. симпласт листовых пластинок здесь защищён более «мелкоячеистым» апопластом) и должен обладать большей устойчивостью к УФ-В радиации. Так оно и оказалось в действительности (рис. 4). Очевидно, в симпласте ксероморфных листьев реакционные центрам фотосистемы II обеспечивается лучшая апопластная защита, чем в симпласте мезоморфных листьев [3].

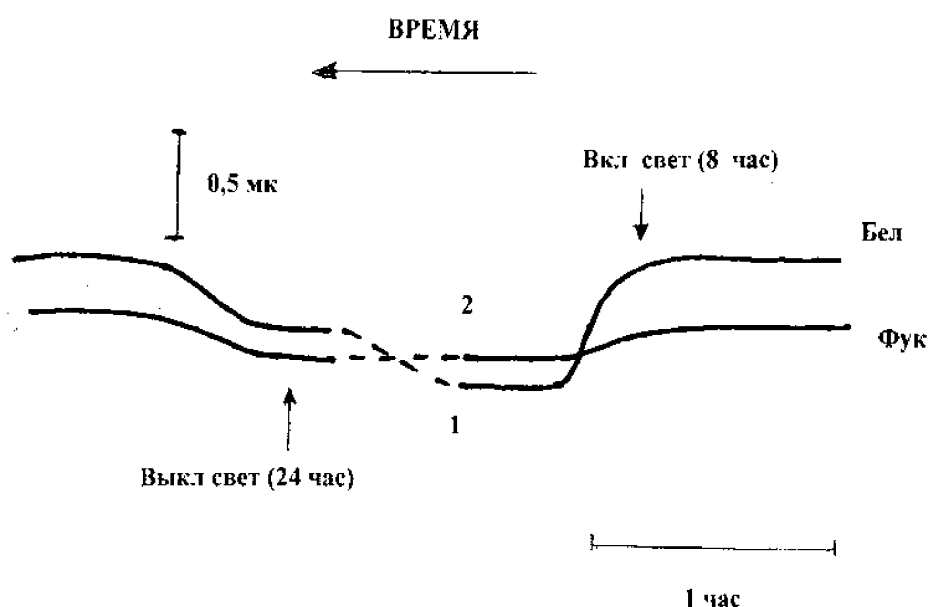


Рис. 3. Утренние и вечерние переходные процессы по толщине листьев ячменя сортов «Белгородский» и «Фукумуги» в ответ на ступенчатое изменение их освещённости



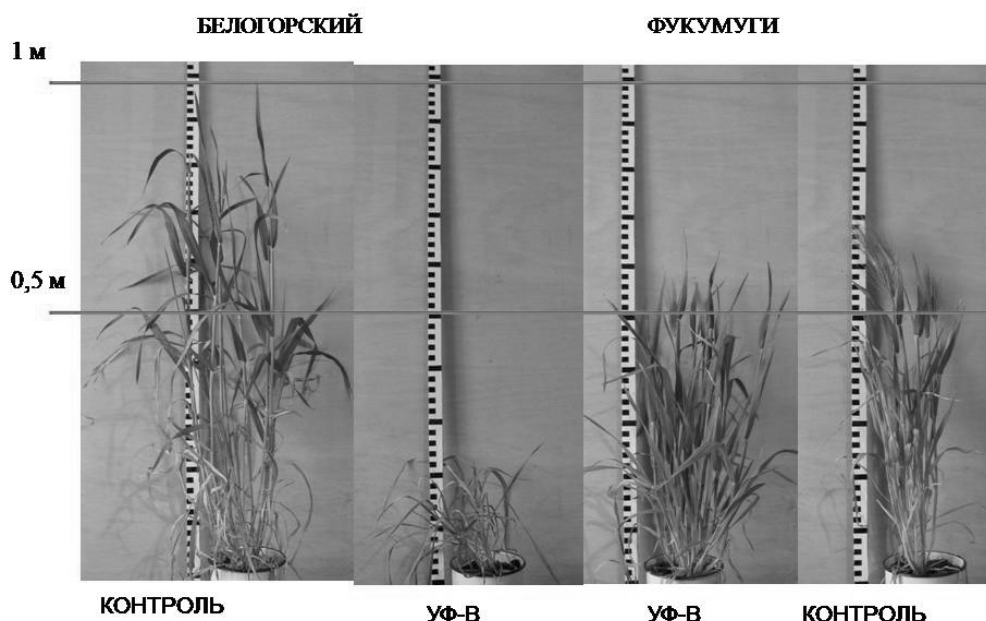


Рис. 4. Внешний вид растений ячменя, выращиваемых в оптимальных условиях и при постоянном УФ-В облучении

Степень защищённости симпласта листа мы также можем косвенно оценить и по таким оптическим параметрам листа как коэффициент отражения низкочастотной (ближней инфракрасной) радиации (КОР) поверхностью листа. Оказалось, что листья ксероморфных растений (розы) при незначительном подвядании увеличивают КОР в несколько раз, в то время как у мезоморфных растений (томат) КОР увеличивается всего лишь на единицы процентов [4]. Известно, что большое отражение волн любой частоты от поверхности тела свидетельствует об их малом поглощении телом. Всё это очевидно создаёт повышенную устойчивость ксероморфных листьев к радиации широкого диапазона частот. Таким образом, ксероморфную структуру листьев на сегодняшний день можно считать надёжным маркерным показателем устойчивости растения как к засухе, так и к УФ радиации.

#### Литература

1. Мелешенко С.Н., Радченко С. С. Структурно- функциональная организация засухоустойчивости растений // Регулируемая агроэкосистема в растениеводстве и экофизиологии. СПб., 2007. С. 271–288.
2. Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Известия Киевского политехнического института. 1904. Т.4. №1.
3. Канаиш Е.В., Савин В.Н. Действие УФ радиации экологического диапазона в зависимости от температуры и водобеспеченности растений // Управление продукционным процессом растений в регулируемых условиях: Сб. научн. трудов. АФИ СПб. АФИ 1996. С. 150–153
4. Радченко С. С, Лискер И.С., Радченко Н. С. О связи оводнённости листьев растений с их отражательной способностью в ближнем инфракрасном спектре излучения // Регулируемая агроэкосистема в растениеводстве и экофизиологии. СПб., 2007. С.300–310.

#### РОЛЬ ВОССТАНАВЛИВАЮЩЕГО ДИСАХАРИДА РУТИНОЗЫ В ТРАНСПОРТЕ АССИМИЛЯТОВ У СЕМ. DATISCACEAE

Мельникова А.Н.<sup>1</sup>, Мамушина Н.С.<sup>1</sup>, Зубкова Е.К.<sup>1</sup>, Баташев Д.Р.<sup>1</sup>, Войцеховская О.В.<sup>1</sup>, Pawlowski K.<sup>2</sup>, Гамалей Ю.В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

<sup>2</sup>Stockholm, Stockholms universitet, Sweden

К настоящему времени в растениях обнаружено сравнительно небольшое число свободных дисахаридов. Сахароза является универсальным дисахаридом, который в значительных количествах присутствует у всех изученных видов растений. Трегалоза, а также моногликозиды многоатомных спиртов, обнаруживаются

в растениях в низких концентрациях. Другие найденные в растениях дисахариды, как правило, представляют собой промежуточные продукты деградации сложных полисахаридов. Например, мальтоза появляется в результате гидролиза крахмала, а мелибиоза при деградации олигосахаридов раффинозного ряда (Avigad, 1982). Большая часть ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода поступает в биосинтез сахарозы, которая представляет собой универсальную транспортную форму углерода у растений (Zimmermann and Ziegler, 1975; Giaquinta, 1983). Согласно общепринятой точке зрения, одним из свойств, делающих молекулу сахарозы пригодной для дальнего транспорта, является ее химическая инертность (сахароза – нередуцирующий сахар). У некоторых растений, кроме сахарозы, по флоэме транспортируются и другие углеводы. Это, как правило, сахароспирты (сорбитол, маннитол, дульцитол, мио-инозитол, волемитол) и олигосахариды-производные сахарозы, такие как олигосахариды раффинозного ряда (раффиноза, стахиоза, вербаскоза и др.) и фруктаны (Zimmermann and Ziegler, 1975; Häfliger et al., 1999; Wang and Nobel, 1998).

Исследования углеводного метаболизма у *Datisca glomerata* (C. Presl) Baill. (Datisceae) показали, что в органах этого растения накапливаются два необычных дисахаридов: рутиноза (альфа-L-рамнопиранозид-(1→6)-D-глюкоза) и метилрутиноза (альфа-L-рамнопиранозид-(1→6)-1-O-альфа-D-метилглюкоза) (Schubert, 2002). Рутиноза в растительном мире довольно распространена в составе гликозидной части рутина, но как свободный дисахарид впервые была обнаружена у *D. glomerata*, а метилрутинозу ранее в растениях не обнаруживали. Семейство Datisceae включает в себя один род *Datisca*, и два вида – *D. glomerata* и *D. cannabina*. Оказалось, что *D. cannabina* также содержит свободный дисахарид рутинозу (Schubert, 2002). Таким образом, в сем. Datisceae углеводный метаболизм включает необычные дисахариды. Мы исследовали возможную роль этих углеводов в транспорте ассимилятов у вида *D. glomerata*. С этой целью был изучен состав сахаров в экссудатах черешков листа и в апопласте листьев *D. glomerata*. Одновременно было исследовано строение терминальной флоэмы *D. glomerata* методом ТЭМ, поскольку данные о структурной организации терминальной флоэмы предоставляют информацию о возможных путях загрузки флоэмы ассимилятами, симпластному и/или апопластному (Гамалей, 1990, 2004).

Данные показали, что как в экссудатах черешков листьев, так и в апопласте листьев присутствуют рутиноза и сахароза. Исследования структуры клеток-спутников флоэмных окончаний листа позволили установить, что по организации терминальной флоэмы *D. glomerata* относится к примитивному апопластному типу, т.е. сахара у этого растения могут загружаться во флоэму главным образом из апопласта с помощью мембранных транспортеров. Таким образом, не исключено, что часть ассимилированного углерода у *D. glomerata* транспортируется по флоэме в виде рутинозы. Это было бы довольно необычным явлением, поскольку рутиноза – восстанавливающий дисахарид, а по флоэме транспортируются нередуцирующие сахара. Для того, чтобы определить, участвует ли рутиноза в транспорте ассимилятов у *D. glomerata*, было изучено распределение  $^{14}\text{C}$  между различными углеводами в листьях и черешках после экспозиции растений в атмосфере  $^{14}\text{CO}_2$  в динамике, т.е. в интервалы от 0 до 24 часов после экспозиции. Для этого нами была отработана методика тонкослойной хроматографии и радиохимического анализа применительно к составу сахаров у *D. glomerata*. В докладе будут представлены результаты данного исследования.

#### Литература

- Гамалей Ю.В. Флоэма листа: Наука, 1990. Ленинград  
 Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. Изд-во Санкт-Петербургского Университета, 2004. Санкт-Петербург.  
 Avigad G. Sucrose and other disaccharides. // In FA Loewus, W Tanner, eds, Plant Carbohydrates I Intracellular Carbohydrates. Encyclopedia of Plant Physiology 1982. Vol. 13A. Springer Verlag, Berlin, P. 217–347  
 Giaquinta R.T. Phloem loading of sucrose. // Ann Rev Plant Physiol. 1983. Vol. 34. P.347–387  
 Häfliger B., Kindhauser E., Keller F. Metabolism of D-glycero-D-manno-heptitol, volemitol, in Polyanthus. Discovery of a novel ketose reductase. // Plant Physiol. 1999. Vol. 119. P. 191–198.  
 Wang N., Nobel P.S. Phloem transport of fructans in the Crassulacean Acid metabolism species *Agave deserti*. // Plant Physiol. 1998. Vol. 116. P. 709–714  
 Zimmermann MH, Ziegler H (1975) Transport in plants. I. – Phloem transport. Appendix III: list of sugars and sugar alcohols in sieve-tube exudates. In MH Zimmermann, JA Milburn, eds, Encyclopedia of Plant Physiology – new series, Vol. 1. Springer-Verlag, Heidelberg, pp 480–503  
 Schubert M. Carbon partitioning in nitrogen-fixing root nodules. 2002. Goettingen. 149P.

### ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И АВТОТРОФНОЕ ДЫХАНИЕ ДУБОВОГО ДРЕВОСТОЯ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДООБЕСПЕЧЕННОСТИ

Молчанов А.Г.

Успенское, Московской обл., Институт лесоведения РАН

При оценке круговорота  $\text{CO}_2$  в лесонасаждении наряду с определением фотосинтетической продуктивности (GPP) учитывается дыхание автотрофов ( $R_a$ ) Под действием различных климатических факторов дыха-

ние автотрофов, также как и фотосинтетическая продуктивность значительно изменяется. В зависимости от изменения соотношения этих показателей определяется величина нетто-продуктивности.

Соотношение фотосинтеза и дыхания у растений имеет фактически такой же коэффициент, как и NPP и GPP. Так Т.К.Головко (1983, 1985) пришла к выводу, что соотношение фотосинтеза и дыхания у растений варьирует в широких пределах и чаще всего встречаются величины равные 30–60%. В стрессовых условиях это соотношение значительно изменяется, так как при неблагоприятных условиях фотосинтетическая функция растений подавляется сильнее, чем дыхание. Вопрос о соотношении NPP и GPP все еще окончательно не решен и требует дополнительных исследований. Кроме того, практически нет исследований, как это соотношение изменяется в зависимости от окружающих факторов и водообеспеченности.

Исследования проводились в дубраве в южной лесостепи Воронежской обл.

Определение фотосинтеза и дыхания проводилась с помощью инфракрасных газоанализаторов ГИП-10 и «Кедр» (Москва). Для регистрации показаний газообмена, температуры и влажности воздуха и солнечной радиации использовали электронный регистратор (logger EMS, Чехия, Брно) с дальнейшей записью на ЭВМ (Молчанов, 2005.2007). Интенсивность дыхания корней определяли без извлечения их из почвы: одна из камер для измерения газообмена устанавливалась на поверхности ненарушенной почвы, содержащей корни растений, а вторая служила для измерения газообмена почвы, не содержащей корней (корни из почвы были ранее удалены). Дыхание корней определялась как разность показаний газообмена в двух камерах. Этот метод дает возможность расчета интенсивности дыхания корней сразу на единицу поверхности почвы. Определение GPP проводилась по зависимости коэффициента использования поглощенной солнечной радиации облиственными побегами на фотосинтез от условий окружающей среды и поглощенной солнечной радиации пологом конкретного исследуемого древостоя (Молчанов 1983, 2005, 2007)

Совместное влияние температуры и водообеспеченности неравнозначно влияют на интенсивность дыхания разных фракций фитоценоза. Так, при оптимальной влажности, когда предрастворное давление воды листа (ПДВЛ) составляет  $-0,9$  МПа, дыхание корней с увеличением температуры почвы на  $5^{\circ}$  увеличивается почти в два раза, а когда ПДВЛ становится критическим ( $-2,1$  МПа) при изменении температуры почвы с  $10$  до  $22^{\circ}\text{C}$  дыхание корней практически не изменилось (рис. 1). С увеличением недостатка влаги дыхание корней снижается. Суточный ход дыхания корней (рис. 2) в разных условиях недостатка влаги также различается. В условиях недостатка влаги, когда ПДВЛ =  $-2,1$  МПа, дыхание корней в течение суток практически не изменялось и по абсолютным значениям было небольшим ( $150 \text{ мг CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ). В более благоприятных условиях водообеспечения, ПДВЛ =  $-0,7$  МПа дыхание корней с изменением температуры почвы с  $16$  до  $18,5^{\circ}$  увеличилось с  $450$  до  $750 \text{ мг CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ . Ночное дыхание облиственных побегов с увеличением недостатка влаги снижается. Зависимость дыхания от температуры в разных условиях водообеспеченности имеет примерно одинаковый характер. При увеличении температуры воздуха абсолютные величины становятся одинаковыми в обоих условиях водообеспечения, однако разброс данных значителен (рис 3).

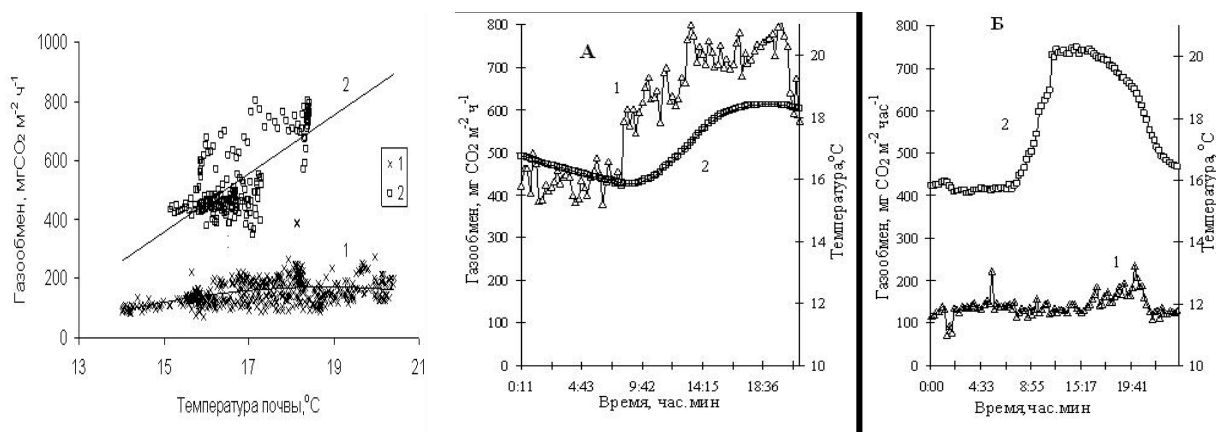


Рис 1. Дыхание корней в зависимости от температуры при ПДВЛ: (1) =  $-2,1$  МПа и (2) =  $-0,7$  МПа (рис слева)

Рис 2. Суточный ход дыхания корней (1) и температуры почвы (2) при ПДВЛ =  $-0,7$  МПа (А) и при ПДВЛ =  $-2,1$  (Б) (справа два рис).

Дыхание ствола с увеличением недостатка влаги в интервале с  $-1,1$  до  $-1,4$  МПа сначала увеличивается, а затем с дальнейшим увеличением до  $-2,1$  МПа снижается, однако различия мало достоверны (рис.4). Также как у корней, суточные изменения дыхания ствола наблюдаются только в более благоприятных условиях водообеспече-

ния (ПДВЛ = -1,1 МПа), в условиях более сильного недостатка влаги (ПДВЛ = -1,8 МПа) нормального суточного хода не наблюдается. Таким образом, температурная зависимость эмиссии  $\text{CO}_2$  с нефотосинтезирующих частей растений в разных условиях водообеспеченности неодинакова. Однако такие данные не показывают весь спектр изменения дыхания разных фракций древостоя в зависимости от температуры и водообеспеченности.

На основе полученных данных, нами были рассчитаны множественные нелинейные уравнения зависимости ночного газообмена облиственных побегов, ствола на высоте 1,3 м, скелетных ветвей и корней от окружающих факторов и водообеспеченности (табл.).

На рис. 5 представлены расчетные величины дыхания облиственных побегов, скелетных ветвей, корней, стволов, автотрофного дыхания всего древостоя и фотосинтетической продуктивности при увеличивающемся недостатке влаги (ПДВЛ) и температуры. С увеличением недостатка влаги до -1,0 ÷ -1,5 МПа эмиссия  $\text{CO}_2$  с поверхности ствола увеличивается, дальнейшее увеличение недостатка влаги приводит к снижению эмиссии  $\text{CO}_2$ . Такое снижение дыхания ствола, по-видимому, обусловлено снижением фотосинтеза в этих условиях. По нашим данным (Молчанов, 2005) при увеличении дефицита влаги (ПДВЛ с -1,5 до -2,0 МПа) интенсивность фотосинтеза снижается в 4 раза, а при увеличении ПДВЛ с -0,5 до -1,5 МПа менее чем в два раза.

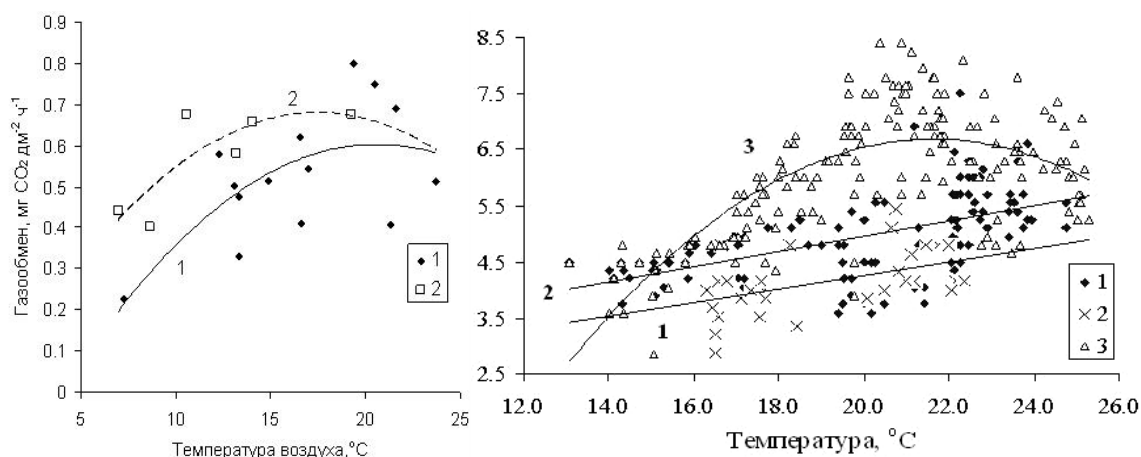


**Рис 3.** Ночное дыхание облиственных побегов в зависимости от температуры при ПДВЛ: (1) = -1,4 : -1,8 МПа и (2) = -0,8 : -1,2 МПа (рис. слева)

**Рис. 4.** Зависимость дыхания ствола от температуры при ПДВЛ: (1) = -1,1 МПа и (2) = -2,1 МПа (рис. справа)

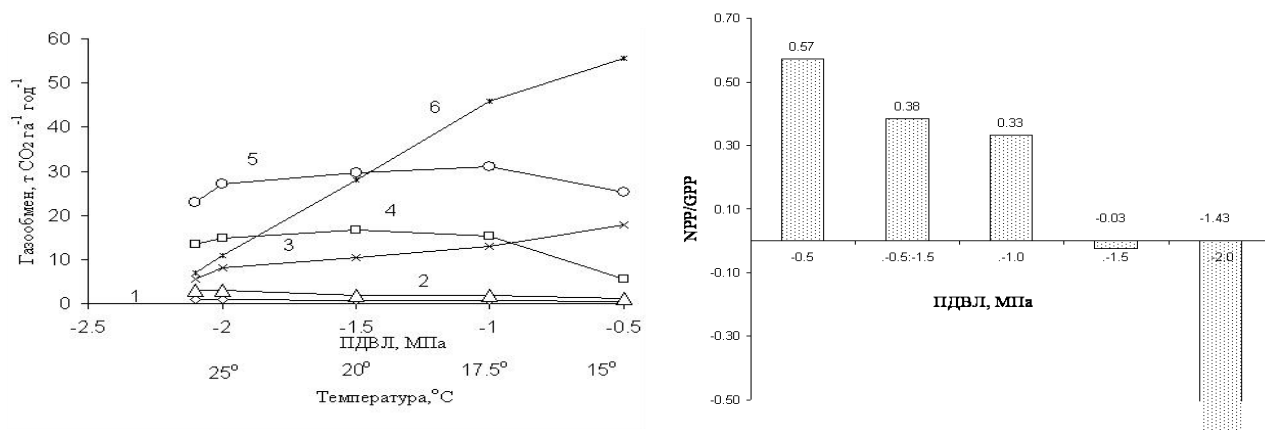


**Рис 5.** Расчетные данные дыхания облиственных побегов (1), скелетных ветвей (2), корней (3), стволов (4), автотрофного дыхания (5) и фотосинтетической продуктивности (6) при увеличивающемся недостатке влаги (ПДВЛ) и температуре (рис. слева.).

**Рис.6.** Изменение соотношение NPP/GPP в зависимости от недостатка влагообеспеченности (ПДВЛ) (рис. справа.).

Уравнения зависимости дыхания разных фракций дубового насаждения (у) от температуры (Тв – воздуха или Тп – почвы) ПДВЛ (МПа) или влажности (Вп – почвы или Вв – воздуха)

| Фракция насаждения.                  | Уравнение зависимости от температуры и влажности                                                              | R <sup>2</sup> |
|--------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|
| Ночное дыхание облиственного побега. | $y = 0,04313 \times T_v + 0,01057 \times V_v + 0,01161 \times \text{МПа} - 0,8651$                            | 0,69           |
| Дыхание ствола на высоте 1,3м        | $y = 9,205 \times 0,1 \text{ МПа} - 3,35 \times 0,1 \text{ МПа}^2 + 0,4005 \times T_p - 0,0058 T_p^2 - 6,693$ | 0,33           |
| Дыхание ветви d=5см                  | $y = 0,00506 \times T_v^2 + 0,03475 \times V_v - 0,0352 \times \text{МПа} - 2,3787$                           | 0,78           |
| Дыхание корней                       | $y = 4,273 \times T_v + 37,74 \times V_p - 198,98$                                                            | 0,80           |

Таким образом, gross-продуктивность с увеличением недостатка водообеспечения и увеличением температуры воздуха постепенно и стабильно снижается и при ПДВЛ = –1,5 МПа практически сравнивается с интенсивность дыхания всего древостоя. Дыхание древостоя выше фотосинтетической продуктивности на 0,7 т CO<sub>2</sub> га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>. В этих условиях нетто-продуктивность древостоя становится отрицательной, но пока отрицательные значения невелики и происходит трата запасных веществ прошлого года. При ПДВЛ = –2,1 МПа дыхание автотрофов древостоя в три раза превышает фотосинтетическую продуктивность. Думаю, что в таких условиях древостой должен погибнуть. В обычных условиях южной лесостепи, когда первая половина вегетационного периода по увлажнению оптимальна, а вторая засушливая (ПДВЛ = –0,5 МПа в первой половине и –1,5 МПа во второй половине лета) нетто-продуктивность по величине такая же, как и при небольшом недостатке влаги (ПДВЛ = –1,0).

Соотношение NPP/GPP при увеличении недостатка влаги и температуры уменьшается (рис. 6), а в условиях засухи, когда ПДВЛ ниже –1,5 МПа становится даже отрицательным, далее отрицательные значения NPP/GPP увеличиваются, т.е. в этих условиях происходит эмиссия CO<sub>2</sub> из древостоя.

Проведенная нами работа показала, что в оптимальных условиях произрастания соотношение NPP/GPP в древостое дуба составляет 0,57, что мало отличается от показателей литературных данных, приведенных Варингом с соавторами [Waring et al., 1998; Gifford, 2003] – 0,47±0,04. Однако, при увеличении недостатка водообеспеченности и увеличении температуры, этот показатель значительно изменяется, при этом величины дыхания разных фракций древостоя также не остаются постоянными.

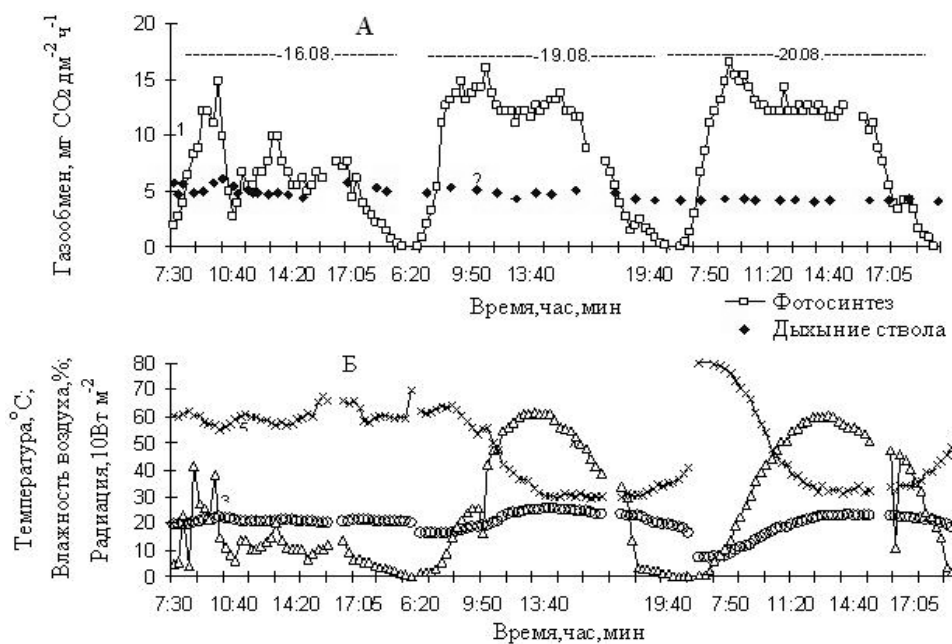


Рис. 7. Дневной ход фотосинтеза – 1 дыхания ствола – 2 (А); температуры – 3, солнечной радиации – 4 и влажности воздуха – 5, (Б) в пасмурный день 16,08 и в малооблачные дни 19,08 и 20,08.

Соотношение фотосинтеза и дыхания у растений имеет фактически такую же закономерность как и коэффициент NPP/GPP. Однако при одновременном непрерывном определении этих процессов непосредственной взаимосвязи фотосинтеза и дыхания ствола мы не наблюдали (рис. 7). Так в пасмурный день 16 08 2002 г при средней за день солнечной радиации около 100 Вт м<sup>-2</sup> интенсивность фотосинтеза была в среднем за день около 7 мг CO<sub>2</sub> дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>, в этот же день интенсивность дыхания ствола составила в среднем за день

около 5 мг CO<sub>2</sub> дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. В малооблачные дни 19.08.2002 г и 20.08.2002 г при средней за день солнечной радиации около 550 Вт м<sup>-2</sup> и в таких же условиях водообеспеченности интенсивность фотосинтеза стала около 14 мг CO<sub>2</sub> дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>, дыхание ствола же осталось практически на таком же уровне, около 5 мг CO<sub>2</sub> дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Таким образом, непосредственной взаимосвязи дыхания ствола с интенсивностью фотосинтеза не наблюдается, а недостаток влаги действует на эти процессы по-разному.

Таким образом, соотношение NPP/GPP в разных условиях окружающей среды не остается постоянным, а изменяется в значительных пределах.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 06-04-48888).*

#### Литература

Головкин Т. К. Система показателей в исследованиях роли дыхания в продукционном процессе // Физиология растений. 1985. Т. 32. Вып. 5. С. 1004—1013.

Молчанов А. Г. Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 136 с.

Молчанов А. Г. Фотосинтетическая продуктивность дубового древостоя в различных условиях водообеспеченности // Физиология растений, 2005. Т. 52. № 4. С. 522—531.

Молчанов А. Г. Баланс CO<sub>2</sub> в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. — Тула: Гриф и К, 2007. — 284 с.

Waring R. H., Landsberg J. J., Williams M. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production // Tree physiology. 1998. V. 18. P. 129—134.

Gifford R. M. Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon cycle research // Functional plant biology. 2003. V. 30. P. 171—186.

### ОГРАНИЧЕНИЕ АРЕАЛА КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Новицкая Л. Л.

*Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН*

Изучение механизма формирования структурных аномалий проводящих тканей древесных растений показало, что формирование узорчатой древесины по типу карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) происходит при условии притока в камбиальную зону избытка ассимилятов (Новицкая, 1997, 2000; Коровин и др., 2003; Novitskaya, Kushnir, 2006).

Индукция аномального роста и развития карельской березы происходит на фоне активизации функций роста и запасаения. Масштабы ростовых процессов указывают на то, что в данном случае активно задействован симпластный транспортный канал, т.е. экспорт сахаров из листьев происходит с участием плазмодесм. Известно влияние температуры на функциональное состояние плазмодесм, а также тесная взаимосвязь между экспортом сахаров, уровнем фотосинтеза и водным статусом клеток мезофилла (Гамалей, 1990, 2004). Исходя из этого можно ожидать, что формирование узорчатой древесины у березы происходит в определенном диапазоне факторов среды, включая: 1) хорошее освещение (благоприятствует синтезу сахаров), 2) температуру не ниже 15°C (благоприятствует интенсивному оттоку сахаров из листьев), 3) умеренную влажность почвы (благоприятствует синтезу и оттоку сахаров), 4) относительно невысокий уровень почвенного плодородия.

Несоблюдение первых трех условий, например, затенение, низкие температуры, недостаток влаги или заболачивание почвы, ограничивают синтез и приток сахаров в зону деятельности камбия. Что касается плодородия почвы, то здесь необходимо отметить следующее. Очень бедные почвы отрицательно сказываются как на синтезе сахаров (при дефиците N ослабляется синтез хлорофилла), так и камбиальном росте, поскольку при недостатке азота он в основном перехватывается листьями, и обеспечение камбиальной зоны происходит по остаточному принципу. В этой ситуации рост тканей ствола сильно тормозится, древесина представлена в виде узких годичных колец обычного строения.

Рассмотрим, каким образом сказывается на развитии структурных аномалий повышение уровня плодородия почвы. Клетки камбия, как клетки типичной меристемы, имеют специфические черты строения. Среди них наиболее важные — большой объем гиалоплазмы (белковый матрикс цитоплазмы) и ее высокая электронная плотность (показатель высокой насыщенности белковыми соединениями), а также обилие свободных рибосом, заполняющих все пространство между органеллами (Данилова, Кашина, 1980). Следовательно, активное деление клеток камбия возможно только при достаточной обеспеченности азотистыми соединениями.

Углерод поставляется в камбиальную зону в виде транспортных сахаров. Сахара служат субстратом дыхания многочисленных митохондрий и исходным материалом для синтетических процессов, в частности, синтеза полисахаридов клеточных стенок делящихся клеток. Таким образом, деятельность камбия зависит от притока азот- и углерод-содержащих соединений. Более того, особенности камбиального роста, очевидно, определяются С/Н отношением в камбиальной зоне. Примем за условную «норму» диапазон величин С/Н отношения, при которых наблюдается значительное преобладание приростов ксилемы над приростами флоэмы с сохранением типичных для вида их структурных характеристик. Следует ожидать, что существенные отклонения этого отношения в ту или другую сторону будут иметь определенные морфогенетические последствия, вызванные необходимостью утилизировать «избыток» сахаров или «избыток» азотистых соединений.

Метаболизация сахаров связана с синтезом запасных соединений (крахмал, липиды, фенолы) и полисахаридов клеточной стенки (пектиновые вещества, гемицеллюлозы, целлюлоза), а также ее лигнификацией. Поэтому утилизация «избытка» сахаров может происходить через увеличение количества клеток запасающей паренхимы и в коре, и в древесине. Разрастание паренхимы коры приводит к увеличению ее толщины. Кроме того, избыток сахаров индуцирует образование в коре скоплений склерид с толстыми лигнифицированными оболочками. Со стороны древесины избыток сахаров утилизируется через увеличение доли лучевой и аксиальной (вертикальной) паренхимы вплоть до образования сплошных прослоек паренхимной ткани с толстыми лигнифицированными оболочками. Такие структурные изменения коры и древесины наблюдаются при развитии аномалий ствола карельской березы.

Главный путь использования азота в клетке – синтез белковых соединений протопласта, следовательно, утилизация «избытка» азота возможна только через увеличение количества содержащих протопласт клеток. В тканях ствола это клетки паренхимы. На фоне относительного «дефицита» сахаров преимущественное развитие в данном случае получает паренхима коры, для клеток которой характерны тонкие неодревесневшие оболочки. Отличительной особенностью внешней морфологии ствола таких растений становится очень толстая кора. Включения паренхимы в древесине, напротив, развиты в меньшей степени. Наружные слои коры в процессе ее интенсивного роста растрескиваются, в толще коровой паренхимы закладываются новые дуги периферической латеральной меристемы – феллогена. Это приводит к изоляции наружных слоев коры и образованию мертвой корки. По мере увеличения плодородия почвы абсолютная величина «избытка» азота возрастает, толщина коры, и, особенно корки, увеличивается. У березы максимальным выражением этих тенденций становится появление грубокорых форм. По анатомо-морфологическим особенностям строения древесины грубокорой формы березы повислой (*Betula pendula*) имеет сходство с карельской березой. В то же время паренхимная ткань в древесине грубокорой березы развита намного слабее. Рисунок здесь не имеет четкой выраженности. Он образуется за счет разбросанных на большом расстоянии друг от друга окруженных свилью темных пятен включений паренхимы, располагающихся одиночно или группами.

Исследования показали, что условия произрастания карельской березы в пределах ее первичного (естественного) ареала соответствуют теоретически рассчитанным требованиям, представленным в пунктах 1–4.

1. Свет. Начиная с первых авторов, все исследователи карельской березы отмечали, что она встречается только на хорошо освещенных участках. Это могут быть одиночно стоящие деревья, или их небольшие группы, окраины древостоев или древостои с низкой полнотой. При затенении карельская береза значительно теряет в качестве рисунка древесины вплоть до его полного исчезновения, и наоборот, осветление может привести к резкому проявлению узорчатости там, где ее раньше не наблюдалось. Таким образом, для развития узорчатой древесины березы хорошая освещенность мест произрастания является главным и неотъемлемым требованием.

2. Температура. Северная граница ареала карельской березы находится ниже или практически совпадает с линией изотермы 16°C. Как было отмечено ранее, понижение температуры, начиная с 15°C, тормозит отток сахаров из клеток мезофилла.

3. Влажность почвы. По данным А.П. Евдокимова (1989), наиболее подробно изучившего этот вопрос, карельская береза обычно приурочена к свежим (85%) и реже влажным (15%) гигротопам с увлажнением, оптимальным для многих лесообразователей; если это супесчаные почвы, то вблизи обычно залегают грунтовые воды. На болотных почвах она встречается крайне редко, обычно это одиночные сильно угнетенные растения.

4. Плодородие почвы. Сопоставление ареала карельской березы с картой почв Евразии показывает, что весь ареал находится в пределах подзолистых и дерново-подзолистых почв, причем большая часть ареала приходится на зону дерново-подзолистых почв. Очевидно, уровень плодородия дерново-подзолистых почв соответствует уровню, который мы обозначили как относительно невысокий.

Западнее дерново-подзолистых почв на территории Европы находятся бурые лесные и коричневые почвы, южнее – серые лесные почвы и черноземы. Это все более плодородные почвы, по сравнению с почвами ареала карельской березы.

В соответствии с почвенно-географическим районированием бывшего СССР (Почвы СССР, 1979) ареал карельской березы на этой территории находится в пределах Карельской провинции по-верхностно-подзолистых почв карликовых и маломощных подзолов и Прибалтийской и Белорусской провинций дерново-подзолистых слабогумусированных почв. Восточнее ареала карельской березы располагаются Среднерусская провинция дерново-подзолистых среднегумусированных почв и Вятско-Камская провинция дерново-подзолистых высокогумусированных почв и дерново-подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом. Уровень их плодородия также выше, по сравнению с почвами в пре-делах ареала карельской березы.

Приведенные данные позволяют сделать вывод, что диапазон экологических условий, в которых у бе-резы может формироваться узорчатая древесина, довольно узок. Этим, очевидно, можно объяснить, что ареал карельской березы прерывистый, т.е. в пределах области естественного распространения лесов она никогда не образует, а встречается в виде сильно разобщенных, разных по численности особей популяций, небольших биогрупп или отдельных деревьев.

#### Литература

- Гамалей Ю.В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.  
 Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. С.-Пб, 2004. 422 с.  
 Данилова М.Ф., Кашина Т.К. Апикальные меристемы // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Ред. М.Ф. Да-нилова, Г.М. Козубов. Петрозаводск, 1980. С. 17–40.  
 Евдокимов А.П. Биология и культура карельской березы. Л., 1989. 226 с.  
 Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносоев Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М., 2003. 280 с.  
 Новицкая Л.Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 9. С. 61–66.  
 Новицкая Л.Л. Аномальный морфогенез проводящих тканей ствола древесных растений. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. С.-Пб., 2000. 41 с.  
 Почвы СССР. М., 1979. 380 с.  
 Novitskaya L.L., Kushnir F.V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth // Journal of Plant Growth Regulation. 2006. V. 25. № 1. P. 18–29.

## АКТИНОРИЗНЫЕ КЛУБЕНЬКИ У РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ

Перк А.А., Петров К.А.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Среди азотфиксирующих растений особое внимание всегда привлекали бобовые (*Fabaceae*), обра-зующие клубеньки на корнях с участием бактерий *Rhizobium* и других близких родов. Но помимо их, су-ществует еще около 200 цветковых видов из 8 семейств, способных к симбиотической азотфиксации (Ка-лауцкий, Парийская, 1982; Wall, 2000). Они относятся к группе актиноризных растений, которые фор-мируют клубеньки с другими прокариотами – актиномицетами рода *Frankia*. Этот симбиоз в природных условиях способствуют обогащению почвы элементами питания (до 200 кг азота/га в год). К наиболее известным древесным растениям-азотфиксаторам умеренных широт относят ольховник – *Duschekia* Oriz. (= *Alnaster* (Spach)) и ольху – *Alnus* Mill., единственных представителей *Betulaceae*, способных образовы-вать актиноризму.

В Азиатской части России, включая Якутию, род *Duschekia* представлен только одним видом – ольхов-ником кустарниковым (*D. fruticosa* (Rupr.) Pouzar), который является растением-эдикатором подлеска тай-ги и доходит до высоких широт (71° с.ш.). В средней и южной Якутии значительно менее распространена ольха пушистая – *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. (Коропачинский, Встовская, 2002). Однако ряд ученых продолжают включать ольховник в род ольхи на основании некоторых общих морфологических признаков (Банаев, Шемберг, 2000).

В научной литературе не имеется конкретных описаний клубеньков на корнях у ольховых пород в Яку-тии (территория 3,1 млн. км<sup>2</sup>) и ближайших регионов. Более того, в единственной монографии по корневым системам древесных растений криолитозоны при описании ольховника о встречаемости этих образований ни-чего не говорится (Дохунаев, 1988). Описание только наземных органов имеется по ольхе пушистой в Сибири и на Дальнем Востоке (Банаев, Шемберг, 2000). Лишь в зоне многолетней мерзлоты на Аляске и в северных регионах Канады отмечают наличие у ольхи клубеньков (Porfild, 1965). Но по суровости климата Якутия да-леко превосходит эти области, являясь местом нахождения так называемых Полусов холода северного полу-шария (Верхоянск, Оймякон).



Обе породы часто выступают пионерами заселения нарушенных территорий, обогащая почву азотом, но могут также своим разрастанием препятствовать самосеву хвойных пород. Кроме того, выделения из корней и опада ольховника, как считается, мешают прорастанию семян других растений (Виппер, 1974). Этот эффект может быть связан с ингибиторами стильбеновой природы – пиносильвином и его метиловым эфиром, выделенными нами ранее из почек ольховника кустарникового (Петров, 2001; Софронова, Петров, 2002). Данные вещества особенно интенсивно накапливаются в почках в предзимний период вместе с абсцизовой кислотой, способствуя вхождению в состояние покоя. Поэтому возможно аллелопатическое влияние ольховника при наличии пиносильвина в его органах на рост других видов.

Нами было проведено изучение корневых систем *D. fruticosa* и *A. hirsuta* с целью выявления на них клубеньков в разных районах криолитозоны Якутии, а также для определения активности свободных стимуляторов и ингибиторов роста в клубеньках и почках этих растений.

Изучение ольховника кустарникового и ольхи пушистой проводили в 2006–2007 гг. в окрестностях г. Якутска, а также пп. Батагай и Чокурдах. Район г. Якутска (62° с.ш., 129° в.д.): ольховник – в лиственничнике брусничном, ольха – в березняке брусничном с лиственницей в пойме р. Лены. Почвы мерзлотно-палевые осолоделые. Район восточнее п. Батагай, вдоль р. Туоастах (67° с.ш., 136° в.д. – Верхоянье: Полюс холода северного полушария): лиственничник лишайниково-зеленомошный, почвы мерзлотно-палевые. Район п. Чокурдах, низовье р. Индигирки (71° с.ш., 148° в.д. – крайний северный предел распространения ольховника кустарникового): ивняк хвощовый, почвы пойменные. В последних двух местах ольха пушистая отсутствует, встречаясь только значительно южнее. Оба района находятся в северо-восточной Якутии на расстоянии 750 км (п. Батагай) и 1300 км (п. Чокурдах) от г. Якутска. Выкапывали по 3–6 экземпляров каждого вида. Возраст изученных растений по спилам – от 5 до 20 лет. Высота растений: ольховника – 1,5–3,5 м, ольхи – 2–4,5 м. Корневую систему освобождали от почвы и отмывали, клубеньки отделяли, сушили и взвешивали. Клубеньки и почки растений для анализа (только г. Якутск, осень 2006 г.) отбирали у одних и тех же экземпляров. Измерение температуры почвы в области основного распространения клубеньков (15–20 см) в зарослях ольховника в окрестностях г. Якутска проводили с помощью термографов DS 1922L (США). Эфирную фракцию почек и клубеньков разделяли методом тонкослойной хроматографии (растворитель изопропанол:аммиак:вода – 10:1:1) с последующей разбивкой на десять зон, в каждой из которых определяли биологическую активность с помощью биотестов на прирост отрезков coleoptилей пшеницы (Петров, 2001; Софронова, Петров, 2002). За уровень достоверности принимали 15% стимулирования или ингибирования прироста.

Во всех обследованных местностях у ольховых пород были обнаружены клубеньки коралловидной формы (рис. 1). Количество их у разных экземпляров, даже растущих близко, существенно варьировало. У ольховника в районе г. Якутска в области приствольного круга диаметром 0,5 м было обнаружено от 5 до 20 г сухой массы клубеньков, в Верхоянье – до 15 г, в п. Чокурдах – до 10 г. С продвижением на север масса клубеньков падает, что связано с уменьшением размеров растений из-за более жестких климатических условий. Кроме того, в Верхоянье на одном из сухих участков, в отличие от другого более влажного, у ольховника клубеньки отсутствовали. В целом, клубеньки располагаются вдоль крупных корней ближе к центральной части куста на небольших корешках, отходящих от них, в основном до глубины 20 см. Отдельные крупные клубеньки (3–8 шт. на растение) в Якутске имеют диаметр 2–2,5 см при сухой массе 0,8–1,1 г, в Верхоянье и Чокурдах – 1,5–2,0 см (0,3–0,7 г). Цвет клубеньков коричневый, лопасти их дихотомически ветвящиеся, концы более светлые – желтовато-коричневые. Один крупный клубенок может иметь до 150–250 лопастей-отростков, но большая часть клубеньков не достигает таких размеров.

У ольхи пушистой на мелких корнях располагались небольшие, но многочисленные группы корневых клубеньков (рис. 1). Максимальные размеры отдельных клубеньков были около 1 см в диаметре, то есть существенно меньше, чем у ольховника. Напротив, лопасти клубеньков этого вида были массивнее и имели желто-коричневую окраску. В очень влажном местообитании (берег ручья) клубеньки ольхи располагались значительно глубже от поверхности – до 35–40 см, а многие находились непосредственно в воде ручья, вне почвы. Общая воздушно-сухая масса клубеньков ольхи не сильно отличалась от таковой у ольховника – до 25 г. Известно, что в условиях Белоруссии у растения ольхи серой 30-летнего возраста были найдены клубеньковые наросты размером до 10 см с сухой массой 424 г (Мильто, 1975).

В настоящей работе не определялась азотфиксирующая способность клубеньков, но известно, что она, как правило, прямо пропорциональна их количеству и массе. В отличие от ризобиев бобовых растений, актинориза является многолетней, не отмирает полностью в зимний период, а актиномицеты-азотфиксаторы могут функционировать вне симбиоза с растениями, находясь в почве в свободном состоянии. Температура почвы около клубеньков в течение зимнего сезона 2006–2007 гг. из-за высокого снежного покрова не опускалась ниже –13,2 °С (конец февраля) при минимальной температуре воздуха –45,6 °С (начало января). В отдельные

годы при малой глубине снега температуры почв могут падать до  $-20$ – $-25^{\circ}\text{C}$ . Как было ранее показано на бобовых в условиях Якутии, для *Rhizobium* лимитирующим фактором развития являются не столько низкие температуры, сколько дефицит влаги в почве (Перк, Курилюк, 1975). Вероятно, этот вывод следует отнести и к актиноризе.

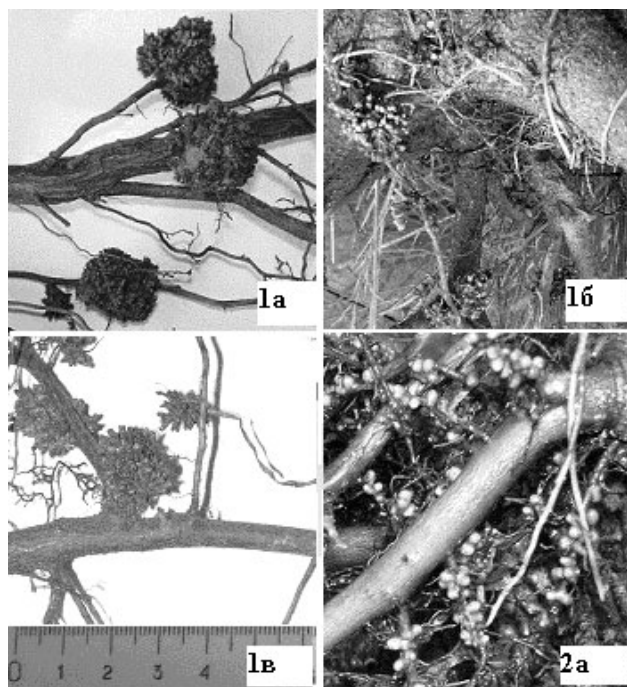


**Рис. 1.** Клубеньки на корнях *Duschekia fruticosa* (1) и *Alnus hirsuta* (2) в условиях криолитозоны Якутии (а – Якутск; б – Верхоянье; в – Чокурдах).

Тестирование эфирной фракции почек ольховника на активаторы и ингибиторы роста выявило зоны  $R_f$  0,8–1,0, которые значительно подавляли прирост отрезков колеоптилей (максимум до 95% при  $R_f$  0,9), что связывается нами с наличием пиносивина и его метилового эфира (Петров, 1998, 2001; Софронова, Петров, 2002) (рис. 2).

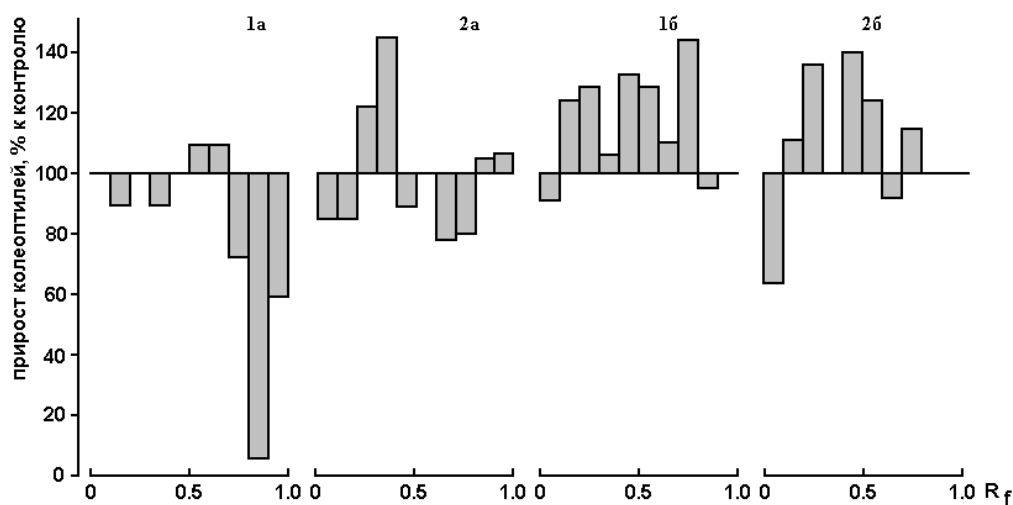


**Рис. 2.** Активность свободных ингибиторов и стимуляторов роста в поющих почках (а) и клубеньках (б) *Duschekia fruticosa* (1) и *Alnus hirsuta* (2).

Напротив, в почках ольхи пушистой достоверного количества ингибиторов не обнаружено, а зоны  $R_f$  0,3 и 0,4 обладали даже стимулирующим эффектом (до 25–40% к контролю), вероятно, связанным с ауксином. Известно, что почки ольхи пушистой, в отличие от ольховника, почти не содержат клейких веществ, одним из составляющих которых может быть пиносильвин. Во фракции клубеньков у обоих видов почти во всех зонах также был обнаружен стимулирующий эффект (до 40–45% к контролю), кроме некоторого подавления при  $R_f$  0,1 у ольхи, но и здесь пиносильвиновый ингибитор не был выявлен. Это исключает, в частности, возможность синтеза в этих структурах ростингибирующих веществ с последующим транспортом их в почки. Наоборот, обнаружение значительного количества стимуляторов в этих образованиях, вероятно, связано с поддержанием эффективного симбиоза микроорганизмов с растениями.

Таким образом, впервые обнаружены и описаны клубеньки у растений *Duschekia fruticosa* и *Alnus hirsuta* в условиях криолитозоны Якутии (Центральная Якутия, Верхоянье – Полюс холода, низовье р. Индигирки – северная граница ареала), а также определено состояние свободных стимуляторов и ингибиторов в клубеньках и почках этих видов.

#### Литература

- Бананов Е.В., Шемберг М.А. Ольха в Сибири и на Дальнем Востоке России (изменчивость, таксономия, гибридизация). Новосибирск, 2000. 99 с.
- Виннер В.Н. Ольховник кустарниковый – *Alnus fruticosa* (Rupr.) – в лиственных лесах Центральной Якутии (Опыт экологической характеристики) // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. Вып. 5. С. 132–135.
- Дохунаев В.Н. Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии. Якутск, 1988. 176 с.
- Калакуцкий Л.В., Парийская А.Н. Азотфиксирующие симбиозы актиномицетов с растениями // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982. №2. С. 255–270.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.
- Мильто Н.И. Развитие и формирование корневых клубеньков у ольхи серой // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 262–264.
- Перк А.Я., Курилюк Т.И. Особенности проявления азотфиксации у бобовых на Севере // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 271–274.
- Петров К.А. Природные регуляторы роста растений криолитозоны: Автореф. дис...д-ра биол. наук. Иркутск, 2001. 48 с.
- Софронова В.Е., Петров К.А. Новый фенольный ингибитор роста из почек *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar // Растительные ресурсы. 2002. № 1. С. 92–97.
- Porfield A. E. Some new or critical vascular plants of Alaska and Yukon // Can. Field Nat. 1965. Vol. 79. P. 79–80.

### СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА У *EQUISETUM VARIEGATUM* (*EQUISETACEAE*)

Петров К.А., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Перк А.А.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Хвощ пестрый – *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. (*Equisetaceae*), зимнезеленое растение широко распространенное в долинах Яны, Индигирки, Колымы и их притоков. Является ценным кормом для северных животных. Для данного вида хвоща Полюс холода (Яно-Индигирский флористический район, Северо-Восточная Якутия) – естественный и наиболее подходящий ареал произрастания, несмотря на суровый резко континентальный климат. Так, абсолютная минимальная температура воздуха составляет здесь –69,8 °С, а максимальная – +30 °С и выше. Зима длинная (7,5–8 месяцев), поэтому вегетационный период очень короткий, почва едва успевает протаять на 80–100 см.

В поддержании устойчивости фотосинтетического аппарата растений, особенно северных, как известно, ведущую роль играют желтые пигменты (Головкин и др., 2007). Каротиноиды, локализуясь в тилакоидных мембранах хлоропластов, выполняют ряд важнейших функций в процессе фотосинтеза: антенную, защитную и фотопротекторную. Фотозащиту светособирающего комплекса (ССК) фотосинтетического аппарата (ФСА) осуществляют пигменты виолаксантинового (ксантофиллового) цикла (ВЦ), представленные виолаксантином, антраксантином и зеаксантином (Маслова и др., 1996).

Целью настоящей работы являлось изучение особенностей сезонных изменений пигментного состава у растений *Equisetum variegatum* в связи с их высокой адаптационной способностью к переносу суровых условий Полюса холода.

Объектом исследования был хвощ пестрый, произрастающий в Янском плоскогорье (о. Чыыбагалаах, среднее течение р. Туостях – правого притока р. Адыча). Пробы свежесобранных побегов отбирали: летом

(вторая половина июля), осенью (начало сентября) и зимой (конец октября и декабря) 2006–2007 гг. Каротиноиды анализировали методом тонкослойной хроматографии (ТСХ). Суммарный ацетоновый экстракт пигментов (навеска 30–35 мг) наносили на пластинку Sorbfil ПТСХ-АФ-В-УФ (10х10 см, Россия). Для хроматографии использовали системы растворителей: для разделения ксантофиллов – бензол-ацетон (7:3), для отделения  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротинов от хлорофилловых пигментов – этанол-бензол-ацетон-петролейный эфир (0.3:1.2:6.7) (Софронова и др., 2006). Элюаты каротинов в хлороформе, ксантофиллов в этаноле идентифицировали по спектрам поглощения на спектрофотометре Shimadzu UV-240 (Япония). Расчет содержания пигментов вели по основному максимуму поглощения:  $\beta$ -каротина при 464 нм, лютеина – 446 нм, виолаксантина – 442 нм, неоксантина – 438 нм (Сахарова, 1969). Наряду с каротиноидами, определяли также хлорофиллы а и б. Опыты ставили в 3-х биологических повторностях. В таблицах приведены средние арифметические значения со стандартными отклонениями.

Из таблицы 1 видно, что летний образец хвоща имеет невысокое общее содержание хлорофилла (меньше 1 мг/г сырой массы). По-видимому, такое содержание хлорофилла в летних побегах обусловлено не только влиянием комплекса неблагоприятных факторов внешней среды (низкая температура почвы, затопление), но и видовыми особенностями. Так, по данным Т.К. Головки и др. (2007), вечно- и зимнезеленые растения в условиях Приполярного Урала летом также имеют более низкое содержание хлорофилла, по сравнению с летнезелеными видами. К зиме количество хлорофиллов в хвоще возрастало в 2,7 и 1,4 раза на сырую и сухую массу соответственно, что следует рассматривать, прежде всего, как приспособление к обогащенному длинноволновой радиацией составу света. Известно, что ФСА северных растений обладает высокой способностью аккумулировать световую энергию не только на участке фотосинтетически активной радиации (ФАР) (380–740 нм), но и в области ближней инфракрасной радиации (Дадыйкин, 1972).

Таблица 1

Содержание хлорофилла и индивидуальных каротиноидов в побегах *Equisetum variegatum*

| Сезон | Хлорофилл, мг/г | Неоксантин, мкг/г | Виолаксантин, мкг/г | Лютеин, мкг/г    | $\beta$ -каротин, мкг/г |
|-------|-----------------|-------------------|---------------------|------------------|-------------------------|
| Лето  | 0,8*            | 21,0 $\pm$ 1,5    | 14,0 $\pm$ 0,8      | 70,8 $\pm$ 6,8   | 36,8 $\pm$ 4,8          |
|       | 2,3             | 60,5 $\pm$ 4,5    | 40,5 $\pm$ 2,4      | 204,6 $\pm$ 19,6 | 106,2 $\pm$ 14,0        |
| Осень | 1,1             | 21,9 $\pm$ 0,8    | 23,2 $\pm$ 0,6      | 70,7 $\pm$ 0,5   | 53,6 $\pm$ 0,6          |
|       | 2,3             | 47,0 $\pm$ 1,8    | 49,8 $\pm$ 1,3      | 152,1 $\pm$ 1,1  | 115,2 $\pm$ 1,3         |
| Зима  | 2,2             | 44,2 $\pm$ 3,2    | 26,6 $\pm$ 1,9      | 205,1 $\pm$ 18,1 | 69,3 $\pm$ 5,3          |
|       | 3,3             | 67,4 $\pm$ 4,9    | 40,6 $\pm$ 2,6      | 312,8 $\pm$ 27,6 | 105,7 $\pm$ 8,1         |

\* – числитель – содержание на сырую массу, знаменатель – на сухую массу

Обнаружено также, что летом, осенью и зимой большую долю в сумме каротиноидов составляли лютеин+зеаксантин, затем  $\beta$ -каротин, в меньших количествах содержались неоксантин и виолаксантин. В осенне-зимний период содержание  $\beta$ -каротина, неоксантина и виолаксантина по сравнению с летним показателем выросло в 1,9, 2,1 и 1,9 раза на сырую массу соответственно, но фактически не изменилось в перерасчете на сухую массу (максимальный прирост в 11% у неоксантина). Таким образом, повышение концентрации указанных индивидуальных пигментов происходило только за счет осеннего уменьшения внутриклеточной воды. К зиме накопление лютеина+зеаксантина резко усиливалось и превысило летний уровень в 2,9 раза на сырую и 1,5 раза на сухую массу. Адаптационная изменчивость желтых пигментов у хвоща пестрого происходит в направлении увеличения концентрации ксантофиллов (лютеин+зеаксантин) и изменения соотношений между ними (увеличение отношения ксантофилла к каротину) (табл. 2).

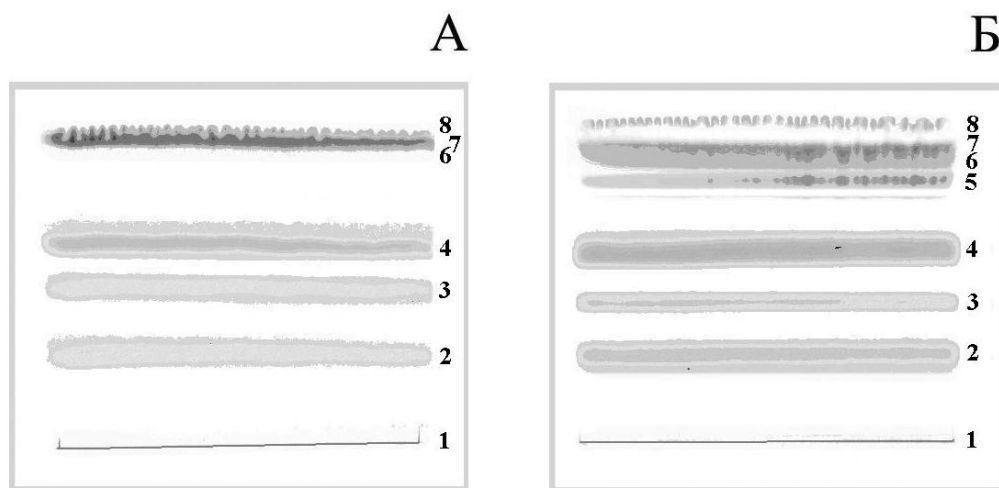
Таблица 2

Содержание и соотношение пигментов в побегах *Equisetum variegatum*

| Сезон | Сумма каротиноидов, мкг/г | Сумма ксантофиллов, мкг/г | Ксантофиллы / каротиноиды, % | Хлорофилл / каротиноиды | Ксантофиллы / каротин |
|-------|---------------------------|---------------------------|------------------------------|-------------------------|-----------------------|
| Лето  | 142,5 $\pm$ 3,5*          | 105,7 $\pm$ 6,8           | 74                           | 5,6                     | 2,9                   |
|       | 411,8 $\pm$ 10,2          | 305,6 $\pm$ 19,6          |                              |                         |                       |
| Осень | 169,3 $\pm$ 0,8           | 115,7 $\pm$ 0,8           | 68                           | 6,3                     | 2,2                   |
|       | 364,1 $\pm$ 1,8           | 248,9 $\pm$ 1,8           |                              |                         |                       |
| Зима  | 345,1 $\pm$ 5,3           | 275,9 $\pm$ 18,1          | 80                           | 6,3                     | 4,0                   |
|       | 526,5 $\pm$ 8,1           | 420,8 $\pm$ 27,6          |                              |                         |                       |

\* – числитель – содержание на сырую массу, знаменатель – на сухую массу

Стоит отметить, что увеличение содержания зеленых пигментов к осенне-зимнему периоду наблюдалось параллельно не только со значительным повышением количества ксантофиллов за счет усиленного синтеза лютеина+зеаксантина из  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротинов, но и новообразованием вторичного красного каротиноида (рис.).



Пигменты *Equisetum variegatum* после хроматографического разделения:

А – лето; Б – осень и зима. 1 – стартовая линия; 2 – неоксантин; 3 – виолаксантин; 4 – лютеин+зеаксантин; 5 – красный пигмент (вторичный каротиноид); 6 – хлорофилл b; 7 – хлорофилл a; 8 – каротин.

Этот вторичный каротиноид определяется в хроматограммах осенних и зимних побегов хвоща в виде ярко выраженной красно-пурпурной полосы, отсутствующей в летних образцах и состоящей из смеси, по крайней мере, двух пигментов не фенольной природы. Синтез вторичного каротиноида – продукта окисления первичного каротиноида, предположительно из зеаксантина, по-видимому, связан с адаптацией осенневегетирующего растения к температурным условиям среды. Увеличения содержания этого и других каротиноидов при наступлении холодов является защитной реакцией растения (Расторгуева, 1964; Марковская, 1978; Софронова и др., 2007а, б).

За непродолжительный период в две недели сентября (при падении температур от 5 °С до 0 °С) у осенневегетирующих растений хвоща в местных условиях постепенно формируется свойство переносить низкие положительные и первые отрицательные температуры перед уходом под снег в зеленом состоянии. Недавно установлено, что при низкотемпературном воздействии проростки озимой пшеницы и ряда других растений способны определенное время поддерживать температуру выше 0° С за счет термогенеза (Колесниченко, Войников, 2003). Это является результатом активации ряда термогенных систем, включающих митохондриальные и цитоплазматические белки (белки холодового шока – БХШ 310 и др.), вызывающие разобщение в мембранах митохондрий процессов окисления и фосфорилирования, уменьшая образование активных форм кислорода (АФК). Также известно, что возникновение АФК происходит и в хлоропластах, где процесс превращения виолаксантина в зеаксантин с последующей нерадиационной диссипацией энергии в тепло служит фотозащитным механизмом. Фотопротекторная функция ВЦ заключается в тушении ксантофиллами избыточной энергии триплетных хлорофиллов и синглетного кислорода. Воспринимая энергию возбуждения, каротиноиды рассеивают ее в виде тепла, предотвращая тем самым образование АФК, главным образом, синглетного кислорода (Demmig-Adams, 1990; Yamamoto, Bassi, 1996; Бухов, 2004). Возможность такого механизма участия каротиноидов в термогенезе осенневегетирующего северного растения хорошо подтверждается нашими данными (см. табл. 1). Значительное накопление лютеина+зеаксантина в побегах хвоща к осенне-зимнему периоду как за счет уменьшения внутриклеточной воды, так и в результате их синтеза, вероятно, предотвращает распад хлорофиллов ССК ФСА у травянистого растения до его ухода под снег в зеленом состоянии при отрицательных температурах почвы и воздуха.

#### Литература

- Бухов Н.Г. Динамическая световая регуляция фотосинтеза // Физиол. растений. 2004. Т. 51. № 6. С. 825–837.  
 Головки Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Пигментный комплекс растений Приполярного Урала // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 1732–1741.  
 Дадыкин В.П. Физиология растений. М., 1972. 136 с.  
 Колесниченко А.В., Войников В.К. Белки низкотемпературного стресса растений. Иркутск, 2003. 196 с.  
 Марковская Е.Ф. Каротиноиды разных органов *Pinus sylvestris* L. (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 3. С. 437–441.  
 Маслова Т.Г., Попова И.А., Корнюшенко Г.А., Королева О.Я. Развитие представлений о функциях виолаксантинового цикла в фотосинтезе // Физиол. растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 437–449.  
 Расторгуева Л.И. Последствие пониженной температуры корневой среды на накопление зеленых и желтых пигментов в листьях некоторых растений // Физиол. растений. 1964. Т. 2. № 2. С. 316–320.

- Сахарова О.В. Определение пигментов в пластидах зеленых растений // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л., 1969. С. 165–180.
- Софронова В.Е., Чепалов В.А., Петров К.А. Роль каротиноидов в регуляции устойчивости *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. к холодовому шоку // Ж. стресс-физиол. и биохимии. 2006. №2. С. 16–20.
- Софронова В.Е., Чепалов В.А., Петров К.А., Десяткин Р.В. Пигменты *Equisetum variegatum* Schleid. ex Web., произрастающего в Полюсе холода // Современная физиология растений: от молекул до экосистем: VI съезд Общества физиологов растений России. Сыктывкар, 2007а. Ч. 3. С. 104–105.
- Софронова В.Е., Чепалов В.А., Петров К.А., Иванов Б.И. Адаптивные изменения состава фотосинтетических пигментов хвои *Pinus sylvestris* L. при подготовке к зимнему покою // Устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Иркутск, 2007б. С. 255–259.
- Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants. A role for the xanthophyll zeaxanthin // Biochem. Biophys. Acta. 1990. Vol. 1020. № 1. P. 1–24.
- Yamamoto H.Y., Bassi R. Carotenoids: localization and function // Oxygenic photosynthesis: The light reaction / Eds. Ort D.R., Yocum C.F. Kluwer Academic Publishers. 1996. P. 539–563.

## ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ *BETULA PLATYPHYLLA* К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ КРИОЛИТОЗОНЫ

Пономарев А.Г., Татарникова Т.Д., Алексеев В.А., Перк А.А., Бубякина В.В.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Для многолетних древесных растений процессы сезонной холодовой акклимации и деакклимации обуславливают степень их морозостойкости, которая изменяется в зависимости от температурного и светового факторов среды. В ходе этих изменений происходят структурные перестройки на тканевом, клеточном и молекулярном уровнях. Среди участвующих в процессах холодовой акклимации белков известны ферменты для синтеза совместимых осмолитов, для модификации липидов мембран, ряд белков со структурным сходством с белками позднего эмбриогенеза (late embryogenesis abundant, LEA), белками теплового шока (heat-shock proteins, HSP), белками связанными с патогенезом (pathogenesis-related, PR) (Thomashow, 1999; Fujikawa et al., 2005).

Стратегия выживания деревьев криолитозоны Якутии отличается от таковой других регионов более ранними сроками вхождения в состояние глубокого покоя, относительной его краткостью, а также более продолжительным периодом вынужденного покоя. Последний протекает в условиях значительного обезвоживания и полного подавления обмена веществ зимой на фоне экстремально низких температур (до  $-60^{\circ}\text{C}$ ). Поэтому качественный состав и содержание белков, синтезируемых в период осеннего закалывания и необходимых для успешной перезимовки деревьев криолитозоны, могут отличаться от таковых у деревьев умеренных зон. Для проверки этого предположения необходимо изучить сезонную динамику состава и содержания белков, предположительно участвующих в холодовой акклимации исследуемых растений, а также дать комплексную оценку степени их морозостойкости. Наряду с важным теоретическим аспектом познание молекулярных механизмов, лежащих в основе формирования морозостойкости в растениях экстремальных мест обитания, может иметь перспективные практические выходы, заключающиеся, например, в поиске белков-маркеров морозостойкости, пригодных для тестирования видов при интродукции в северные регионы.

Целью настоящей работы являлся анализ сезонных изменений качественного состава и содержания белков березы плосколистной *Betula platyphylla* Sukacz., ассоциированных с формированием уникальной морозостойкости в условиях криолитозоны Якутии, с параллельной оценкой показателя морозостойкости с помощью кондуктометрии («electrolyte leakage method»).

*B. platyphylla* является основным видом покрытосеменных деревьев в условиях Якутии. Пробы (одно-двухлетние побеги) отбирали в ботаническом саду ИБПК СО РАН (окрестности г. Якутска) в течение декабря 2006 г.–февраля 2008 г. не менее одного раза в месяц. Для экстракции тотальных белков из побегов березы применяли метод Сарнигхаузена и сотр. (Sarnighausen et al., 2002). Электрофорез проводили в 12,5%-ном ПААГ в присутствии додецилсульфата Na с последующим окрашиванием Кумасси R-250.

Выход электролитов анализировался в день сбора. Отрезки побегов массой в 1 г заливали 40 мл дистиллированной воды. Динамику выхода электролитов определяли кондуктометрически (реохордный мост Р38 на переменном токе частотой 50 Гц с электрометрической ячейкой) при постоянной температуре через каждые 2 часа в течение первых 6-ти часов и через 24 часа. Измерения проводили в 3-х кратной повторности. Степень морозостойкости оценивали в виде коэффициента, выражаемого отношением сопротивления нативной вытяжки при определенном времени экстракции (в стандартном случае – 24 часа) к сопротивлению фиксированных кипячением образцов. Одновременно пробы анализировали после погружения в жидкий азот ( $-196^{\circ}\text{C}$ ) на 1 час. В зимний период 2007–2008 гг. ставили также отдельные опыты по выведению из покоя (де-

акклимации) растений березы. В работе приведены средние арифметические величины (относительная ошибка выборочной средней не превышала 5–6 %).

Состав полипептидов по сезонам подвержен определенным изменениям (рис. 1). В зимний период в белковом спектре преобладают низко- и среднемолекулярные полипептиды. В летний период наблюдается значительное накопление средне- и высокомолекулярных полипептидов с массами 31, 36, 51, 73, 82 кД, которые, вероятно, играют основную роль в обеспечении метаболических процессов. В переходные фазы роста и развития растений (весна, осень) происходит существенный сдвиг в количественном и качественном составе белков. Содержание некоторых из них либо значительно возрастает, либо падает. В ходе осенней адаптации растений (сентябрь) происходит в наибольшей степени накопление полипептидов с молекулярными массами 17, 27, 38, 50 кД и также минорных полипептидов (13, 42, 64 кД). Весной в период возобновления роста побегов (май) содержание этих полипептидов резко снижается.

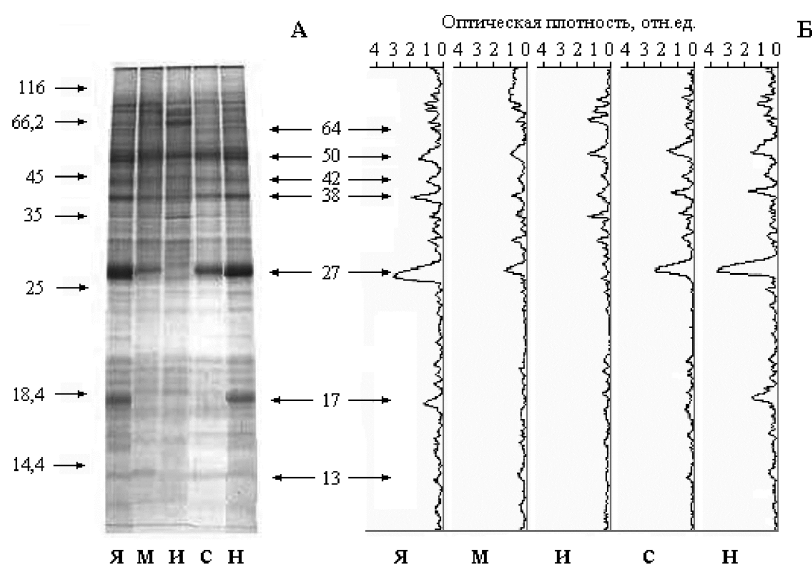


**Рис. 1.** Тотальные белки однолетних побегов *B. platyphylla*. А – гель окрашен Кумасси; Б – денситограммы электрофоретических спектров полипептидов:

Я – январь, М – май, И – июнь, С – сентябрь, Н – ноябрь (2007 г.). В каждую лунку вносили 30 мкг белков. Слева приведены молекулярные массы белков-маркеров, кД; в центре – белков, ассоциированных с перезимовкой.

Найдено несколько мажорных белков, накапливающихся в зимние месяцы. Среди них особо выделяется 27 кД-белок. Его молекулярная масса близка к таковой WAP 27, относящегося к группе III LEA белков, выделенных из клеток кортикальной паренхимы шелковицы *Morus bombycis* (Хоккайдо, Япония) (Fujikawa et al., 2005). WAP 27 появлялся в середине октября, достигал максимального уровня в середине зимы, а затем постепенно исчезал. WAP 27 проявляет криопротективную активность. Идентифицированный нами в березе полипептид с молекулярной массой 27 кД появляется в августе, достигает максимума в осенне-зимний период и исчезает в мае. Максимальное содержание белка характерно для периода с высоким уровнем морозостойкости, установленным с помощью метода электролитов (рис. 2).

Сезонные изменения качественного и количественного состава тотальных белков березы хорошо согласуются с флуктуациями степени морозостойкости (рис. 2).

Заслуживает внимания мажорный 17 кД-полипептид березы. Его молекулярная масса близка к таковой WAP18 из клеток кортикальной паренхимы шелковицы *Morus bombycis* (Хоккайдо, Япония) (Fujikawa et al., 2005). WAP18 проявляет криопротективную активность *in vitro*, установлена его высокая гомология с PR-10/Bet v1. Пик его накопления наблюдался в середине зимы, что соответствовало достижению максимума морозоустойчивости. Идентифицированный нами полипептид с молекулярной массой 17 кДа также содержится в значительных количествах в осенне-зимний период, в мае он практически не обнаруживается.

В побегах якутской популяции березы плосколистной также найдены 38 и 50 кД-полипептиды, которые, насколько нам известно, не имеют аналогов, близких по своей молекулярной массе, среди белков, участвующих в формировании адаптационного ответа на холод в деревьях умеренных зон. Их синтез начинается в августе, в осенне-зимний период они содержатся в достаточных количествах, в мае они практически исчезают. Минорные белки, связанные с перезимовкой, представлены полипептидами с молекулярными массами 13, 42 и 64 кД.

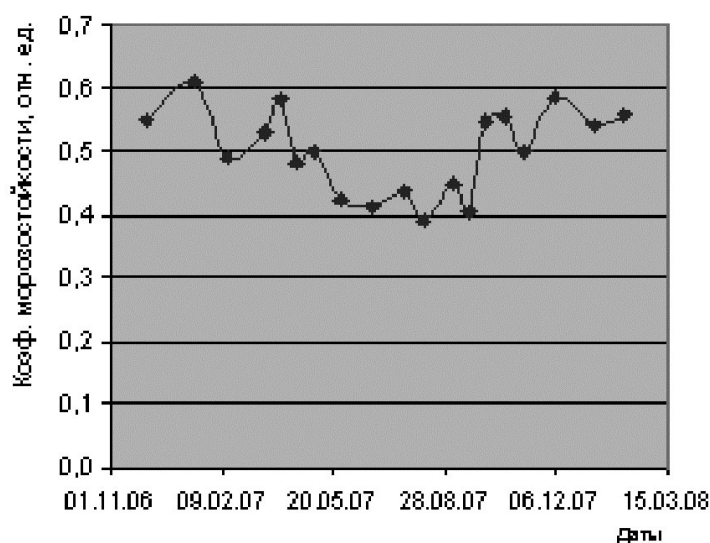


Рис. 2. Динамика изменений коэффициента морозостойкости *B. platyphylla* в условиях Центральной Якутии (конец 2006 г. – начало 2008 г.).

Обнаруженные нами полипептиды будут в дальнейшем идентифицироваться иммунохимическими методами.

Как и ожидалось, наибольшие значения коэффициента морозостойкости наблюдались в зимние месяцы, наименьшие – летом. В течение периода наблюдений (конец 2006–начало 2008 гг.) этот показатель для *B. platyphylla* изменялся в пределах 0,61 (середина января) – 0,39 (начало августа). Таким образом, общая динамика описывалась асимметричной колоколообразной кривой, короткая ветвь которой отмечает подъем данного коэффициента с конца лета до середины зимы, а длинная – его последующий спад. Уменьшение коэффициента морозостойкости связано с ходом повышения температуры воздуха (от минимальных ночных температур  $-48^{\circ}\text{C}$  в декабре – январе до максимальных дневных  $+31^{\circ}\text{C}$  в начале июля). Величина корреляции между коэффициентами морозостойкости растений и температурами воздуха дат отбора проб была отрицательной и составила  $r = -0,7$ .

У побегов березы, подвергнутых одночасовому воздействию жидкого азота, происходило уменьшение коэффициента морозостойкости. В конце октября разница между значениями данного коэффициента до и после обработки азотом была наибольшей и составила 93,1%, что показывает еще недостаточную устойчивость растений к сильным холодам. Уже в начале ноября эта разница снизилась до 45,2%, в пик морозов (начало января 2008 г.) составляла только 6,9%, в феврале – 17,2%. Отдельные побеги березы, взятые из природы в начале января 2008 г., при комнатной температуре через 11 суток показали способность к распусканию листьев. У таких деакклиматизированных растений было отмечено снижение коэффициента морозостойкости на 53,3% по сравнению с контролем. У них также наблюдалось изменение состава белков, который становился похожим на спектр белков весной.

На основании полученных результатов можно заключить, что увеличение содержания в однолетних побегах березы в осенне-зимний период мажорных полипептидов с молекулярными массами 17, 27, 38, 50 кД и минорных полипептидов с молекулярными массами 13, 42 и 64 кД коррелирует с ростом криотолерантности. Вероятно, это указывает на то, что эти белки выполняют защитную функцию в клетке при экстремальном холоде.

#### Литература

- Fujikawa S., Ukaji N., Nagao M., Yamane K., Takezawa D., Arakawa K. Functional role of winter-accumulating proteins from mulberry tree in adaptation to winter-induced stresses / Cold Hardiness in Plants: Molecular Genetics, Cell Biology and Physiology. 2005. P. 181–202.
- Sarnighausen E., Karlson D., Ashworth E. Seasonal regulation of a 24-kDa protein from red-osier dogwood (*Cornus sericea*) xylem. Tree Physiol. 2002. Vol. 22. P. 423–430.
- Thomashow M.F. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanism. Annual review of plant physiology and plant molecular biology. 1999. Vol. 50. P. 571–599.



**НЕЗАВИСИМОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ СИМПЛАСТНЫХ КОНТАКТОВ ОТ ОГРАНИЧЕНИЙ АПОПЛАСТНОГО ТРАНСПОРТА НА ГРАНИЦЕ МЕЗОФИЛЛА И ФЛОЭМЫ У РАСТЕНИЙ С СИМПЛАСТНОЙ ЕЕ ЗАГРУЗКОЙ****Предеина Е. В., Войцеховская О. В.***Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН*

Цитологические исследования клеток-спутников терминальной флоэмы двудольных продемонстрировали существование двух основных каналов загрузки флоэмы ассимилятами: симпластного и апопластного. Растения с симпластной загрузкой флоэмы (симпластные растения) обладают высокой плотностью плазмодесм между клетками-спутниками терминальной флоэмы и клетками обкладки проводящего пучка, что делает потенциально возможным перенос ассимилятов из клеток мезофилла во флоэму исключительно по симпласту. У видов с наиболее высокой способностью к симпластной загрузке флоэмные окончания содержат клетки-спутники типа «intermediary cells». Такой тип спутников характеризуется присутствием большого числа ветвящихся плазмодесм (до 60 на 1  $\mu\text{м}^2$ ; Gamalei, 1989), сгруппированных в плазмодесменные поля, соединяющие их с клетками обкладки проводящего пучка. Появление плазмодесменных полей в онтогенезе клеток-спутников intermediary cells в процессе созревания терминальной флоэмы симпластных растений совпадает с началом экспорта ассимилятов из листа (Turgeon, Webb, 1973; Гамалей, 1990). В ходе дальнейшего развития увеличение плотности плазмодесм происходит пропорционально приросту экспортного потока (Гамалей, 2004).

Причины формирования множественных плазмодесменных полей на границе флоэмы и мезофилла у симпластных, но не у апопластных, растений, не очевидны. Можно предположить, что интенсификация симпластного транспорта является компенсаторным ответом на блокирование апопластного канала на границе флоэмы и мезофилла в процессе созревания листа и становления его экспортной функции у симпластных растений. Транспорт веществ по апопласту может блокироваться водонепроницаемыми субериновыми барьерами в виде ламеллярных или диффузных отложений суберина в клеточных стенках флоэмной части пучка. Такие барьеры встречаются, например, у однодольных растений. Так, в листьях  $\text{C}_3$ - и  $\text{C}_4$ - злаков в клеточных стенках паренхимной и местомной обкладок проводящего пучка методами электронной микроскопии был выявлен ламеллярный суберин (Robinson-Beers, Evert, 1991; Evert et al., 1996). В электронно-микроскопических исследованиях терминальной флоэмы двудольных ни разу не сообщалось об обнаружении ламеллярного суберина. Однако, присутствие диффузного суберина в клеточных стенках этим методом выявить невозможно. Поэтому на основании одних только данных электронной микроскопии нельзя исключить возможность отложения диффузного суберина во флоэмных окончаниях симпластной группы, и как следствие, частичное блокирование апопластного транспорта и компенсаторную интенсификацию симпластного. Альтернативная точка зрения изложена в работе Gamalei et al. (2007). В эволюционном контексте, симпластная группа растений возникает на основе анцестральной группы, у которой изначально функциональны оба канала загрузки флоэмы, симпластный и апопластный (Gamalei et al., 2007). Поскольку возникновение симпластной группы имело место на фоне благоприятных климатических условий, то высказано предположение, что благоприятный климат способствовал интенсификации в первую очередь симпластной загрузки флоэмы как энергетически более дешевой по сравнению с апопластной. Апопластная загрузка, в свою очередь, предоставляет растениям преимущества в условиях холодного и сухого климата, когда симпластический транспортный канал частично ингибирован. Таким образом, согласно этой теории, интенсификация симпластного транспорта не связана с блокадой апопластного канала.

В данной работе методами гистохимического окрашивания и флуоресцентной микроскопии исследовано наличие субериновых барьеров для апопластного транспорта веществ в мелких жилках листьев ряда видов растений с симпластной конфигурацией флоэмных терминалей. Были исследованы 10 видов растений из 7 семейств двудольных. Выбраны виды, различающиеся жизненной формой (деревья, кустарники, травы). Материал собирали в условиях обитания, максимально приближенных к естественным: в открытом грунте в Ботаническом саду Санкт-Петербурга и в парке Тайбэйской Академии наук (Тайвань). Фиксировались молодые нераспустившиеся листья-акцепторы ассимилятов, и зрелые полностью развернувшиеся листья-доноры ассимилятов. Материал заливали в гидрофильную заливочную среду на основе метакрилата, с целью избежать его обработки гидрофобными растворителями, которые могли удалить гидрофобные соединения из клеточных стенок. Поиск гидрофобных барьеров для апопластного транспорта веществ проводили на полутонких срезах толщиной 2–4  $\mu\text{м}$ . Для этого были испробованы несколько методик световой и флуоресцентной микроскопии, позволяющие выявлять диффузный и/или ламеллярный суберин. Параллельно исследовали свежие срезы

листьев, полученные на микротоме с вибрирующим лезвием, чтобы исключить возможные артефакты от помешения материала в смолу.

Полученные данные показали отсутствие суберина в проводящих пучках листьев исследованных видов. На этом основании сделан вывод, что у симпластной группы растений развитие многочисленных симпластических контактов между мезофиллом и флоэмой в ходе становления экспортной функции листа не является компенсаторной реакцией на блокирование апопластного канала, т.е. что апопластный канал у этой группы растений, как правило, остается функциональным. Сделанный вывод согласуется с предположением о том, что причиной развития симпластной загрузки были благоприятные климатические условия и ее энергетическая дешевизна по сравнению с апопластной загрузкой (Gamalei et al., 2007).

*Исследование поддержано грантом РФФИ №07-04-01707.*

#### *Литература*

- Гамалей Ю.В. Флоэма листа: Наука, 1990. Ленинград  
 Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. Изд-во Санкт-Петербургского Университета, 2004. Санкт-Петербург  
 Evert R.F., Russin W.A., Botha C.E.J. Distribution and frequency of plasmodesmata in relation to photoassimilate pathways and phloem loading in the barley leaf // *Planta*. 1996. Vol. 198. P. 572–579  
 Gamalei Yu.V. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review. // *Trees*. 1989. Vol.3. P. 96–110  
 Gamalei Yu.V., Pakhomova M.V., Sheremet'ev S.N. Ecological Evolution of the Phloem of Dicotyledonous Plants. // *Doklady Biological Sciences*. 2007. Vol. 416. P. 364–367  
 Robinson-Beers K., Evert R.F. Ultrastructure of and plasmodesmatal frequency in mature leaves of sugarcane // *Planta*. 1991. Vol.184. P. 291–306  
 Turgeon R., Webb J. A. Leaf development and phloem transport in *Cucurbita pepo*: transition from import to export. // *Planta*. 1973. Vol. 113. P. 179–191

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ СФЕРЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

**Прохоренко Н.Б.**

*Казань, Казанский государственный университет, nbprokhorenko@mail.ru*

Пшеница – самоопыляющееся растение, поэтому константность сортов определяется высокой полиморфностью на фенотипическом уровне. Это многообразие форм в популяции подвижно и закономерно поддерживается из поколения в поколение. Причинами дифференциации структуры полевых популяций выступают разнокачественность зерновок, неоднородность поля и общие климатические условия. Показано, что выявление морфологической структуры популяций и их гетерогенности позволяет понять регуляторные механизмы, обеспечивающие защитные реакции растений в ответ на эколого-ценотические стрессы.

Цель исследований – провести сравнительное изучение морфологической изменчивости в популяциях яровой пшеницы разных сортов. В задачи исследований входило: определить влияние метеоусловий на значение параметров вегетативной сферы и степень их вариабельности, установить характер онтогенетической тактики, а также выявить связь морфологической изменчивости с урожайностью.

Исследования проводились в вегетационные периоды 2003–2006 гг. на опытных полях учхоза Казанского ГАУ, расположенных на территории Предкамья республики Татарстан. Пшеницу выращивали на делянках 50 м<sup>2</sup> в 4-х повторностях на серой лесной почве среднесуглинистого механического состава. В качестве посевного материала использовались семена первой репродукции сорта Прохоровка степного экотипа и сортов Люба и МиС лесного экотипа. Для морфометрического анализа в основные фазы онтогенеза брались репрезентативные выборки из 60 растений. Среди параметров вегетативной сферы учитывались общая площадь листьев на растении и сухая биомасса надземной части растения, как наиболее варьируемые признаки. Суммарную сортоспецифичность ростовых процессов и пластичность сорта оценивали по средним значениям морфологических признаков, степень выровненности популяции – по значениям коэффициента вариации, достоверность различий – по критерию Стьюдента и путем сравнения коэффициентов вариации (Зайцев, 1984).

Растения яровой пшеницы в первую половину вегетации особенно чувствительны к недостатку влаги и высоким ночным температурам, которые задерживает рост и развитие, заложение и дифференциацию колоса (Куперман, 1953). В начале вегетации наиболее благоприятные условия складывались в 2003–2005 гг. Количество осадков в эти годы превышало или соответствовало средним многолетним значениям, и было наибольшим в 2005 г. (табл. 1). Относительно неблагоприятные условия в начале вегета-

ции сложились в 2006 г., который характеризовался малым количеством выпавших осадков и среднесуточными температурами выше 17<sup>0</sup>С. Во вторую половину вегетации среднемесячные температуры во все годы исследований превышали многолетние данные на 1–2<sup>0</sup>С. При этом наибольшее количество осадков в июле-августе выпало 2003 г. Следовательно, вегетационные периоды 2003 и 2005 гг. отличались избыточно увлажненными условиями, 2004г. был сравнительно нормально увлажненным, а 2006 г. – засушливым.

Таблица 1

Условия увлажнения в межфазные периоды

| Межфазные периоды  |                               | Количество осадков, мм |        |            |         |
|--------------------|-------------------------------|------------------------|--------|------------|---------|
|                    |                               | 2003 г.                | 2004 г | 2005 г.    | 2006 г. |
| Май                | Всходы – выход в трубку       | 119                    | 99,6   | <u>172</u> | 42,7    |
| Июнь               |                               |                        |        |            |         |
| Июль               | Колошение – восковая спелость | <u>163</u>             | 119,1  | 103        | 79,9    |
| Август             |                               |                        |        |            |         |
| Всего за вегетацию |                               | 282                    | 218,7  | 275        | 122,6   |

У сортов разного экологического происхождения при их одновременном посеве и воздействии одного и того же комплекса факторов среды проявляются некоторые общие черты реализации морфогенеза. Сравнительный анализ фактических данных показал, что сорта степного и лесного экотипов положительно реагируют на увлажнение увеличением средних значений основных показателей вегетативной сферы – площади листьев и сухой биомассы (рис.1, 2). Сорт Люба лесного экотипа в нормально и избыточно увлажненные 2004 и 2005 гг. отличался наибольшими значениями площади листьев (75,7 см<sup>2</sup> и 89,5 см<sup>2</sup> соответственно) по сравнению с сортом Прохоровка степного экотипа. При этом нарастание листовой поверхности происходило до фазы выхода в трубку. У сорта Прохоровка общая площадь листьев в благоприятные по увлажнению вегетационные периоды постоянно нарастала до стадии колошения-цветения. В относительно засушливом 2006 г. максимальные значения площади листьев у сорта Прохоровка были достоверно выше, чем у сорта МиС лесного экотипа.

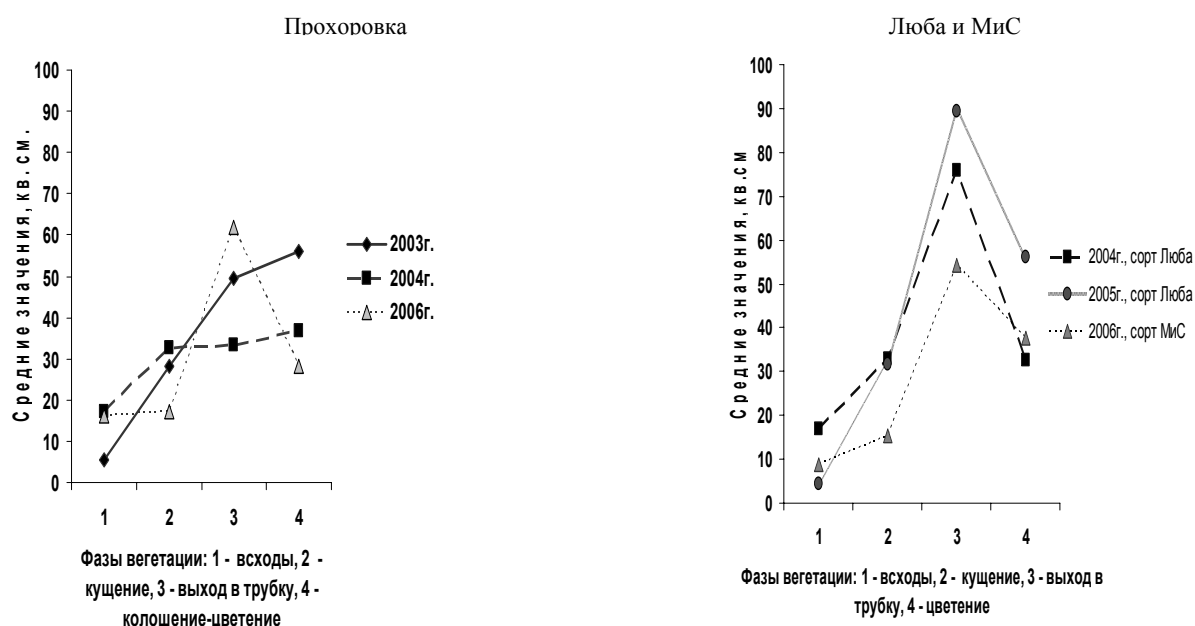


Рис. 1. Динамика площади листьев в ходе онтогенеза и по годам возделывания

Другой морфометрический параметр – сухая биомасса, как интегральный показатель общего жизненного состояния растений, характеризуется постоянным увеличением в ходе вегетации. Сорта лесного экотипа во все годы исследований отличались достоверно большими значениями сухой биомассы по сравнению с сортом степного экотипа. На стадии колошения-цветения средние значения сухой биомассы у исследуемых сортов были сравнительно наибольшими в избыточно увлажненные вегетационные периоды 2003 и 2005 гг. (1, 6г., 2,3 г). В засушливый 2006 г. сухая биомасса растений сорта МиС была на 43% выше, чем у сорта Прохоровка.

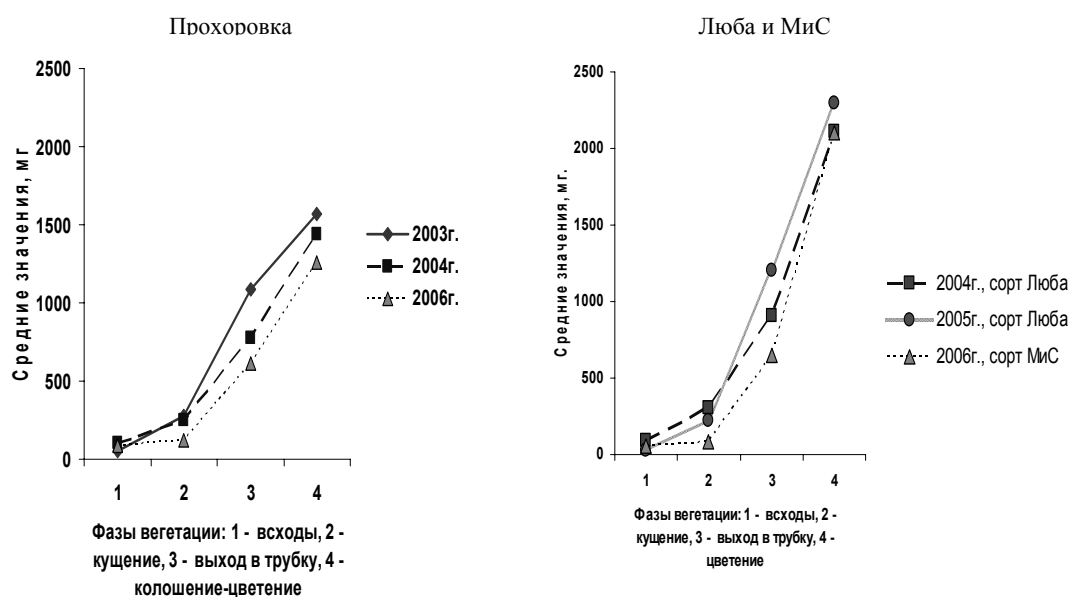


Рис. 2. Динамика сухой биомассы в ходе онтогенеза и по годам возделывания

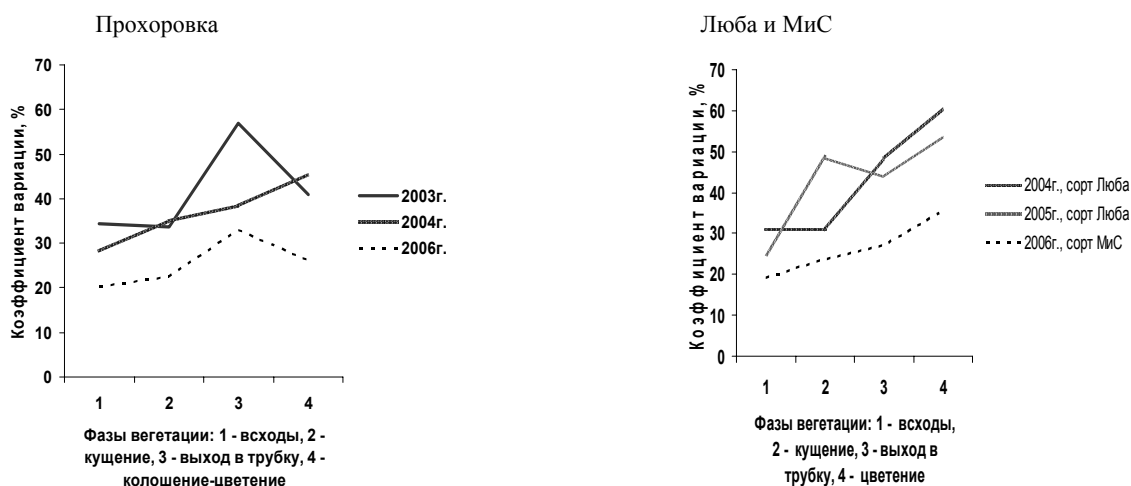


Рис. 3. Динамика изменчивости площади листьев в онтогенезе и по годам возделывания

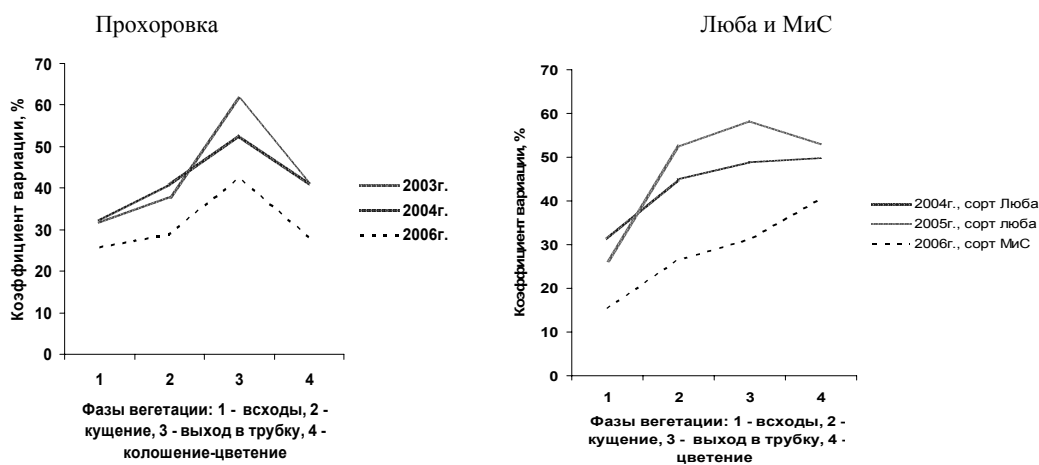


Рис. 4. Динамика изменчивости сухой биомассы в онтогенезе и по годам возделывания

Исследуемые популяции разных экотипов характеризовались одинаковым размахом фенотипической изменчивости в зависимости от количества выпавших осадков (рис. 3, 4). Согласно значениям коэффициента вариации степень изменчивости внутри посева в достаточно увлажненные годы была средней и высокой. В посевах сорта Прохоровка площадь листьев и сухая биомасса изменялись в пределах от 33 до 58%, а у сорта Люба от 28 до 60%. В засушливых условиях 2006 г. степень изменчивости была средней и низкой. В посевах сорта Прохоровка площадь листьев и сухая биомасса изменялись в пределах от 23 до 38%, а у сорта МиС от 17 до 35%. Значения коэффициента вариации достоверно не различались между сортами разных экотипов. Высокая гетерогенность особей и пестрота фенотипического состава популяций отражают проявление адаптивных свойств у исследуемых сортов, которые в большей степени были выражены в благоприятные по увлажнению 2003–2005 гг.

Приспосабливаясь к жизни в условиях сообщества, популяции растений вырабатывают определенный уровень изменчивости как форму тактики, которая может им обеспечить наиболее полную реализацию онтогенетической программы (Злобин, 1989). Если изменчивость параметров вегетативной сферы сортов Люба и МиС характеризовалась преимущественно дивергентным характером и постоянно нарастала в ходе онтогенеза, то изменчивость у сорта Прохоровка отличалась своим дивергентно-конвергентным характером. Она от всходов до выхода в трубку нарастала, что способствовало увеличению приспособительных возможностей, а затем к стадии колошения-цветения уменьшалась, отражая выравнивание посевов перед периодом созревания семян.

Урожайность, также как и морфометрические показатели – важнейший показатель продуктивности и адапционных возможностей сорта. Урожайность сортов исследуемых экотипов была наибольшей в избыточно увлажненные 2003 и 2005 гг., что связано, прежде всего, с высокими значениями площади листьев и сухой биомассы в эти годы (табл. 2). В нормально увлажненный 2004г. урожайность сорта Прохоровка была достоверно выше на 3, 2 ц/га выше, чем у сорта Люба лесного экотипа.

Таблица 2

Урожайность сортов в разные годы возделывания

| Годы возделывания | Степной экотип   | Лесной экотип |           |
|-------------------|------------------|---------------|-----------|
|                   | Прохоровка, ц/га | Люба, ц/га    | МиС, ц/га |
| 2003г.            | 36,4±1,2         | –             | –         |
| 2004г.            | 35,1±0,71        | 31,9±0,64     | –         |
| 2005г.            | –                | 34,5±1,7      | –         |
| 2006г.            | 28,7±0,72        | –             | 27,1±1,15 |

Таким образом, у яровой пшеницы сортов степного и лесного экотипов прослеживается прямая зависимость значений площади листьев и сухой биомассы, а также вариабельность этих признаков от суммы осадков, выпавших за вегетацию. Внутрипопуляционная изменчивость дивергентно-конвергентного характера в посевах сорта Прохоровка степного экотипа положительно отражается на его урожайности.

#### Литература

- Зайцев Г.И. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.  
 Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань, 1989. 145с.  
 Кутерман Ф.М. Биологические основы культуры пшеницы. М., 1953. 299 с.

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ АДАПТИВНОГО ДЕЙСТВИЯ СЕЛЕНА ПРИ ГИПОТЕРМИИ В ПОБЕГАХ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ *SOLANUM TUBEROSUM*

Пузина Т.И., Прудников П.С.

Орел, Орловский государственный университет

Селен – один из важнейших компонентов антиоксидантной защиты. Он входит в состав ряда ферментов (глутатионпероксидазы, глутатион-S-трансферазы), принимающих участие в поддержании перекисного гомеостаза. Наряду с этим, показано, что влияние данного микроэлемента распространяется на многие физиологические процессы, что свидетельствует о полифункциональном характере действия селена на растительный организм (Вихрева и др., 2001; Кузнецов и др., 2003; Солдатов, 2005). В этой связи имеет значение изучение «способа» его действия, то есть последовательной серии процессов, в результате которой возникает измеряемый физиологический ответ. Исследование «способа» действия создает теоретическую основу управления продукционным процессом растения.

Одними из основных эндогенных регуляторов физиологических процессов являются фитогормоны (Полевой, 1982; Кулаева, 1995). Их роль в физиологии действия селена в оптимальных и стрессовых условиях среды остается малоисследованной.

Цель данной работы состояла в выявлении специфики действия селена на гормональный статус *Solanum tuberosum* L. при оптимальных температурных условиях и адаптации к гипотермии ( $-2^{\circ}\text{C}$ ). Для растений картофеля заморозки на первых этапах вегетации являются губительными.

Объектом исследования служили растения *Solanum tuberosum* сорта Скороплодный. После прохождения глущего покоя клубни переносили из овощехранилища в условия лаборатории. Для получения 30-дневных побегов возобновления клубни помещали в ящики с увлажненными опилками и проращивали в начале в темноте, а после появления на поверхности субстрата побегов возобновления – в люминостате «Флора-1» при температуре  $20\pm 2^{\circ}\text{C}$ .

Варианты опыта включали замачивание клубней на шесть часов в  $5,8\cdot 10^{-3}$  М растворе  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$ ,  $5,7\cdot 10^{-5}$  М растворе ИУК и в растворе  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$ +ИУК (в указанных концентрациях). Контролем служило замачивание клубней в воде. Гипотермию создавали, помещая ящики с 30-дневными побегами возобновления в низкотемпературный шкаф (Т 25/01) при температуре  $-2^{\circ}\text{C}$  на два часа. Контролем служили растения, выдерживаемые при оптимальной температуре  $20\pm 2^{\circ}\text{C}$ .

Для анализов отбирали средние пробы 30-дневных побегов возобновления, находящиеся в бесстрессовых условиях, в условиях двухчасовой гипотермии, через четыре и 24 часа после стресса, а также через 14 суток.

Содержание фитогормонов определяли методом твердофазного иммуноферментного анализа (Кудоярова и др., 1990), в качестве стандартных растворов гормонов были взяты: ИУК, зеатин, АБК («Serva», Германия). О липопероксидации мембран судили по количеству малонового диальдегида (Стальная, Гаришвили, 1977), о ростовой активности органов – по относительной скорости роста.

В таблицах и рисунках представлены средние арифметические из 5-кратной биологической повторности и их стандартные ошибки. Аналитическая повторность 5–7-кратная. Достоверность результатов оценивали при уровне доверительной вероятности выше 0,95 (Лакин, 1980).

В оптимальных условиях среды антиоксидант селен оказал неоднозначное действие на уровень гормонов в побегах возобновления: существенно повысил содержание ИУК, но заметно снизил количество зеатина и, особенно, АБК (табл.1). Механизм такого влияния неизвестен, однако, можно полагать, что селен участвует в регуляции метаболизма фитогормонов. Имеются сведения об ингибировании селеном активности фермента ауксинового обмена – ИУК-оксидазы (Kwid et al., 1989), уменьшении уровня пуринов – основных предшественников в биосинтезе цитокининов, регуляции работы альдегидоксидазы, участвующей в образовании общих предшественников ИУК и АБК (Sekimoto et al., 1997).

Таблица 1

Влияние селенита натрия на содержание фитогормонов в побегах возобновления, мкг/г сухой массы

| Вариант                   | ИУК            | Зеатин         | АБК            |
|---------------------------|----------------|----------------|----------------|
| Контроль                  | $3,99\pm 0,24$ | $0,20\pm 0,01$ | $0,69\pm 0,04$ |
| $\text{Na}_2\text{SeO}_3$ | $7,10\pm 0,50$ | $0,13\pm 0,01$ | $0,36\pm 0,02$ |

В литературе не найдено сведений о влиянии селена на гормональный статус растений в условиях стресса. Вместе с тем, известен адаптивный эффект селена при действии стрессоров (Кузнецов и др., 2003). Результаты исследований показали, что в условиях двухчасовой гипотермии ( $-2^{\circ}\text{C}$ ) обогащение клубней селеном заметно сдерживало падение уровня ИУК и зеатина (рис.1). Количество абсцизовой кислоты, в отличие от контроля, возросло.

Было важным изучить ответ гормональной системы растений, обогащенных селенитом натрия, в первые часы последствия стрессора, так как это дает возможность выявить первичные реакции, регулирующие процесс выхода растения из состояния стресса. Полученные результаты показывают, что селен, способствовал более раннему восстановлению содержания ИУК до первоначального значения (в период между 4–24 часами после действия стрессора), тогда как в контрольном варианте ауксины так и не достигли бесстрессового уровня в исследуемый период (рис.1.). Максимум накопления АБК под влиянием селена отмечен уже к четырем часам после прекращения действия отрицательной температуры. В контроле достоверное повышение АБК наблюдали позднее.

Роль фитогормонов в адаптации растений к стрессорам показана рядом исследователей (Таланова, Титов, 1989; Веселов, 2001; Пустовойтова и др., 2004). Представляло интерес сопоставить изменение содержания гормонов под влиянием селена в условиях гипотермии с работой антиоксидантной системы. Определяли содержание малонового диальдегида – конечного продукта перекисного окисления липидов мембран (рис.2). В оптимальных температурных условиях на фоне более высокого уровня ИУК селен уменьшал деградацию мембран. Наиболее наглядно эффект селена проявился при двухчасовом воздействии отрицательной температуры, когда тормозилось падение аукси-

на в побегах, и в первые часы адаптации – на фоне возрастания АБК и более быстрого восстановления уровня ИУК. Доказательством положительной роли ИУК в стабилизации процесса липопероксидации мембран явились опыты с экзогенной ИУК, которая уменьшила количество малонового диальдегида, а при совместном действии с селенитом усилила его эффект.

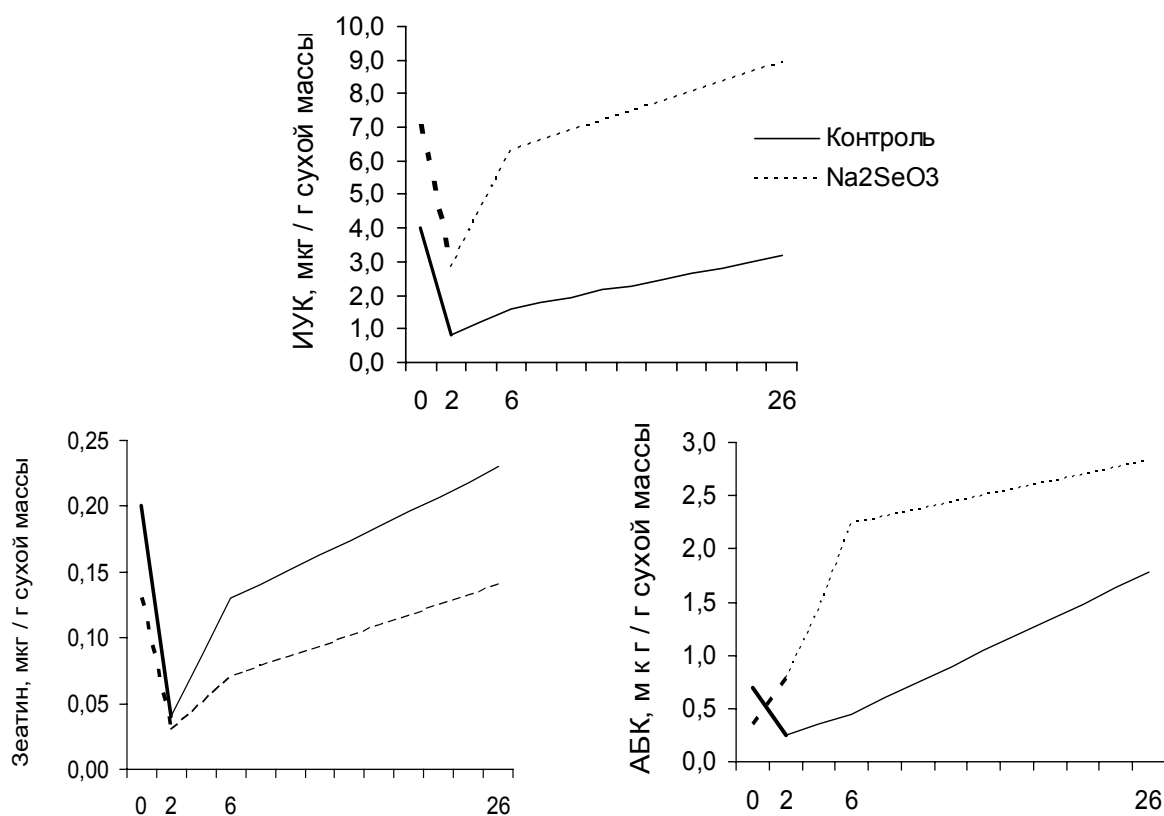


**Рис. 1.** Влияние селенита натрия на содержание ИУК, зеатина, АБК в побегах возобновления растений картофеля при адаптации к гипотермии.

0 – оптимальные температурные условия, 2 – 2<sup>х</sup>-часовая гипотермия, 6 – через 4 часа после стресса, 26 – через 24 часа после стресса. Жирные линии означают время воздействия отрицательной температуры (–2°C).

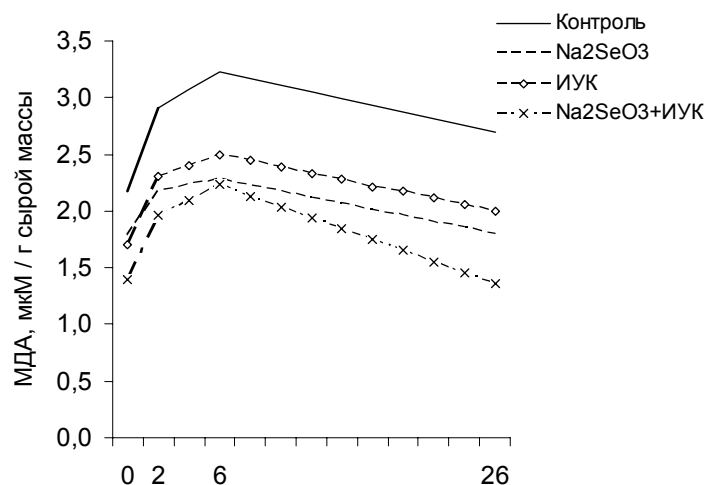


**Рис. 2.** Содержание малонового диальдегида в побегах возобновления растений картофеля при адаптации к гипотермии.

0 – оптимальные температурные условия, 2 – 2<sup>х</sup>-часовая гипотермия, 6 – через 4 часа после стресса, 26 – через 24 часа после стресса.

Специфически изменив гормональный статус и снизив перекисное окисление мембран, селен более чем на 20% уменьшил негативное действие отрицательной температуры на рост побегов возобновления картофеля и их придаточных корней через 14 суток после стресса (табл.2). И в данном случае, экзогенная ИУК при совместном применении с селенитом натрия усилила положительное влияние селена на ростовую активность.

Таблица 2

**Ростовая активность побегов возобновления и их придаточных корней через 14 суток после стресса (–2°C в течение двух часов)**

| Вариант                               | Ростовая активность, % |           |                         |           |                        |           |
|---------------------------------------|------------------------|-----------|-------------------------|-----------|------------------------|-----------|
|                                       | сырой массы побегов    |           | объема корневой системы |           | длины корневой системы |           |
|                                       | 20±2°C                 | –2°C      | 20±2°C                  | –2°C      | 20±2°C                 | –2°C      |
| Контроль                              | 5,16±0,28              | 3,42±0,23 | 4,00±0,23               | 2,34±0,16 | 5,27±0,32              | 4,10±0,28 |
| Na <sub>2</sub> SeO <sub>3</sub>      | 6,99±0,40              | 5,22±0,34 | 5,28±0,34               | 3,48±0,23 | 6,56±0,33              | 5,99±0,31 |
| ИУК                                   | 10,82±0,72             | 8,91±0,57 | 5,72±0,36               | 3,72±0,23 | 7,24±0,51              | 6,80±0,41 |
| Na <sub>2</sub> SeO <sub>3</sub> +ИУК | 10,40±0,69             | 8,35±0,50 | 8,14±0,50               | 5,48±0,37 | 7,54±0,46              | 7,10±0,50 |

Таким образом, полученные результаты могут свидетельствовать о том, что адаптивное действие селена, проявившееся в конечном итоге на ростовой активности растений картофеля, по крайней мере, частично опосредовано изменением содержания фитогормонов.

#### Литература

- Веселов А.П. Гормональная и антиоксидантная системы при ответе растений на тепловой шок: Автореф дис. ... д-ра биол. наук. М., 2001. 39с.
- Вихрева В.А., Хрянин В.Н., Гинс В.К., Блиноватов А.Ф. Адаптогенная роль селена в высших растениях // Вестник Башкирского университета. 2001. № 2. С. 65 – 66.
- Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю., Каравайко Н.Н., Гюли-Заде В.З., Чередова Е.П., Мустафина А.Р., Мошков И.Е., Кулаева О.Н. Иммуноферментная тест-система для определения цитокининов // Физиология растений. 1990. Т. 37. Вып.1. С. 193 – 199.
- Кузнецов В.С., Холодова В.П., Кузнецов В.В., Ягодин Б.А. Селен регулирует водный статус растений при засухе // Доклады Академии наук. 2003. Т. 390. №5. С. 713 – 715.
- Кулаева О.Н. Восприятие и преобразование гормонального сигнала у растений. Анализ проблемы и введение к публикации материалов Международного симпозиума: Восприятие и трансдукция гормональных сигналов у растений // Физиология растений. 1995. Т.42. №5. С. 661 – 670.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1980. 293с.
- Полевой В.В. Фитогормоны, Л., 1982. 248с.
- Пустовойтова Т.Н., Жданова Н.Е., Жолкевич В.Н. Последовательность изменений содержания ИУК и АБК в листьях огурца при прогрессирующей почвенной засухе // Физиология растений. 2004. Т. 51. №4. С. 569 – 574.
- Солдатов С.А. Влияние селената натрия на рост, развитие и проявление пола у двудомных растений конопля: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 28с.
- Стальная И.Д., Гаришвили Т.Г. Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты // Современный методы в биохимии. М., 1977. С. 66 – 68.
- Таланова В.В., Титов А.Ф. Действие экзогенных гормонов и ингибиторов синтеза белка при повреждающих растения томатов низких и высоких температурах // Физиология и биохимия культурных растений. 1989. Т.21. С. 48 – 52.
- Kwid S.C., Faraji B., Levander O.A. Mechanism of indole-3-acetic acid oxidation by plant peroxidases: anaerobic stopped-flow spectrophotometric studies on horseradish and tobacco peroxidases // J. Biochemistry. 1989. V. 3. P. 305 – 312.
- Sekimoto H., Seo M., Takio K., Kamiya Y., Koshihara T. Molecular cloning and sequence analysis of aldehyde oxidase from maize // Plant Physiology. 1997. V. 114. №3 (Suppl.). P.45 – 47.

## СТРУКТУРА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Ронжина Д.А., Иванов Л.А.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

Для наземных растений показано, что концентрация химических элементов и соединений в листьях тесно связана со структурой листа (Van Arendonk, Poorter, 1994; Van Arendonk et al., 1997; Niinemets et al., 1999a) и функциональной активностью вида (Poorter, Bergkotte, 1992; Grime et al., 1997; Пьянков и др., 2001). Такие показатели, как содержание углерода, азота и минеральных веществ в листьях, входят в комплекс причинно взаимосвязанных параметров (включая продолжительность жизни листа, УППЛ, скорость фотосинтеза и скорость роста), которые являются центральными в эко-



логической физиологии растений (Thompson et al., 1997; Niinemets et al., 1999b; Poorter, de Jong, 1999). Целью данной работы было выявить характер зависимости между параметрами структуры и химического состава листьев у водных растений.

Исследования проведены на 19 видах высших водных растений из 9 семейств (табл.). Материал собран в реках Сысерть и Исеть Свердловской области. Для анализа использовали листья, собранные в период цветения-плодоношения растений.

Эколого-биологическая характеристика изученных видов гидрофитов

| Вид                                        | Семейство               | Экологическая группа |
|--------------------------------------------|-------------------------|----------------------|
| <i>Ceratophyllum demersum</i> L.           | <i>Ceratophyllaceae</i> | СГпг                 |
| <i>Elodea canadensis</i> Michx.            | <i>Hydrocharitaceae</i> | СГпг                 |
| <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.         | <i>Hydrocharitaceae</i> | СГпл                 |
| <i>Lemna gibba</i> L.                      | <i>Lemnaceae</i>        | СГпл                 |
| <i>Lemna minor</i> L.                      | <i>Lemnaceae</i>        | СГпл                 |
| <i>Lemna trisulca</i> L.                   | <i>Lemnaceae</i>        | СГпг                 |
| <i>Myriophyllum spicatum</i> L.            | <i>Haloragaceae</i>     | УГпг                 |
| <i>Nuphar intermedia</i> Ledeb.            | <i>Nymphaeaceae</i>     | УГпл                 |
| <i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith             | <i>Nymphaeaceae</i>     | УГпл                 |
| <i>Nuphar pumila</i> (Timm) DC.            | <i>Nymphaeaceae</i>     | УГпл                 |
| <i>Nymphaea candida</i> J. Presl.          | <i>Nymphaeaceae</i>     | УГпл                 |
| <i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray | <i>Polygonaceae</i>     | УГпл                 |
| <i>Potamogeton alpinus</i> Balb.           | <i>Potamogetonaceae</i> | УГпг                 |
| <i>Potamogeton compressus</i> L.           | <i>Potamogetonaceae</i> | УГпг                 |
| <i>Potamogeton natans</i> L.               | <i>Potamogetonaceae</i> | УГпл                 |
| <i>Potamogeton pusillus</i> L.             | <i>Potamogetonaceae</i> | УГпг                 |
| <i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.  | <i>Lemnaceae</i>        | СГпл                 |
| <i>Utricularia vulgaris</i> L.             | <i>Lentibulariaceae</i> | СГпг                 |
| <i>Zannichellia palustris</i> L.           | <i>Zannichelliaceae</i> | УГпг                 |

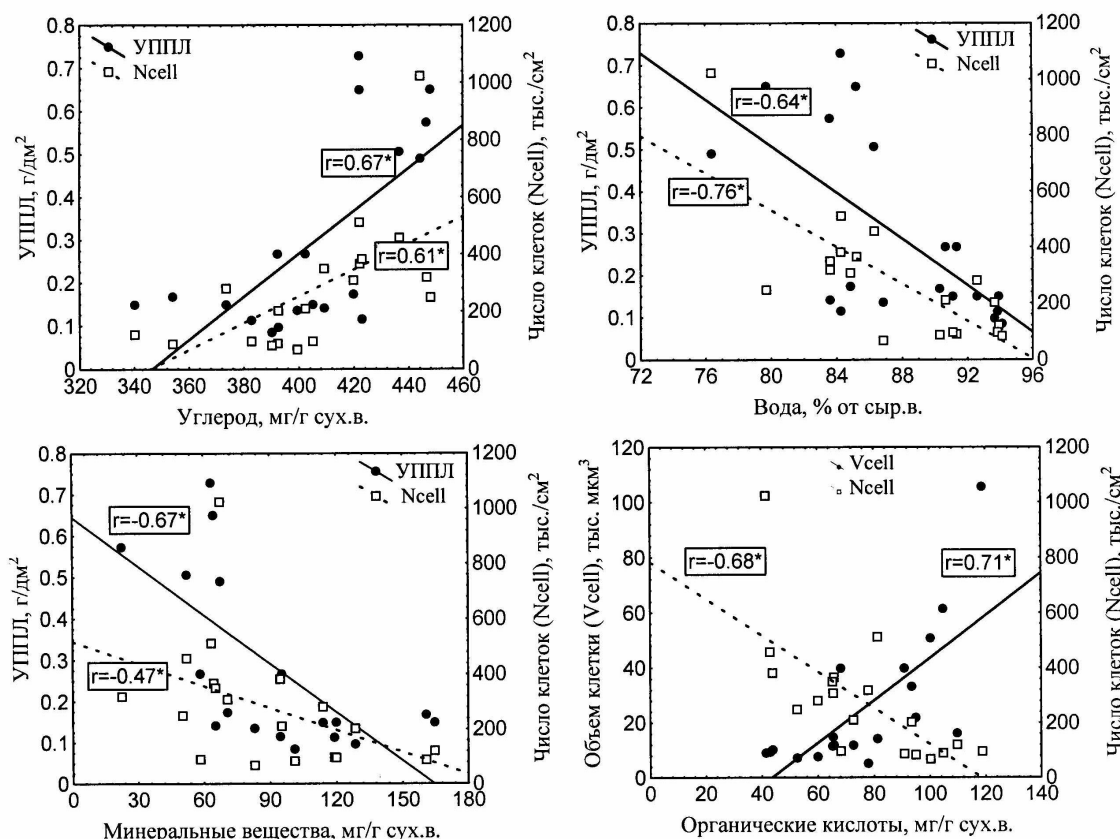
Обозначения: СГпг – гидрофиты, свободно плавающие в толще воды; УГпг – погруженные укореняющиеся гидрофиты; УГпл – укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями; СГпл – гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды.

Количественные показатели структуры фотосинтетического аппарата изучали по методу Мокроносоева А.Т. (1981). Для определения химической композиции среднюю пробу листьев с 10–15 растений фиксировали при 125°C и досушивали при 75°C в термостате. Общее содержание азота и углерода измеряли на автоматическом С-Н-N анализаторе. Количество растворимых сахаров и неструктурных полисахаридов определяли колориметрически с антроном. Концентрацию органических кислот определяли на основе измерения щелочности золы и содержания нитратов (Poorter et al., 1997). Общее содержание минеральных элементов рассчитывали как сумму золы и NO<sub>3</sub> с вычетом поправки на щелочность золы (Poorter, Bergkotte, 1992).

Наши исследования показали, что химический состав листьев гидрофитов тесно связан с количественными параметрами фотосинтетического аппарата – удельной поверхностной плотностью листа (УППЛ), объемом и числом фотосинтетических клеток. Мы обнаружили достоверную положительную корреляцию между содержанием углерода в листе и УППЛ и числом фотосинтетических клеток в единице площади листа (рис.). Ранее было показано, что масса листа у водных растений представлена преимущественно фототрофными тканями, и существует значимая достоверная корреляция между УППЛ и числом фотосинтезирующих клеток (Ронжина, Пьянков, 2001). Следовательно, можно предположить, что увеличение количества углерода в листе при увеличении УППЛ связано с развитием фотосинтетического аппарата листа. Увеличение содержания растворимых углеводов при увеличении УППЛ ( $r=0,48^*$ ) также может быть вызвано возрастанием мощности ассимиляционного аппарата листа. Для наземных растений установлено, что большое содержание углерода у видов с высокой плотностью листа обусловлено большой долей склеренхимы в листе (Van Arendonk, Poorter, 1994; Van Arendonk et al., 1997).

Результаты исследования показали, что у водных растений увеличение УППЛ и числа фотосинтетических клеток в единице площади листа сопровождалось снижением содержания минеральных веществ и воды в листе (рис.). Обратная корреляция между плотностью листа и концентрацией минералов также установлена ранее для наземных травянистых растений (Poorter, de Jong, 1999). В наземных местообитаниях растения с низкой УППЛ характеризуются высокой скоростью роста, и высокое содержание минералов необходимо таким растениям для поддержания осмотического потенциала на более высоком уровне по сравнению с медленно растущими видами (Poorter, Bergkotte, 1992).

Обнаружена положительная связь между объемом клетки мезофилла и содержанием органических кислот в листе (рис.). Вероятно, это обусловлено тем, что значительная часть органических кислот клетки накапливается в вакуоли, и эта органелла может занимать до 90% от объема клетки (Медведев, 2004).



Корреляции между параметрами структуры и химического состава листьев гидрофитов.

Значимые корреляции отмечены звездочкой ( $p \leq 0,001$ );  $r$  – коэффициент корреляции.

Таким образом, результаты наших исследований позволяют сделать заключение, что изменение структуры фотосинтетического аппарата у гидрофитов сопровождалось закономерными изменениями химического состава листьев. Это выражалось в увеличении содержания углерода и снижении количества минеральных веществ и воды в листьях при возрастании УППЛ и числа фотосинтезирующих клеток. Изменение объема клеток было связано с изменением содержания органических кислот в листе.

#### Литература

- Медведев С.С. Физиология растений. СПб., 2004. 336 с.
- Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 196 с.
- Пьянков В.И., Иванов Л.А., Ламберс Х. Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2001. № 4. С. 243–251.
- Ронжина Д.А., Пьянков В.И. Структура фотосинтетического аппарата листьев пресноводных гидрофитов: I. Общая характеристика мезофилла листа и сравнение с наземными растениями // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 661–669.
- Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Hodgson J.G., Cornelissen J.H.C., Rorison I.H., Hendry G.A.F., Ashenden T.W., Askew A.P., Band S.R., Booth R.E., Bossard C.C., Campbell B.D., Cooper J.E.L., Davison A.W., Gupta P.L., Hall W., Hand D.W., Hannah M.A. Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants // Oikos. 1997. V. 79. P. 259–281.
- Niinemets U., Kull O., Tenhunen J.D. Variability in leaf and chemical composition as a function of canopy light environment in coexisting deciduous trees // Int. J. of Plant Science. 1999a. V. 160. P. 837–848.
- Niinemets U., Tenhunen J.D., Santa N.R., Chaves M.M., Faria T., Pereira J.S., Reynolds J.F. Interactive effects of nitrogen and phosphorus on the acclimation potential of foliage photosynthetic properties of cork oak, *Quercus suber*, to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations // Global Change Biology. 1999b. V. 5. P. 455–470.
- Poorter H., Bergkotte M. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate // Plant, Cell and Environment. 1992. V. 15. P. 221–229.
- Poorter H., de Jong R. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity // New Phytologist. 1999. V. 143. P. 163–176.
- Poorter H., van Berkel Y., Baxter R., Den Hertog J., Dijkstra P., Gifford R.M., Griffin K.L., Roumet C., Roy J., Wong C.S. The effect of elevated CO<sub>2</sub> on the chemical composition and construction costs of leaves of 27 C<sub>3</sub> species // Plant, Cell and Environment. 1997. V. 20. P. 472–482.

Thompson K., Parkinson J.A., Band S.R., Spencer R.E. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora // New Phytologist. 1997. V. 136. P. 679–689.

Van Arendonk J.J.C.M., Poorter H. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate // Plant, Cell and Environment. 1994. V. 17. P. 963–970.

Van Arendonk J.J.C.M., Niemann G.J., Boon J.J., Lambers H. Effect nitrogen supply on the anatomy and chemical composition of leaf of four grass species belonging to the genus *Poa*, as determined by image-processing analysis and pyrolysis-mass spectrometry // Plant, Cell and Environment. 1997. V. 20. P. 881–897.

## ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

Сазонова Т.А., Придача В.Б.

Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

Хвойные растения широко представлены в условиях Северо-Запада России. Основными лесообразующими породами являются *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst., которые различаются по своим биологическим характеристикам. В литературе имеется большое число исследований, касающихся лесоводческих проблем (Казимиров и др., 1977; Волков, 2003 и др.), биологии развития (Кищенко, 2000), физиолого-биохимических перестроек в сезонной и онтогенетической динамике (Новицкая, 1984; Габукова, 1989; Чернобровкина, 2001 и др.) хвойных растений данного региона.

Цель нашей работы – исследование эколого-физиологических аспектов жизнедеятельности *Pinus sylvestris* и *Picea abies*. Для оценки жизнедеятельности растительного организма мы использовали параметры водного и минерального обменов. По этим показателям мы изучали реакцию *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. на закономерные изменяющиеся в течение суток и года гидрометеорологические и эдафические условия.

Известно, что исследуемые нами виды хвойных растений хорошо адаптированы к климатическим условиям северных регионов. Результаты нашего исследования в среднетаежной подзоне в сосняке черничном (Республика Карелия, полевая лаборатория «Габозеро») показали высокую интенсивность процесса водного обмена в широких пределах варьирования гидрометеорологических факторов. Это свидетельствовало о приспособленности исследуемых видов к широкому диапазону условий вегетации. Так, максимальная движущая водный поток сила у *Pinus sylvestris* и *Picea abies* наблюдалась при температуре ( $T$ ) и относительной влажности ( $H$ ) воздуха, равных  $\sim 15\text{--}25^\circ\text{C}$  и  $\sim 35\text{--}60\%$ . Диапазоны  $T$  и  $H$  одинаковы в разные вегетационные периоды. Их сходство для двух видов древесных растений является правомерным, поскольку они произрастают в регионах с одинаковой вариабельностью климатических условий.

Наши многолетние данные, полученные в условиях достаточного почвенного увлажнения, показали, что водный режим *Pinus sylvestris* и *Picea abies* закономерно изменяется в течение суток и вегетационного периода. Максимальные скорости водного потока по стволам *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. составили 9,96 и 8,60 г см<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Наибольшие среднесуточные величины  $V$ , наблюдаемые в летние месяцы, составили, например, в 1992 г. у *Pinus sylvestris* и *Picea abies*  $3,6 \pm 0,25$  и  $2,9 \pm 0,3$  г см<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Как среднесуточные, так и максимальные величины  $V$  у *Pinus sylvestris* были выше, чем у *Picea abies*, что связано с большим ксилемным сопротивлением у *Picea abies* по сравнению с *Pinus sylvestris* (Hellkvist et al., 1974). Дневные величины водных потенциалов побегов *Pinus sylvestris* и *Picea abies* варьировали в пасмурную и холодную погоду в пределах  $-0,65 \dots -0,95$  МПа, в солнечную – *Pinus sylvestris*  $-1,0 \dots -1,6$  МПа и *Picea abies*  $-1,1 \dots -2,5$ , ночные  $\Psi_{\max}$  для обоих видов колебались от  $-0,3$  до  $-0,7$  МПа.

Диапазоны изменчивости показателей водного обмена сохранялись в разные вегетационные периоды. Это явилось основанием для расчета средних за вегетационный период, который является целостным этапом в развитии древесного растения, величин скорости водного потока и водных потенциалов. Мы установили, что усредненные за эти интервалы времени показатели водного режима являются инвариантными, т. е. их величины слабо варьируют в разные вегетационные периоды. Эти данные свидетельствуют об адаптации процесса водного обмена не только к изменяющимся суточным и годичным ритмам, но и к среднегодовым значениям климатических показателей, что согласуется с гипотезой Л.К. Кайбияйнена (2003) о существовании параметрической адаптации.

Аналогичные закономерности поддержания устойчивого диапазона варьирования при изменяющихся условиях среды мы установили по показателям минерального обмена *Pinus sylvestris* и *Picea abies*, которые были исследованы в среднетаежной подзоне в сосняке черничном и ельнике черничном (Республика Карелия, Ботанический сад ПетрГУ). Также как и показатели водного обмена, усредненные за период вегетации данные по минеральному обмену – содержание и соотношение  $N : P : K$  в ксилемном соке *Pinus sylvestris* не различались по годам исследования, т.е. являлись инвариантными характеристиками. В то же время отклонения от средних за вегетацию значений мы наблюдали при исследовании годичной динамики содержания и соотношения  $N : P : K$  в ксилемном соке, почках, одно- и двухлетней хвое, поскольку потребности в минеральных элементах в разные фазы развития растения различны. При этом если содержание  $N$ ,  $P$  и  $K$  в разных органах и тканях в течение вегетации колебалось в значительных пределах (в

2–3 раза), то их соотношение варьировало в меньшей степени. Наряду с этим оно значимо изменялось в процессе развития хвои от почки до двухлетней хвои.

Таким образом, исследование переменных водного и минерального обменов во времени выявило их инвариантность в погодичной динамике.

Известно, что ареалы хвойных растений достаточно широки, и они произрастают в различных почвенно-климатических условиях. Поэтому представляло интерес посмотреть, изменяются ли значения инвариантных показателей в пространстве, в частности в зависимости от эдафических условий.

Наши исследования предрассветных и дневных водных потенциалов охвоенных побегов *Pinus sylvestris*, произрастающих в разных эдафических условиях и входящих в экологический ряд сосновых древостоев, показали отсутствие значимых различий в этих величинах как по отдельным дням, так и в целом за период вегетации. Одинаковыми были и диапазоны их изменчивости. Вариабельность этих величин была связана с колебаниями погодных условий и водного статуса растений, но не зависела от почвенных условий.

Изучение показателей минерального обмена *Pinus sylvestris* и *Picea abies*, входящих в экологические ряды сосновых и еловых древостоев, показало стабильность  $N : P : K$  в различных органах, тканях и целом растении. Это свидетельствовало о сбалансированности в растениях основных обменных процессов, несмотря на различия в почвенных условиях. При этом больший уровень стабильности соотношения  $N : P : K$  был отмечен для *Picea abies* по сравнению с *Pinus sylvestris*, для которой выявлены две контрастные группы фитоценозов.

Анализ содержания минеральных элементов по органам растений (хвоя, кора, корни и ствол) показал их зависимость от почвенных условий. В то же время, при расчете на целое растение (единицу массы древостоя) были получены стабильные значения содержания зольных элементов и азота. Для соснового древостоя эта величина составила  $4,51 \pm 0,06$  кг т<sup>-1</sup>, коэффициент вариации 3,5%; для елового древостоя –  $1,09 \pm 0,03$  %, коэффициент вариации 7,2%. Этот результат представляет особый интерес, поскольку выявленные различия при расчете на орган и целое растение свидетельствуют о существовании механизма поддержания гомеостаза на уровне организма за счет перераспределения минеральных элементов между органами. Это предположение подтверждается исследованиями структуры фитомассы при изменении почвенно-климатических условий и, в частности, для анализируемых экологических рядов сосновых и еловых древостоев (Казимиров и др., 1977). Сопоставление данных по содержанию минеральных элементов в органах растений и по их структурным характеристикам показало, что при ухудшении почвенных условий увеличивается доля органов более богатых элементами минерального питания (хвоя, корни) и уменьшается доля более бедных (ствол). Такие изменения приводят к тому, что в единице органической массы содержание зольных элементов и  $N$  оказывается постоянным, не зависящим от почвенных условий.

Следовательно, формирование в худших условиях произрастания относительно высоких запасов хвои и корней, т.е. органов, выполняющих ассимиляционную и поглощающую функции, является адаптивным механизмом, направленным на обеспечение необходимого для нормальной жизнедеятельности растения уровня содержания и соотношения элементов минерального питания. В литературе этот механизм называют «структурная адаптация» (Кайбияйнен, 2003).

Результаты нашего исследования показали, что инвариантные показатели по водному и минеральному обмену поддерживаются растительным организмом на определенном уровне и, таким образом, стратегия адаптации древесных хвойных растений к изменяющимся условиям среды направлена на поддержание гомеостаза за счет изменения масс органов растения.

Такую стратегию адаптации обеспечивают ряд структурных особенностей, присущих древесному растению как жизненной форме. Прежде всего, это – значительная масса растения, большая площадь ассимилирующей поверхности, причем разновозрастной; огромные пулы запасных веществ, в том числе субстратов для дыхания; длительная временная продолжительность жизненного цикла и возможность остановки процессов развития; большой объем неживых (одревесневших) тканей в проводящей системе. В отношении хвойных растений большое значение имеет и их эволюционная древность, связанная с типом проводящей системы (трахеиды, а не сосуды). Все это создает большой резерв структурных компонентов, соотношения между которыми могут варьировать, не нарушая целостности растительного организма.

#### Литература

- Волков А.Д. Биозокологические основы эксплуатации ельников северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск, 2003. 246 с.
- Габукова В.В. Фосфорный обмен у сосны на Севере. Петрозаводск, 1989. 152 с.
- Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С., Иванчиков А.А., Морозова Р.М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: 1977. 304 с.
- Кайбияйнен Л.К. Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск. 2003. Вып. 5. С. 65–73.
- Кищенко И.Т. Рост и развитие аборигенных и интродуцированных видов семейства Pinaceae Lindl. в условиях Карелии. Петрозаводск, 2000. 211 с.

Новицкая Ю.Е., Чикина П.Ф., Софронова Г.И., Габукова В.В., Макаревский М.Ф. Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л.: 1985. 156 с.

Чернобровкина Н.П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб.: 2001. 175 с.

Hellkvist J., Richards G.P., Jarvis P.G. Vertical gradients of water potential and tissue relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber // J. Appl. Ecol. 1974. V. 11. P. 637–667.

## РАЗВИТИЕ МИКРОРАСТЕНИЙ ЕЖЕВИКИ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ХРАНЕНИИ *IN VITRO*

Саматова И.С., Шарова Е.И., Щипарев С.М., Гавриленко Т.А., Медведев С.С.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский Государственный Университет

Длительное поддержание коллекций генбанков в естественных условиях среды способствует накоплению в растениях заболеваний и вредителей, в результате чего происходит потеря образцов. Практическое решение проблемы состоит в сохранении коллекций в контролируемых условиях среды на основе использования современных технологий. Для поддержания больших коллекций микрорастений необходимо разрабатывать эффективные и низкостратные методы длительного хранения *in vitro*. Одним из подходов к решению данной проблемы является увеличение сроков беспересадочного хранения через замедление роста микрорастений при понижении температуры до +5°C. Однако при хранении микрорастений в этих условиях низкая температура может действовать, как стрессовый фактор для растения.

Ответы растения на стресс очень сложны, и в них вовлечено много метаболических путей (Steponkus et al., 1993). Особый интерес представляет выяснение роли ферментных систем в приспособлении к неблагоприятным условиям среды. Активное участие во многих адаптивных реакциях растительного организма в ответ на стрессовые факторы принимают различные пероксидазы (Prasad et al., 1995) и активные формы кислорода (АФК), в первую очередь – H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Levine et al., 1994).

Целью настоящей работы является изучение физиологических и биохимических процессов при длительном хранении *in vitro* для разработки методов мониторинга и торможения старения микрорастений.

Объектом исследования служили микрорастения ежевики (*Rubus eubatus*) из *in vitro* коллекции ВНИИР им. Н.Н.Вавилова.

Перед постановкой на длительное хранение было проведено размножение коллекционных микрорастений ежевики путем их черенкования в стерильных условиях. Черенки высаживали на среду Мурасиге-Скуга (МС) (Reed, 1996) с добавлением цитокинина (бензиламинопурина, 1 мг/л). Через 10–14 дней пересаживали на питательную среду МС, дополненную ауксином ИУК (0,4 мг/л), для их дальнейшего роста и укоренения. Через 3–4 недели полученные микрорастения, высотой 30–40 мм, пересаживали в пробирки с питательной средой МС с половинным составом макро- и микроэлементов. На всех этапах работы с микрорастениями использовали фотопериод длинного дня (16 ч освещения и 8 ч темноты) и температуру 20–23°C на свету и 16–18°C в темноте. Отобранные микрорастения высотой 35–60 мм, с 8–15-ю листьями с хорошо сформированной корневой системой переносили в условия длительного беспересадочного хранения (+5°C, интенсивность освещения 500–700 лк и фотопериод короткого дня – 8 часов свет /16 часов темнота). Исследовали динамику изменения биохимических показателей хранящихся при температуре +5°C. У контрольных микрорастений и в вариантах 4, 8 и 12 месяцев хранения анализировали следующие биохимические показатели: содержание свободного пролина, пероксида водорода, а также активность легкорастворимых и ионосвязанных пероксидаз. Получаемые результаты рассчитывали на единицу сырой массы растений.

Для определения содержания свободного пролина использовали модифицированную методику Бутса (Butes et al., 1973). Метод основан на взаимодействии свободного пролина с нингидриновым реактивом, образующим розово-красную окраску. Содержание свободного пролина определяли по калибровочной кривой, построенной с использованием растворов пролина в диапазоне концентраций от 50 до 150 мкг/мл, и выражали в микрограммах на г сырой массы.

Содержание H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> определяли по методу FOX (Gay et al., 2000). Этот метод основан на изменении окраски ксиленового оранжевого при окислении пероксидом водорода Fe<sup>2+</sup> в Fe<sup>3+</sup> в растворе разбавленной серной кислоты. С Fe<sup>3+</sup> связывается краситель ксиленовый оранжевый, образуя комплекс с максимумом поглощения при 560 нм. Концентрацию H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> в пробе рассчитывали по калибровочной кривой, построенной с использованием растворов H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (10–40 мкМ) в хлорной кислоте, подверженных такой же, как проба, процедуре очистки на анионообменной колонке.

Активность растворимых и связанных с клеточными стенками пероксидаз определяли по скорости окисления гваякола, по стандартной методике (Lin et al., 1999). Пероксидазную активность оценивали по ско-

рости образования продукта реакции тетрагваякола ( $\epsilon_{470\text{нм}}=0,0266\text{мкМ}^{-1}\text{см}^{-1}$ ) на линейном участке реакционной кривой и относили к 1 г сырой массы, измеряя каждые 0,5 мин интенсивность окраски на СФ-46.

Биохимические анализы повторяли 10 раз. На рисунках и таблицах приведены стандартные ошибки средних.

Известно, что в стрессовых ситуациях в растениях в больших количествах образуются вещества, которые служат индикаторами их неблагополучного состояния. Одним из таких веществ является пролин. Содержание пролина резко повышается при действии на растения различных стрессовых факторов (Минибаева, 2005). Для того, чтобы выяснить оказывают ли условия хранения стрессовое воздействие, было проанализировано содержание свободного пролина в процессе хранения растений ежевики при температуре  $+5^{\circ}\text{C}$ . На рис. 1 видно, что на начальных этапах хранения содержание пролина значительно повышается от 0,9 мг/г до 1,7 мг/г, но затем снижается до 0,6 мг/г. Повышение содержания свободного пролина в растениях ежевики при температуре  $+5^{\circ}\text{C}$ , по-видимому, является результатом ответной реакции растений ежевики на низкотемпературный стресс. Дальнейшее снижение содержания пролина, которое наблюдается после 8-ми месяцев хранения, можно объяснить двумя причинами. Во-первых, после того, как растение приобретает устойчивость к низкотемпературному стрессу, пролин, вероятно, перестает интенсивно образовываться. Во-вторых, при более длительном воздействии низких температур растения ежевики, возможно, не способны проявлять устойчивость к стрессовым воздействиям, и образование пролина прекращается. Это может быть связано с истощением питательной среды в пробирках выращиваемых растений и изменением газового состава (Larcher, 1995).

Практически все стрессовые воздействия в растительных организмах сопровождаются генерацией активных форм кислорода (АФК) (Минибаева, 2005). Поэтому в дальнейшей работе было проанализировано изменение динамики уровня пероксида водорода, аскорбиновой кислоты и активности пероксидаз в растениях ежевики в процессе длительного хранения.

Было показано, что в листьях растений, хранящихся длительное время при низкой температуре, уровень  $\text{H}_2\text{O}_2$  не меняется в течение первых 4 месяцев ( $1,3 \pm 0,1$  мкмоль/г сырой массы) и затем постепенно возрастает, достигая  $3,8 \pm 0,3$  мкмоль/г сырой массы через 12 месяцев хранения (рис. 2).

Известно, что стрессовые факторы могут индуцировать появление новых изоформ пероксидаз (Prasad et al., 1995). В нашей работе было показано, что активность пероксидаз в листьях ежевики резко повышается через 4–8 месяцев хранения (от 10–20 мкмоль/(мин·г.) до 50,3 мкмоль/(мин·г.) сырой массы) и затем начинает снижаться, уменьшаясь до 30–35 мкмоль/(мин·г.) сырой массы через 12 месяцев хранения (рис.3). Вероятно, в начальный период хранения высокая активность пероксидаз способствовала поддержанию содержания  $\text{H}_2\text{O}_2$  на низком уровне. Отдельные измерения активности легкорастворимых и ионосвязанных пероксидаз показали, что легкорастворимые пероксидазы проявляют в 5–15 раз более низкую активность по сравнению с активностью ионосвязанных пероксидаз. Это означает, что основное количество пероксидаз вероятно связано с клеточными стенками (Zhang et al., 1997).

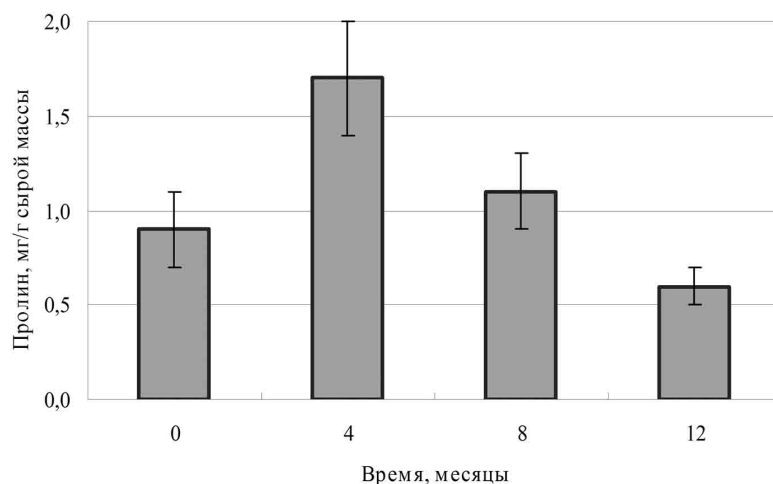


**Рис.1.** Динамика содержания свободного пролина в микрорастениях ежевики при длительном хранении *in vitro* при температуре  $+5^{\circ}\text{C}$ .

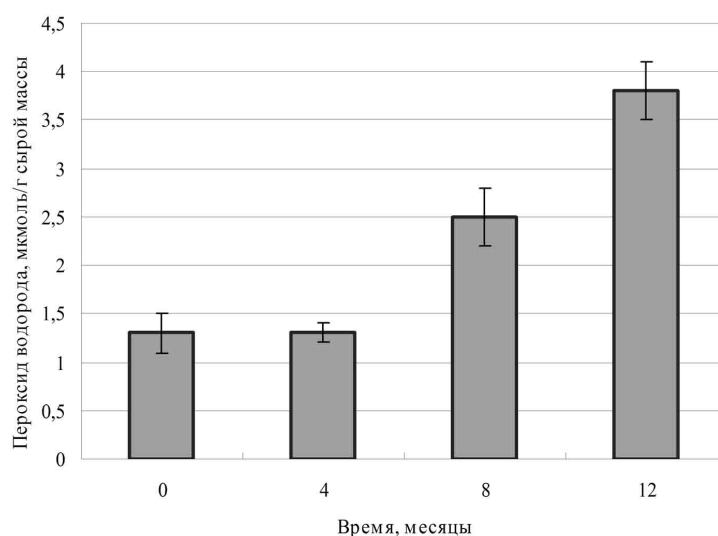


**Рис.2.** Динамика содержание пероксида водорода в листьях микрорастений ежевики при длительном хранении *in vitro* при температуре +5°C.

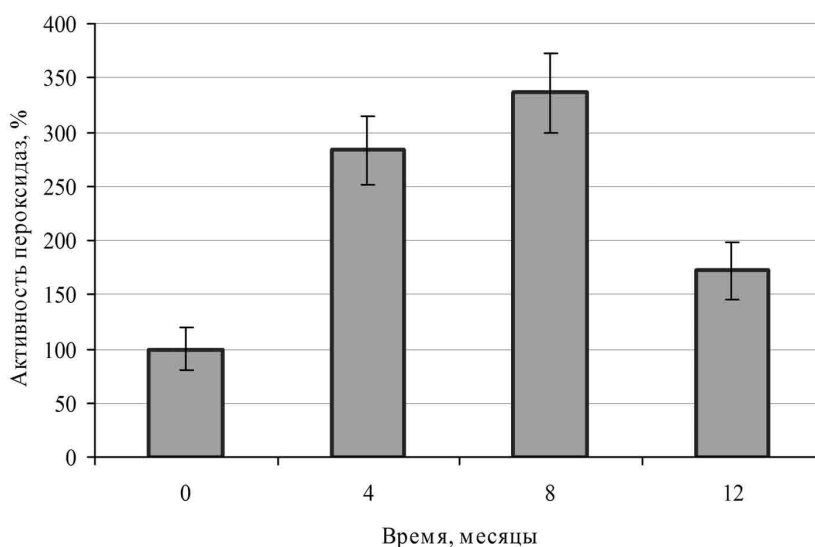


**Рис.3.** Динамика активности пероксидаз в листьях микрорастений ежевики при длительном хранении *in vitro* при температуре +5°C.

Литературные данные и результаты, полученные в нашей работе, позволяют предположить, что активность пероксидаз в растениях ежевики повышается под воздействием пониженных температур, которые стимулируют адаптивный ответ организма на стресс. Понижение активности пероксидаз в листьях ежевики при более длительном хранении в условиях низких температур, возможно, связано с естественным старением растений. К тому же пероксидазы могут быстро инактивироваться при большой концентрации пероксида водорода (Fry et al., 2000). Вероятно, по этой причине происходит повышение уровня пероксида водорода в листьях микрорастений ежевики при длительном хранении.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Bioersity International/Navilov Genebank/ LoA 07/053 и гранта РФФИ 05-04-49619.

#### Литература

Минибаева Ф.В. Активные формы кислорода и ионная проницаемость плазмалеммы в растительных клетках при стрессе // Дисс. на соискание уч. степени д-ра биол. наук. СПб. 2005. С. 365.

- Butes S.L., Wilderen R.P., Teany I.D. Rapid determination of free proline for water-stress studies // *Plant a. Soil.* 1973. V. 39. P.205–207.
- Fry S.C., Willis S.C.M., Paterson A.E.J. Intraprotoplasmic and wall-localised formation of arabinoxylan-bound diferulates and larger ferulate coupling-products in maize cell-suspension cultures // *Planta.* 2000. V. 211. P. 679–692.
- Gay C., Gebicki J.M. A critical evaluation of the effect of sorbitol on the ferric-xylenol orange hydroperoxide assay // *Anal. Biochem.* 2000. V. 284. P. 217–220.
- Larcher W. Ecophysiology and Stress Physiology of functional Groups // *Physiological Plant Ecology.* 1995. P. 321–327.
- Levine A., Tenhaken R., Dixon R.A., Lamb C.J. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> from the oxidative burst orchestrates the plant hypersensitive response // *Cell.* 1994. V. 79. P. 583–593.
- Lin C.C., Kao C.H. NaCl induced changes in ionically bound peroxidase activity in roots of rice seedlings // *Plant and Soil.* 1999. V. 216. P. 147–153.
- Prasad T.K., Anderson M.D., Stewart C.R. Localization and characterization of peroxidases in the mitochondria of chilling-acclimated maize seedlings // *Plant Physiology.* 1995. V. 108. P. 1597–1605.
- Reed B.M. The *in vitro* genebank of temperate fruit and nut crops at the National Clonal Germplasm Repository – Corvallis // *Management of Field and in vitro Germplasm Collection.* 1996. P. 132–135.
- Steponkus P.L., Uemura M., Webb M.S. Two species that widely differ in their freezing tolerance and plasma membrane lipid composition // *In Advances in Low Temperature Biology.* 1993. P. 211–312.
- Zhang H., Wang J., Nikel U., Allen R.D., Gudman H.M. Cloning and expression of an *Arabidopsis* gene encoding putative peroxisomal ascorbate peroxidase // *Plant Molecular Biology.* 1997. V. 34. P. 967–971.

## О ПРИЧИНАХ БОЛЬШОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ У РАСТЕНИЙ СЕВЕРА И ГОР

Семихатова О.А., Кирпичникова О.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Одна из давно выявленных физиологических особенностей растений Севера и гор – это высокая интенсивность дыхания в условиях низкой температуры их местообитания. История доказательства применимости к этим растениям закона Штокера изложена нами в 2007 году (Иванова, Васьковский, 1976; Semikhatova, Gerasimenko, Ivanova, 1992; Семихатова, 2007). Напомним, что согласно закону Штокера, у разных растений при температуре вегетационного периода в месте их естественного произрастания интенсивности дыхания одинаковы. Действительно, у обитателей холодных условий при низкой температуре ( $\approx 10^{\circ}\text{C}$ ) интенсивность дыхания – назовем ее ИД<sub>10</sub> равна интенсивности дыхания в умеренной зоне ( $\approx 20^{\circ}\text{C}$ ). Объяснить причину ИД<sub>10</sub> старались многие исследователи, объяснения зависели и от времени их высказывания, и от специализации авторов. Цель настоящей работы – критический обзор этих объяснений.

В одном из первых детальных исследований северных растений (Wager, 1941) было предположено, что причиной высокого дыхания является большое количество запасных углеводов. Дальнейшие исследования подтверждали накопление больших запасов ассимилятов у растений холодных местообитаний, что косвенно свидетельствовало о их роли в усиленном дыхании. Поэтому высказанное Wager мнение часто приводится и в настоящее время. Кроме того, показано, что в отличие от растений умеренных условий горные растения преимущественно используют в дыхании не новообразуемые при фотосинтезе ассимиляты, а ранее отложенные углеводы. Однако большое количество запасенных веществ не может быть причиной ИД<sub>10</sub>, а представляет собой лишь возможность его осуществления.

Естественно, что среди поисков причин ИД<sub>10</sub> было и изучение самой температурной зависимости дыхания растений Севера и гор, чтобы выявить, есть ли у них специфика величин коэффициента Вант-Гоффа (Q<sub>10</sub>). Поскольку применяемые при этом условия и методы определения дыхания были различны, результаты получались неоднозначными. Однако теперь доказано, что закономерности изменений и величины Q<sub>10</sub> одинаковы у растений всех местообитаний, включая Север и горы (Tjoelker, Oleksin, Reich, 2001), а отклонения от этой общей закономерности наблюдаются при влиянии на дыхание одновременно с температурой других (другого) факторов, т.е. в условиях двух- (много)факторных воздействий (Atkin, 2005).

Появление данных об увеличении доли альтернативного пути транспорта электронов в дыхании при адаптации растений к низкой температуре побудили ряд авторов провести определения активности этого пути у растений холодных местообитаний. Несмотря на некоторые публикации в подтверждение такой «посылки», более обстоятельные исследования доказали, что у растений холодных местообитаний при низкой температуре нет увеличения степени участия в дыхании альтернативного пути транспорта электронов (Kötner, Pelaez Menendez-Riedl, 1989).

Для выяснения причин ИД<sub>10</sub> большое значение имеют исследования адаптации растений к низкой температуре. В большинстве таких исследований основное внимание уделяется состоянию объектов и условиям температурного воздействия, но ряд авторов упоминает необходимость дыхательных затрат для обеспечения



энергией адаптационных процессов, т.е. адаптационную составляющую – термин, введенный Молдау и Куперманом. Однако затраты энергии на адаптацию к особенностям среды обитания в качестве причины ИД<sub>10</sub> упоминались, насколько нам известно, только в 1962 г. (Семихатова, 1962).

В качестве причины ИД<sub>10</sub> в мировой литературе часто приводится увеличение числа митохондрий, выявленное в клетках растений Севера и гор российскими анатомами. Формулируя итоги своих работ, они также говорят об амплификации органелл как причине ИД<sub>10</sub> (Мирославов, Вознесенская, Буболо, 1999). Однако это, строго говоря, не причина, а средство осуществления ИД<sub>10</sub>, а причиной является связанное с большим числом органелл увеличение потребностей в энергии и интермедиатах для их построения и поддержания, на что указывают и сами авторы.

Упомянувшие как причина ИД<sub>10</sub> давние представления о том, что у растений холодных местообитаний в клетках выше содержание белков и липидов, в настоящее время вылились в изучение их качественных особенностей. Так, в отношении липидов показано, что у растений, которые выносят холод, в составе липидов больше ненасыщенных жирных кислот, несколько иной их набор и взаиморасположение (Guschina, Harwood, 2006). Это меняет свойства мембран, увеличивает их текучесть, что несомненно влияет на энергопотребляющие процессы транспорта и компартментации веществ в клетках. Помимо количества белков, выявляли их кинетические особенности у растений разных местообитаний. Так для объяснения ИД<sub>10</sub> до сих пор цитируют работу М. Earnshaw (1981), показавшую снижение энергии активации ферментов дыхательной системы у северных растений. То же у ряда ферментов получали другие исследователи. Кроме того, ряд авторов привлекает для объяснения ИД<sub>10</sub> развиваемые В.Я. Александровым (1975) представления о том, что в низкотемпературных условиях Севера и гор увеличивается конформационная подвижность белков (Люткова, 1995). Здесь также точнее говорить, что не сами эти изменения приводят к усилению дыхания, а их следствия, а именно увеличение в обоих случаях скорости оборота белков и следовательно количества энергии для их ресинтеза.

Большое значение для понимания ИД<sub>10</sub> имели детальные исследования минерального питания растений тундры, проводимые F. Chapin. В условиях Севера большую трудность для растений представляет обеспечение метаболизма необходимыми элементами минерального питания. Холодные плохо аэрируемые почвы бедны соединениями азота и фосфора. Тем не менее их поглощение корнями происходит с большой активностью (Chapin, Shaver, 1985; Chapin, Bloom, Field, Waring 1987). Для этого необходимы серьезные энергетические затраты. Они могут составлять значительную часть высокого дыхания поддержания, для осуществления которого в клетках северных растений находится большое количество митохондрий. Таковы в схематическом изложении факты и их объяснения, авторами исследований минерального питания растений тундры (Chapin, 1983).

Здесь следует также упомянуть хорошо обоснованные представления этого автора об опосредованном влиянии низкой температуры (через другие, связанные с ней факторы) на жизнь растений. О большой вероятности влияния на дыхание других факторов кроме температуры говорят и приведенные выше изменения метаболизма растений Севера и гор.

На основании сказанного ясно, что нет одной причины, вызывающей большую интенсивность дыхания при низкой температуре обитания растений Севера и гор, обозначенную нами как ИД<sub>10</sub>. Причин этой ИД<sub>10</sub> несколько: это потребности в интермедиатах и энергии со стороны тех изменений структурно-функциональной организации клеток, которые обеспечивают возможность обитания растения в условиях низкой температуры. Эти потребности можно объединить в дыхании поддержания или рассматривать с более современной точки зрения как отдельные составляющие общего дыхания (Cannell, Thornley, 2000). По мере прогресса научных знаний число этих составляющих будет увеличиваться. В настоящее время возникает другой вопрос: почему общее количество таких дыхательных затрат подчиняется закону Штокера.

#### Литература

- Александров В.Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 329 с.
- Иванова Т.И., Васильковский М.Д. Дыхание растений острова Врангеля // Бот. Журн. 1976. Т. 61. № 3. С. 324–332.
- Люткова М.И. Изменение термостабильности и кинетических свойств ферментов при адаптации растений к температуре // Физиология растений. 1995. Т. 42. №. 6. С. 929–941.
- Мирославов Е.А., Вознесенская Е.В., Буболо Л.С. Ультраструктурные основы адаптации растений к условиям крайнего севера // Экология в России на рубеже XXI века (надземные экосистемы). М.: Научный мир, 1999. С. 236–251.
- Семихатова О.А. О причине большой интенсивности дыхания высокогорных растений Памира // Бот. журнал. 1962. Т. 47. № 5.
- Семихатова О.А., Иванова Т.И., Кирпичникова О.В. Сравнительное исследование темного дыхания растений Арктики и умеренной зоны // Физиол. раст. 2007. Т. 54. № 5. С. 659–665.
- Atkin O.K., Bruhn D., Tjoelker M.G. Response of plant respiration to changes in temperature: mechanisms and consequences of variations in Q10 values and acclimation // Plant respiration from cell to ecosystem / Eds. Lambers H., Ribas-Carbo M. The Netherlands: Cluwer Academic Publishers, 2005. Ch.7. P. 1–41.

- Cannell M.G., Thornley J.H.M. Modelling the Components of Plant Respiration: Some Guiding Principles // *Annals of Botany*. 2000. V. 85. N 1. P. 45–54.
- Chapin F.S. III, Shaver G.R. Arctic // *Physiological ecology of North American Plant communities* / Eds. Chabot B.F., Mooney H.A. New York: Chapman and Hall, 1985. P. 16–33.
- Chapin F.S. III. Direct and indirect effects of temperature on arctic plants // *Polar biology*. 1983. N 2. P. 47–52.
- Chapin F.S. III. Environmental control over growth of tundra plants // *Ecological Bulletins*. Copenhagen, 1987. V. 38. P. 69–76.
- Chapin F.S. III, Bloom A.J., Field Ch.B., Waring R.H. Plant responses to multiple environmental factors in the control of plant growth // *Bioscience*. 1987. V. 37. P. 49–57.
- Earnshaw M.J. Arrhenius plots of root respiration in some Arctic plants // *Arctic and Alpine research*. 1981. V. 13. N 4. P. 423–430.
- Guschina I., Harwood J.L. Mechanisms of temperature adaptation in poikilotherms. Minireview // *Federation of European Biochemical Societies* / Ed. Elsevier B.V. FEBS Letters 580, 2006. P. 5477–5483.
- Körner C., Pelaez Menendez-Riedl S. The significance of developmental aspects in plant growth analysis // *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants* / Eds. Lambers H., Cambridge M.L., Konings H., Pons T.L. The Hague: SPB Publ., 1989. P. 141–157.
- Semikhatova O.A., Gerasimenko T.V., Ivanova T.I. Photosynthesis, respiration and growth of plants in the Soviet Arctic // *Arctic ecosystems in a changing climate* / Eds. Chapin E. III et al. New York: Acad. Press, 1992. P. 169–192.
- Tjoelker M.G., Oleksin J., Reich P.B. Modeling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependant  $Q_{10}$  // *Global change Biol*. 2001. V. 7. P. 223–230.
- Wager H.G. On the Respiration and Carbon Assimilation Rates of Some Arctic Plants as Related to Temperature // *New Phytol*. 1941. V. 40. N 1. P. 1–19.

## ФЛУОРЕСЦЕНТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЕРВИЧНЫХ ЗВЕНЬЕВ ФОТОСИНТЕЗА КРАСНЫХ И ЗЕЛЕННЫХ ЛИСТЬЕВ БАРБАРИСА ОБЫКНОВЕННОГО

Семкина Л.А., Шавнин С.А.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

Окрасочные вариации растений широко распространены в природе. Одной из причин образования антоциановых пигментов является приспособлением растений к неблагоприятным условиям среды. Так, ранней весной и осенью у ряда видов наблюдается покраснение листьев. Вместе с тем, имеется много краснолистных форм растений, у которых содержание антоциана постоянно повышено в течение всего вегетационного периода и его роль для растений не однозначна (Мамаев, Семкина 1971; Семкина, 1974). При изучении физиолого-биохимических особенностей краснолистных и зеленолистных форм древесных растений на примере барбариса обыкновенного *Berberis vulgaris* L. *Atropurpurea* показано, что в красных листьях содержание хлорофиллов выше, чем у зеленых, за счет наибольшего накопления хлорофилла «в» (Семкина, 1969). Выдвигалась гипотеза, что хлоропласты антоцианосодержащих листьев обладают меньшей фотохимической активностью, чем хлоропласты зеленых. Эта гипотеза подтверждена результатами изучения флуоресцентных характеристик листьев барбариса.

Исследования проведены с помощью импульсного флуориметра РАМ-2000. Измерялись нулевой уровень флуоресценции ( $F_0$ ), максимальная амплитуда флуоресценции, индуцированная вспышкой насыщающего света после темновой адаптации ( $F_m$ ) и при освещении действующим светом ( $F_m'$ ). Кроме того измерялся выход быстрой флуоресценции ( $F_t$ ) при освещении действующим светом. На основании этих характеристик вычислялись величины квантового выхода нециклического электронного транспорта (Yield) по формуле:  $Yield = (F_m' - F_t) : F_m'$  и коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции:  $(q_N) = (F_m - F_m') : (F_m - F_0)$ . В ходе эксперимента контролировалась температура и величина плотности светового потока (ФАР – фотосинтетическая активность радиации). При измерении листа помещали в листодержатель 2030-B.

Световые кривые флуоресцентных характеристик листьев измерялись в автоматическом режиме, обеспечиваемом блоком управления флуориметра (компьютера). Последовательность измерений была следующей: 30 мин. темновая адаптация – измерения  $F_0$  и  $F_m'$  – увеличение действующего света (5 мин.) – измерения  $F_t$  и  $F_m'$  – ... Такая последовательность смены световых режимов обеспечивает постепенную энергизацию ФСА листа, а пятиминутный режим световой адаптации достаточен для завершения индукционных переходов (Shavnin et al., 1999).

На рис. 1 приведены световые кривые  $F_t$  красных и зеленых листьев барбариса обыкновенного. Следует отметить, что при увеличении освещенности в листьях происходят изменения в энергетическом состоянии ФСА и наиболее ярко эти изменения выражены у краснолистной вариации, представляющие собой увеличение  $F_t$  с последующим снижением в интервале ФАР от 0 до 8  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\cdot\text{с}$ , увеличение  $F_t$  при достижении максимальной величины при 50–60  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\cdot\text{с}$  и уменьшение  $F_t$  при больших величинах ФАР. В соответствии с анализом, приведенном в работе С.А.Шавнина и др. (Shavnin et al., 1999) первые два участка (до величины ФАР 60) соответствует низкоэнергетическому состоянию ФСА,

в котором осуществляется переход хлоропластов из состояния 1 в состояние 2 (Barber, 1983). Третий участок – снижение  $F_t$  – обусловлен переходом в высокоэнергетическое состояние, сопровождаемое усилением образования зеаксантина.

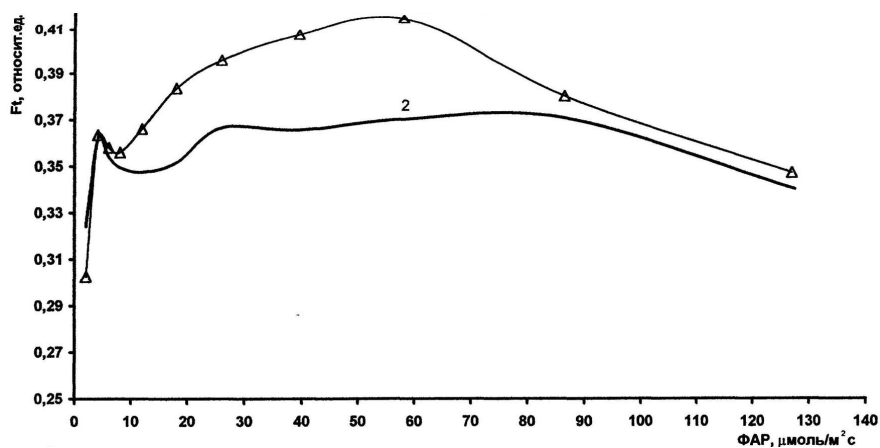


Рис.1 Зависимость величины  $F_t$  красных и зеленых листьев от ФАР

1 – красные листья; 2 – зеленые листья

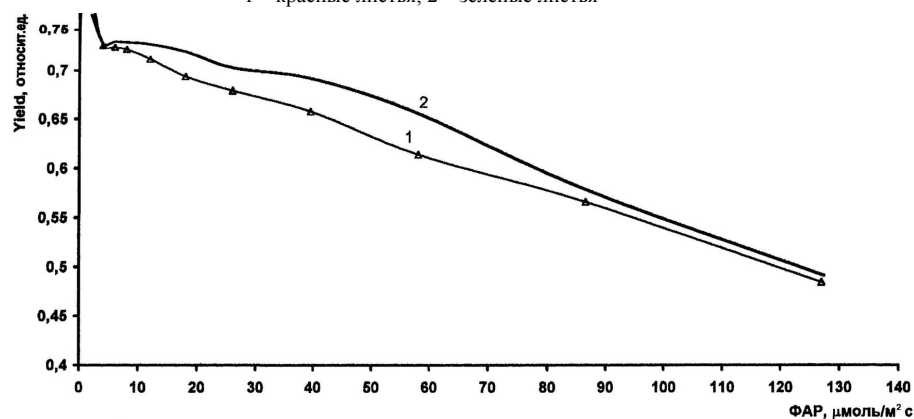


Рис.2 Зависимость величины  $Yld$  красных и зеленых листьев от величины ФАР

1 – красные листья; 2 – зеленые листья

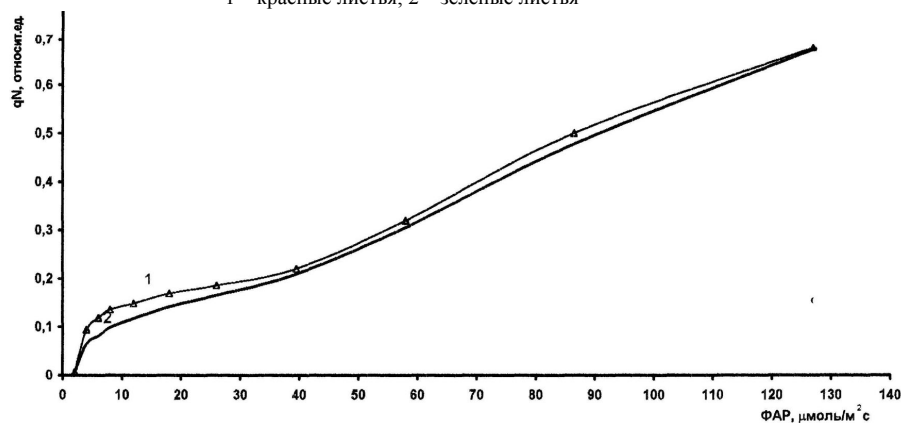


Рис.3. Зависимость величины  $qN$  красных и зеленых листьев от величины ФАР

1 – красные листья; 2 – зеленые листья

Зависимости  $F_m'$  от ФАР не отличаются у красных и зеленых листьев. На рис.2 представлены световые кривые квантового выхода нециклического электронного транспорта хлоропластов. Согласно полученным данным величина этой характеристики у красных листьев в среднем ниже, чем у зеленых. Наличие перегиба на кривых при ФАР 20–30  $\mu\text{моль/м}^2\cdot\text{с}$  подтверждает сделанное ранее заключение о завершении перехода из низкоэнергетического в высокоэнергетическое состояние при этих освещенностях. Следует отметить, что от-

личия в величине Yield хотя и невелики, но достоверны в интервале ФАР от 15 до 70  $\mu\text{моль/м}^2\cdot\text{с}$ . Это указывает на более низкую эффективность использования световой энергии у красных листьев. Данный эффект сопровождается более высокими величинами нефотохимического тушения ( $q_N$ ) у красных листьев (рис.3).

Анализ полученных данных позволяет заключить, что при низкой освещенности красные листья по сравнению с зелеными менее эффективно используют световую энергию.

#### Литература

- Мамаев С.А., Семкина Л.А. Антоциановые пигменты пурпурнолистных форм некоторых деревьев и кустарников. // Журнал Растительные ресурсы. 1971. С.280–282.
- Семкина Л.А. О происхождении и эволюционной роли пурпурнолистных вариаций древесных растений. // Тр. ИЭРиЖ. Закономерности внутривидовой изменчивости листовых древесных пород. Свердловск, 1974б. Вып.91. С.104–110.
- Семкина Л.А. Содержание пигментов в листьях пурпурнолистных деревьев. // Бюллетень ГБС. М., 1969 а. Вып.72. С.78–82.
- Barber J. Membrane conformational changes due to phosphorylation and the control of energy transfer in photosynthesis. – Photobiochem. photobiophys. 1983. Vol.5. P.181–190.
- Shavnin S., Maurer S., Matyssek R., Bilger W. The impact of ozone fumigation and fertilization on chlorophyll fluorescence of birch leaves (*Betula pendula*). // Trees. 1999. P.10–16.

## ОЦЕНКА ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИМИ МЕТОДАМИ В РЕГУЛИРУЕМОЙ АГРОЭКОСИСТЕМЕ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К ДЕЙСТВИЮ УФ-В РАДИАЦИИ

Синявина Н.Г., Макарова Г.А., Канаш Е.В.

Санкт-Петербург, ГНУ Агрофизический НИИ

**Введение.** Одним из последствий глобального экологического кризиса, начало которого пришлось на 70-е годы XX столетия, стало истощение озонового слоя атмосферы и появление так называемых «озоновых дыр». Результатом этого является увеличение уровня физиологически активной УФ-В радиации (диапазон 280–320 нм), одного из компонентов солнечного излучения на поверхности планеты. УФ-В радиация воздействует как стрессовый фактор на большинство видов и сортов культурных растений. Она вызывает угнетение роста, снижение продуктивности и ухудшение качества урожая чувствительных культур. Отрицательное действие повышенных уровней УФ-В радиации усиливается при почвенной засухе, повышенных или пониженных температурах вегетации, поражениях растений болезнями и вредителями. Таким образом, УФ-В радиация не только вызывает стресс и негативным образом влияет на продукционный процесс растений, но и существенно повышает их чувствительность к действию других неблагоприятных факторов среды. В связи с этим повышение устойчивости растениеводства является в настоящее время важнейшей проблемой жизнеобеспеченности общества. Одним из путей ее решения может служить поиск и создание сортов, способных сохранять достаточно высокий уровень продуктивности в неблагоприятных условиях среды. Основой селекции таких сортов является изучение особенностей наследования устойчивости к действию УФ-В радиации.

Оценка вклада генетических систем в величину признака в естественных условиях сильно затруднена, так как у многих сортов устойчивость к действию неблагоприятных абиотических факторов имеет широкую норму реакции и в значительной мере зависит от условий выращивания растений. Наиболее точно оценить устойчивость и взаимодействие генотип-среда можно в условиях регулируемой агроэкосистемы – РАЭС (Ермаков, 1993; Ермаков и др., 1998). Только в РАЭС можно стандартизировать условия проведения эксперимента, что является важнейшим требованием объективной оценки растений по устойчивости. Это особенно важно при отборе уникальных трансгрессивных растений среди расщепляющихся гибридных поколений. Искусственное моделирование стрессовых условий в РАЭС позволяет создать дифференцирующий фон для скорейшего отбора устойчивых генотипов и использования их в последующем селекционном процессе.

**Цель работы.** Целью нашей работы является исследование механизмов устойчивости пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к действию повышенных уровней УФ-В радиации, а также изучение генетической основы УФ-В устойчивости. На данном этапе работы была поставлена задача оценить влияние повышенных доз УФ-В радиации на показатели роста, развития и продуктивности родительских сортов и гибридов  $F_1$  яровой мягкой пшеницы.

**Материалы и методы.** Основываясь на проведенных ранее Е.В. Канаш исследованиях по оценке действия кратковременного облучения высокими дозами УФ-В радиации на проростки различных сортов яровой мягкой пшеницы (Канаш, Широкова, 2003), мы использовали в качестве родительских два сорта яровой мягкой пшеницы, различающиеся как по содержанию хлорофилла в листьях, так и по степени изменения концентрации хлорофилла после прекращения облучения. Растения пшеницы сортов Опал и Саратовская 29, а также полученные от их скрещивания гибриды  $F_1$  выращивали в сосудах, наполненных субстратом на основе торфа с минеральными добавками, на вегетационно-облучательных установках. Полив и подкормку осуществляли

соответственно водой и питательным раствором Кнопа. Источником освещения служили лампы ДНаТ-400, освещенность составляла 80 Вт/м<sup>2</sup> ФАР. В качестве источника УФ-В радиации применяли лампы ЛЭ-30 с максимумом излучения 320 нм. Облучение начинали по достижении проростками 12-дневного возраста и продолжали до конца вегетации. Доза физиологически активной УФ-В радиации, ранее определенная нами в качестве ранжирующей, вызывающей контрастное проявление признака устойчивости к УФ-В радиации у изучаемых сортов пшеницы, составляла 6 кДж/м<sup>2</sup> в сутки. Контролем служили растения, вегетирующие в отсутствие УФ-В радиации. Исследовали морфометрические и физиологические показатели. Оценивали изменение длины, ширины и толщины листьев, их опушенность, изменение высоты растений, динамику кустистости; проводили сравнительную оценку элементов продуктивности и продолжительности фаз онтогенеза.

**Результаты и обсуждение.** На начальных этапах онтогенеза (фаза кущения – начала трубкования) наблюдалась сходная реакция на облучение у всех выращиваемых растений, выражающаяся в значительном уменьшении по сравнению с контролем длины, ширины и толщины листьев 3–5 ярусов, по-видимому, вследствие переносимого растениями в результате облучения стресса. УФ-В радиация вызывала значительное повреждение молодых листьев 3–5 ярусов, образование на них некротических пятен; затем часть поврежденных листьев засыхала. В дальнейшем в ходе вегетации происходило увеличение толщины листьев 6–8 (9) яруса у облучаемых растений, что может быть следствием приспособительной реакции, направленной на затруднение проникновения УФ-В радиации во внутренние ткани листа.

В фазу кущения – начала трубкования наблюдали также значительное подавление кущения и роста облучаемых растений. В дальнейшем (конец фазы трубкования – колошение) наблюдалась стимуляция кущения в опытных вариантах, более выраженная для растений сорта Опал и гибридов. Однако к моменту созревания число продуктивных побегов и у родительских сортов, и у гибридов оказалось выше в контрольном варианте за счет того, что в продолжение периода колошения – созревания значительная часть подгонов у облучаемых растений засохла и не дала колосьев.

Под устойчивостью сортов и видов обычно понимают способность растений осуществлять основные жизненные функции в стрессовых условиях, либо способность к полноценному репродуктивному размножению – агрономическая устойчивость (Удовенко, 1995). Нас интересовала главным образом агрономическая устойчивость как способность растений сохранять продуктивность (урожай зерна) под влиянием стрессового воздействия, так как растения пшеницы постепенно адаптировались к действию УФ-В радиации и к моменту созревания их общая биомасса была лишь на 5 – 15% ниже, чем в контроле.

Согласно полученным нами результатам, сорт яровой мягкой пшеницы Опал можно определить как устойчивый к действию УФ-В радиации, а сорт Саратовская 29 – как чувствительный. Потери зерновой продуктивности у растений сорта Саратовская 29 под воздействием УФ-В радиации достигали 90%, а у сорта Опал – только 20% (рис. 1). При этом столь значительное снижение урожая зерна у сорта Саратовская 29 связано с резким уменьшением количества зерен в колосьях вследствие стерильности последних – на 90% по отношению к контролю, что, возможно, связано с потерей пыльцой фертильности у вегетирующих под воздействием УФ-В радиации растений. У пшеницы сорта Опал также наблюдали снижение числа зерен на растение на 40%, но в большей степени за счет уменьшения количества колосков и длины колоса; при этом на 30% повышалась масса 1000 зерен. Гибридные растения F<sub>1</sub> реагировали на облучение относительно небольшим снижением урожая зерна по типу материнского сорта Опал, что свидетельствует о доминировании признака «устойчивость к УФ-В облучению» в потомстве при скрещивании данных сортов.

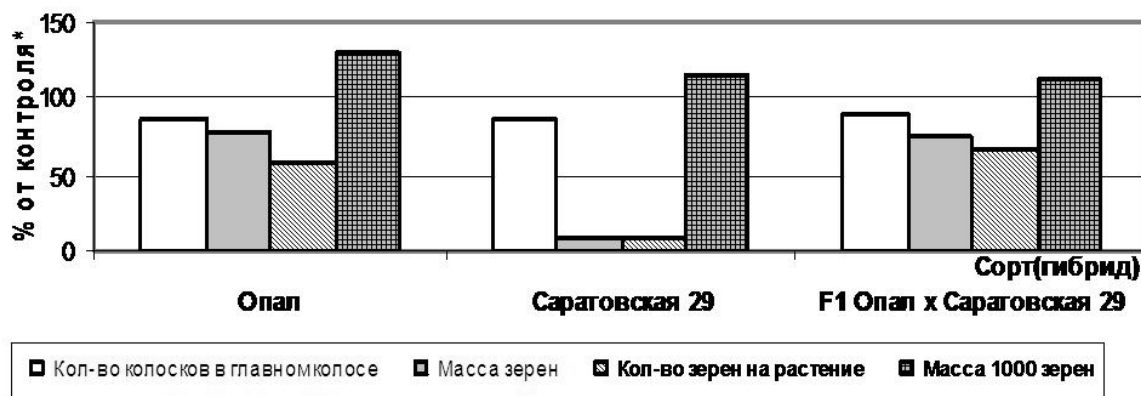


Рис. 1. Влияние УФ-В радиации на элементы продуктивности яровой мягкой пшеницы

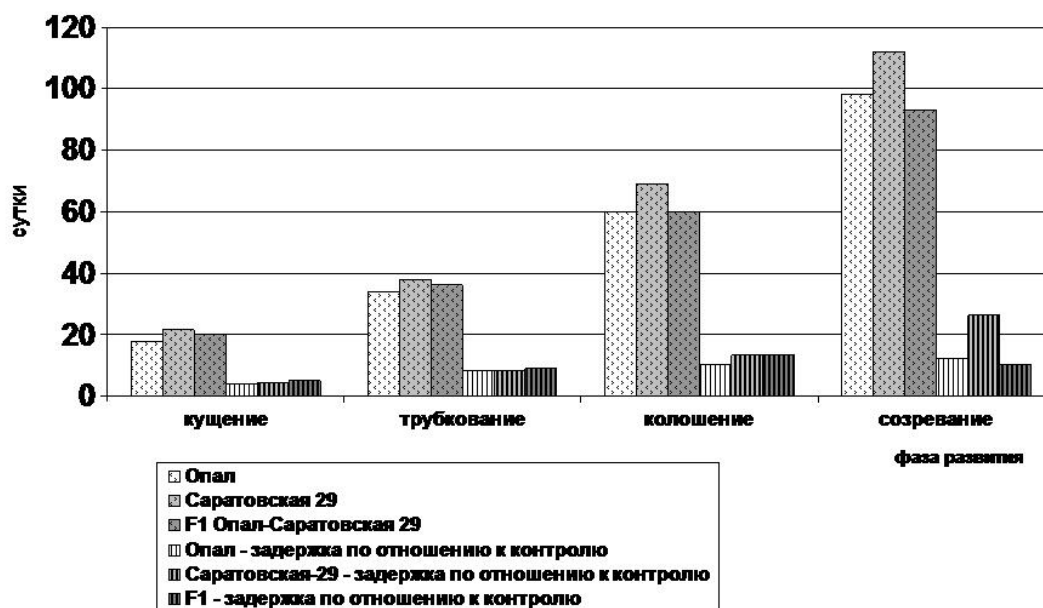


Рис. 2. Сроки развития растений пшеницы под влиянием УФ-В радиации

Наряду с различиями по урожаю зерна были выявлены межсортные отличия по длительности периода вегетации у облучаемых и контрольных растений (рис. 2). К моменту созревания растения сорта Саратовская 29, подверженные воздействию УФ-В радиации, отставали от контрольных на 27 суток, а растения сорта Опал и гибриды  $F_1$  – в среднем на 10 суток, что составляет 30% и 12% соответственно.

**Заключение.** На основании полученных результатов можно сделать вывод о целесообразности использования признаков урожай зерна (число и масса зерен с колоса и с растения) и длительность периода вегетации для оценки устойчивости растений яровой мягкой пшеницы к УФ-В облучению, а также для учета и отбора устойчивых генотипов при выращивании гибридов второго и последующих поколений. На следующем этапе работы представляется возможным объединение и закрепление в гибридном потомстве различных механизмов устойчивости с использованием методов трансгрессивной селекции, разработанных Г.А. Макаровой (Макарова и др., 2006), что послужит в дальнейшем основой для целенаправленного создания новых линий и сортов, обладающих наследственно закрепленной повышенной устойчивостью к действию данного стрессового фактора.

#### Литература

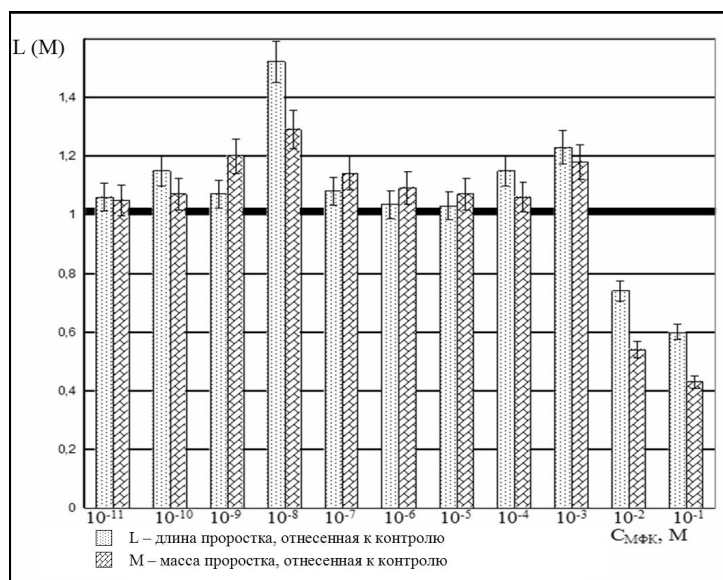
- Ермаков Е.И. Регулируемая агроэкосистема в биологических и селекционных исследованиях // Продукционный процесс растений в регулируемых условиях. СПб., 1993. С.3–15.
- Ермаков Е.И., Желтов Ю.И., Макарова Г.А., Черноусов И.Н. Регулируемая агроэкосистема в решении задач селекции и адаптивного растениеводства // Агрофизические методы и приборы. Растения и среда их обитания. СПб., 1998. Т.3.С. 19–36.
- Ермаков Е.И., Канаиш Е.В. Современные проблемы УФ-В радиации в экофизиологии и растениеводстве // Сельскохозяйственная биология. 2005. N 1. С. 3–19.
- Канаиш Е.В., Широкова Н.А. Диагностика устойчивости сортов яровой пшеницы к высокой температуре и УФ-В по показателям замедленной флуоресценции // Информационные технологии, информационные измерительные системы и приборы в исследованиях сельскохозяйственных процессов. Матер. междунар. конф. Новосибирск, 2003. Ч.1. С. 267–270.
- Макарова Г.А., Ермаков Е.И., Кочетов А.А. Генетические основы трансгрессивной селекции по хозяйственно ценным признакам растений // Инновационные технологии в селекции и семеноводстве сельскохозяйственных культур. Матер. конф. М., 2006. Т.2. С. 198–201.
- Удовенко Г.В. Устойчивость растений к абиотическим стрессам // Физиологические основы селекции растений. СПб., 1995. Т.II. Ч.II С. 293–352.

# ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОДЕГРАДАЦИИ КСЕНОБИОТИКОВ РАСТЕНИЯМИ ПОДСОЛНЕЧНИКА И ВОДНОГО ГИАЦИНТА

Скоробогатова В.И., Щербакова Л.Ф., Скоробогатов А.Г., Щербаков А.А.

Саратов, Саратовский военный институт биологической и химической безопасности

Изучение физиолого-биохимических основ биodeградации и фитоэкстракции ксенобиотиков является важнейшим этапом создания технологии фитобиоремедиации почв и водоемов, загрязненных продуктами природного и техногенного разложения токсичных химикатов (Боронин и др., 2004). К основным продуктам трансформации зарина, зомана и вещества типа  $V_x$  в воде и почве относятся кислые эфиры, диэфиры и метилфосоновая кислота (МФК), характеризующиеся разной



Воздействие МФК на проростки семян подсолнечника

(Paganetto et al., 2001, Скоробогатова и др., 2007) демонстрируют широкие возможности метода фито-биоремедиации почв и водоемов с помощью этих растений и ассоциированных с ними микроорганизмов, однако специфика аккумуляции интересующих нас загрязнителей мало изучена.

Целью настоящей работы являлось установление физиолого-биохимических особенностей и экстракционных характеристик растений подсолнечника и водного гиацинта в отношении фосфор- и мышьяк-содержащих поллютантов. Актуальность работы определяется необходимостью санации загрязненных территорий в районах хранения и уничтожения химического оружия (ФЦП, 2005).

Изучено воздействие МФК на проростки семян подсолнечника «Фаворит» в широком диапазоне концентраций (рисунок) и обнаружено чередование областей активации и угнетения роста («парадоксальный» эффект). При концентрациях МФК  $10^{-3}$  и  $10^{-8}$  М наблюдается скачкообразное увеличение длины и массы проростков подсолнечника.

При выращивании подсолнечника в условиях гидропоники в диапазоне концентраций МФК  $10^{-2}$ – $10^{-8}$  М выявлены следующие закономерности:  $C_{\text{МФК}} = 10^{-2}$  М – длина и масса корневой системы четырехнедельных растений ниже на 34 и 25 % по сравнению с контролем;  $C_{\text{МФК}} = 10^{-3}$  и  $10^{-8}$  М – отмечен бурный рост растений подсолнечника, а также увеличение длины четырехнедельных растений на 14 и 21 %, массы корневой системы – на 29 и 45 % при уменьшении содержания МФК в 1,5 и 2,3 раза соответственно;  $C_{\text{МФК}} = 10^{-4}$ – $10^{-7}$  М – изменений в приросте биомассы не обнаружено.

Присутствие МФК можно рассматривать как стрессовый фактор для растений. Стрессоры изменяют физико-химическое состояние клетки, влияют на спектр физиологических процессов и обмен веществ, однако многие вопросы механизма ответной реакции растений на действие загрязнителей еще не изучены. Анализ растений, выращенных на питательной среде с содержанием МФК  $10^{-2}$  М, показал, что на второй неделе роста концентрация пролина возросла в 5 раз в корнях и более чем в 2 раза в меристемах. У четырехнедельных растений содержание пролина увеличилось в 9 раз. Очевидно, что в процессе роста растения в присутствии МФК происходит накопление пролина, причем на начальном этапе развития концентрация пролина выше в корнях, а в процессе онтогенеза возрастает его содержание в меристемах.

Предварительная обработка семян подсолнечника омагниченной водой и затем раствором МФК  $10^{-2}$  М приводит к увеличению биомассы на 57 %, длины – на 33 % по сравнению с контролем. При замачивании се-

новым продуктам трансформации зарина, зомана и вещества типа  $V_x$  в воде и почве относятся кислые эфиры, диэфиры и метилфосоновая кислота (МФК), характеризующиеся разной стойкостью и способностью к накоплению в растениях (Щербаков и др., 2005). Стойкость МФК в почве превышает 10 лет. Деструкция люизита в объектах окружающей природной среды сопровождается образованием 2-хлорвиниларсиноксида, 2-хлорвиниларсиновой кислоты, арсенитов и арсенатов (Щербаков и др., 2005). В то же время арсенит натрия – основной компонент реакционной массы, образующейся при уничтожении люизита. В качестве фиторемедиаторов хорошо зарекомендовали себя подсолнечник и водный гиацинт (*Eichhornia crassipes*). Полученные к настоящему времени результаты

мян в электрохимически активированной воде наибольший стимулирующий и защитный эффект от МФК как по длине (38 %), так и массе (28 %) растений отмечен при использовании смеси католита и анолита в соотношении 1 : 4. Обработка семян раствором ИУК с концентрацией  $10^{-5}$  г/л и МФК дает увеличение на 4–16 % по массе и длине растений. Во всех случаях накопление пролина в растениях не выявлено.

В регуляции ростовых процессов растения в норме и при стрессе важную роль играют качественные и количественные соотношения фитогормонов. Поэтому нами изучено влияние МФК на фито-

**Влияние МФК на баланс фитогормонов  
(мкг/г биомассы)**

| Вариант         | ИУК  | АБК | Зеатин |
|-----------------|------|-----|--------|
| Контроль        | 5,3  | 0,1 | 0,9    |
| $10^{-3}$ М МФК | 8,4  | 1,0 | 0,6    |
| $10^{-8}$ М МФК | 20,4 | 1,7 | 0,4    |

гормональный статус растений подсолнечника. Анализ фитогормональной системы корней проростков, непосредственно воспринимающих стрессовое воздействие, показал, что при концентрации МФК  $10^{-3}$  М содержание абсцизовой кислоты (АБК) и индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) увеличилось в 10,0 и 1,6 раза соответственно, в то время как содержание зеатина уменьшилось в 1,5 раза (таблица). Присутствие в среде проращивания  $10^{-8}$  М МФК увеличивает содержание АБК и ИУК в 17,0 и 3,8 раза соответственно при одновременном уменьшении содержания зеатина в 2,2 раза. Таким образом, МФК оказывает значительное влияние на фитогормональный статус растений подсолнечника.

Оценена способность подсолнечника произрастать на загрязненной МФК почве в лабораторных и микрополевых условиях. Установлено, что 50 %-ное редуцирование роста растений наблюдается при концентрации загрязнителя 0,1 г/кг почвы. При этом содержание МФК в почве уменьшилось в 1,7 раза. Предельное содержание МФК в почве составляет 0,5 г/кг.

Предпосевная обработка семян подсолнечника омагниченной или электрохимически активированной водой в виде смеси католита и анолита, а также раствором ИУК ускоряет их прорастание, способствует уменьшению негативного влияния МФК на растения, увеличивает в 2–3 раза извлечение поллютанта из почвы и может быть рекомендована для практического применения в процессах санации загрязненных почв.

Впервые показана возможность очистки воды от мышьяка с использованием водного гиацинта (эйхорнии). Методом атомно-абсорбционной спектроскопии с электротермической атомизацией установлено, что мышьяк, в основном, локализуется в корнях растения. Одно растение эйхорнии способно к накоплению до 8 мг мышьяка (III) и 12 мг мышьяка (V) на открытой площадке в условиях искусственного водоема. Предельное содержание мышьяка в воде составляет 32 мг/дм<sup>3</sup> (ПДК<sub>в.р.</sub> = 0,05 мг/дм<sup>3</sup>). По-видимому, арсенит реагирует с сульфгидрильными группами на мембранах клеток растений, подавляя функцию корней. Арсенит более токсичен, но менее биодоступен, чем арсенат. Сходство фосфат ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) и арсенат ( $\text{AsO}_4^{3-}$ ) ионов объясняет их конкурирующее поведение (химическая мимикрия) в процессах фитоэкстракции из-за близости структурных и термодинамических характеристик. Арсенат не оказывает разрушительного действия на мембраны, но влияет на процесс фосфорилирования в митохондриях. Поскольку мышьяк не может заменить фосфор в обмене веществ, растения испытывают недостаток фосфора. Эффективность очистки воды эйхорнией зависит от активности вегетационного процесса в растениях, устойчивости к мышьяку и повышенной способности к его экстрагированию в процессе поддержания своего водного баланса.

В результате проведенного исследования установлены важнейшие физиолого-биохимические особенности и характеристики фитоэкстракции метилфосфоновой кислоты, арсенита и арсената натрия подсолнечником и водным гиацинтом для создания биотехнологии санации загрязненных территорий и оздоровления экологической обстановки в районах хранения и уничтожения химического оружия. Фитобиоремедиация способствует сохранению и улучшению окружающей среды, поскольку связана с выращиванием растений. Это наиболее эстетичная и перспективная технология очистки воды и почвы.

#### Литература

- Боронин А.М., Скоробогатова В.И., Щербаков А.А. и др. Научные основы технологии фитобиоремедиации почв, загрязненных продуктами природного и техногенного разложения отравляющих веществ // Сборник СВРХБЗ, 2004. С. 80–87. Скоробогатова В.И., Щербаков А.А., Мандыч В.Г. Санация загрязненных территорий в районах хранения и уничтожения химического оружия // Рос. хим. ж. 2007. Т. LI. № 2. С. 71–74.
- Щербаков А.А., Мандыч В.Г., Скоробогатова В.И. и др. Перенос, накопление и трансформация фосфорорганических отравляющих веществ в окружающей природной среде // Доклады АВН. 2005. № 4(16). С. 84–90.
- Щербаков А.А., Мандыч В.Г., Скоробогатов А.Г. и др. Перенос, накопление и трансформация люизита в окружающей природной среде // Доклады АВН. 2005. № 4(16). С. 77–84.
- Федеральная целевая программа (ФЦП) «Уничтожение запасов химического оружия в РФ». Постановлением Правительства РФ от 24.10.2005. № 639. 25 С.
- Paganetto A., Capraneto A., Gambale F. Ion transport and metal sensitivity of vacuolar channels from the roots of the aquatic plant *Eichhornia crassipes* // Plant, Cell and Environment. 2001. Vol. 24. P. 1329–1336.



# СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ ПЛАСТИД У РАСТЕНИЙ КЛЮЧЕВЫХ СООБЩЕСТВ ПОДТАЕЖНО-ЛЕСОСТЕПНОГО ПОЯСА ЗАПАДНОГО ХЭНТЭЯ (МОНГОЛИЯ)

Слемнев Н.Н.<sup>1</sup>, Маслова Т.Г.<sup>1</sup>, Алтанцоож А.<sup>2</sup>, Цоож Ш.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

<sup>2</sup>Улаанбаатар, Институт ботаники АН Монголии

При изучении растительного покрова важное место занимает проблема познания функциональной деятельности растений на всех уровнях их организации, в том числе и на уровне организации пигментов пластид. Вместе с другими структурно-функциональными признаками комплекс пигментных характеристик пополняет арсенал сведений о биологических и экологических свойствах видов, которые определяют их адаптацию к режимам среды и жизненные позиции в растительных сообществах.

В подтаежном поясе лесов Западного Хэнтэя в Монголии (на базе стационара Шарын-Гол, 1206 м над ур. м.) изучали содержание и соотношение пигментов в листьях 17 видов трав, произрастающих в широком градиенте экотопических условий.

Содержание хлорофиллов у исследованных видов варьирует в диапазоне от 1,24 до 11,63 мг/г сухой массы листьев (табл.). Наименьшие величины показателя (1,24–2,31 мг/г<sub>сух. массы</sub>) свойственны трем видам петрофитно-ксерофитных суккулентов из семейства толстянковые. Невысокие значения содержания хлорофиллов характерны и для других растений ксерофитного ряда – луговостепных видов *Potentilla tanacetifolia* (3,0) и *Carex pediformis* (3,27), а также лесолугового *Thalictrum minus* (4,05 мг/г<sub>сух. массы</sub>). К видам с максимальными величинами показателя относятся представители семейства бобовые – *Medicago falcata* (7,02), *Vicia cracca* (10,18), *V. atoeana* (11,63) и лугово-низинноболотная осока *Carex atherodes* (7,79 мг/г<sub>сух. массы</sub>). Остальные 7 видов по содержанию хлорофиллов (5,07–6,53 мг/г<sub>сух. массы</sub>) практически не различаются между собой.

Для 11 видов исследованных трав установлена линейная связь между содержанием хлорофиллов и величинами максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПДФ), полученными в 1980–90 гг. Ш.Цоожем (2008) для этих видов в сообществах лугов поймы р. Орхон и степей Восточной Монголии. Эта связь подчиняется линейному уравнению регрессии между показателями ( $y = 16,391x - 12,826$ , где:  $y$  – максимальная ПДФ, мг  $\text{CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$ ;  $x$  – содержание хлорофиллов, мг/г<sub>сух. массы</sub>), рассчитанному для 62 видов растений, обитающих в экосистемах степей и пустынь Монголии (Слемнев, 1996). Следовательно, количество зеленых пигментов в листьях растений является индикатором их фотосинтетического потенциала.

В.Н.Любименко (1916) определил содержание хлорофилла у 623 видов растений (в расчете на сырую массу листьев) и варьирование показателя в широтном диапазоне от тропиков до умеренной зоны интерпретировал в виде тезиса: «... растение нуждается тем в меньшем количестве хлорофилла, чем интенсивнее освещение и выше температура» (с. 198).

В географическом аспекте современных публикаций наши данные укладываются в диапазон суммы хлорофиллов (в расчете на сухую массу листьев), измеренной у более 200 видов растений в различных регионах бывшего СССР, России и Монголии (Попова, 1958; Герасименко и др., 1989; Слемнев, 1989; Корнюшенко, Соловьева, 1992; Шмакова и др., 1996; Головки и др., 2007). В этих регионах, в отличие от оптимальных гидротермических условий о. Явы, п-ва Крыма и окрестностей Петрограда (Любименко, 1916), преобладают либо недостаток тепла, либо его избыток с острым дефицитом влаги. У арктических растений о. Врангеля (25 видов) средняя величина содержания хлорофиллов (7,2 мг/г<sub>сух. массы</sub>) наибольшая в сравнении с другими регионами, включая и высокогорья Восточного Памира (Герасименко и др., 1989; Попова, 1958). Очевидно, что арктические растения функционируют в экстенсивном режиме, компенсируя недостаток тепла в короткий вегетационный период увеличением содержания хлорофиллов. В таком понимании, по-видимому, можно объяснить более чем 2-кратную разницу в величинах показателя между осоками – луговостепной *Carex pediformis* и низинноболотной *C. atherodes* (табл.). Последняя из них обитает в пойме горной речки на мерзлотной почве при температуре проточной воды в летний период не превышающей 13°C.

С другой стороны, в пустынях Монголии низкое содержание хлорофиллов у растений (3,2 мг/г<sub>сух. массы</sub> у 19 видов) (Попова и др., 1984; Маслова и др., 1987) сопряжено не только с высокими величинами освещенности и температуры, но и с острейшим дефицитом влаги в экотопах. Доказательством тому является содержание хлорофиллов у растений, обитающих в этом же атмосферном пустынном режиме, но в гидроморфных почвенных условиях оазисов. У 11 видов средняя величина показателя составляет 6,7 мг/г<sub>сух. массы</sub> (Слемнев, 1989), т.е. такая же, как у тундровых кустарничков и трав о. Врангеля. Можно предполагать, что у растений аридных местообитаний синтез наследственно обусловленной нормы количества пигментов (Любименко, 1916) в значительной мере ингибируется стрессовой напряженностью главнейших экологических факторов.

Количество и соотношение пигментов в листьях растений

| Семейство, вид                  | Экологическая группа | Сообщество | Х <sub>Ла</sub>  | Х <sub>Лб</sub> | Х <sub>Ла+<br/>Х<sub>Лб</sub></sub> | Σкаро-<br>тиноидов | Х <sub>Ла</sub><br>Х <sub>Лб</sub> | ΣХ <sub>Л</sub><br>Σкар. | ССК,<br>% |
|---------------------------------|----------------------|------------|------------------|-----------------|-------------------------------------|--------------------|------------------------------------|--------------------------|-----------|
|                                 |                      |            | мг/г сухой массы |                 |                                     |                    |                                    |                          |           |
| Poaceae                         |                      |            |                  |                 |                                     |                    |                                    |                          |           |
| <i>Calamagrostis obtusata</i>   | км                   | 4          | 4,33             | 1,43            | 5,76                                | 0,92               | 3,0                                | 6,3                      | 55        |
| <i>Bromopsis inermis</i>        | эм                   | 4          | 4,04             | 1,60            | 5,64                                | 1,27               | 2,5                                | 4,4                      | 62        |
| <i>Elytrigia repens</i>         | км                   | 2          | 3,92             | 1,15            | 5,07                                | 1,27               | 3,4                                | 4,0                      | 50        |
| Cyperaceae                      |                      |            |                  |                 |                                     |                    |                                    |                          |           |
| <i>Carex atherodes</i>          | гм                   | 2          | 5,92             | 1,87            | 7,79                                | 1,44               | 3,2                                | 5,4                      | 53        |
| <i>C. pediformis</i>            | мк                   | 4          | 2,48             | 0,79            | 3,27                                | 0,69               | 3,1                                | 4,7                      | 53        |
| Liliaceae                       |                      |            |                  |                 |                                     |                    |                                    |                          |           |
| <i>Hemerocalis minor</i>        | км                   | 3          | 4,44             | 1,44            | 5,88                                | 0,95               | 3,1                                | 6,2                      | 54        |
| Ranunculaceae                   |                      |            |                  |                 |                                     |                    |                                    |                          |           |
| <i>Thalictrum minus</i>         | мк                   | 3          | 3,1              | 0,95            | 4,05                                | 0,99               | 3,3                                | 4,1                      | 52        |
| Crassulaceae                    |                      |            |                  |                 |                                     |                    |                                    |                          |           |
| <i>Orostachys malacophylla</i>  | к                    | 3          | 1,62             | 0,69            | 2,31                                | 0,38               | 2,3                                | 6,1                      | 66        |
| <i>O. spinosa</i>               | к                    | 1          | 1,14             | 0,40            | 1,54                                | 0,41               | 2,8                                | 3,8                      | 57        |
| <i>Sedum aizoon</i>             | к                    | 1          | 0,85             | 0,39            | 1,24                                | 0,22               | 2,2                                | 5,6                      | 69        |
| Rosaceae                        |                      |            |                  |                 |                                     |                    |                                    |                          |           |
| <i>Sanguisorba officinalis</i>  | эм                   | 3          | 5,02             | 1,51            | 6,53                                | 1,14               | 3,3                                | 5,7                      | 51        |
| <i>Fragaria orientalis</i>      | эм                   | 4          | 4,12             | 1,67            | 5,79                                | 1,29               | 2,5                                | 4,5                      | 63        |
| <i>Potentilla tanacetifolia</i> | мк                   | 4          | 2,10             | 0,90            | 3,00                                | 0,70               | 2,3                                | 4,3                      | 66        |
| Fabaceae                        |                      |            |                  |                 |                                     |                    |                                    |                          |           |
| <i>Vicia amoena</i>             | км                   | 3          | 8,53             | 3,10            | 11,63                               | 2,66               | 2,7                                | 4,4                      | 59        |
| <i>V. cracca</i>                | км                   | 3          | 7,86             | 2,32            | 10,18                               | 2,00               | 3,4                                | 5,0                      | 50        |
| <i>Medicago falcata</i>         | км                   | 3          | 5,47             | 1,55            | 7,02                                | 1,40               | 3,5                                | 5,0                      | 48        |
| Onagraceae                      |                      |            |                  |                 |                                     |                    |                                    |                          |           |
| <i>Chamerion angustifolium</i>  | км                   | 4          | 4,40             | 1,54            | 5,94                                | 1,43               | 2,8                                | 4,2                      | 57        |

Примечание. Экологическая группа: ГМ – гигромезофит, ЭМ – эумезофит, КМ – ксеромезофит, МК – мезоксерофит, К – ксерофит. Сообщество: 1 – разнотравно-ковыльное на южных необлесенных склонах; 2 – пойменное луговое богаторазнотравное заболоченное с кустарниками; 3 – богаторазнотравное луговое на второй пологонаклонной надпойменной террасе; 4 – осоково-разнотравное сосново-березовое.

В отношении стресс-факторов из составляющих пигментного комплекса к настоящему времени разработаны некоторые показатели, характеризующие уровень «гашения» избытка солнечного света. Самым информативным из них является размер светособирающего комплекса (ССК) (Maslova, Porova, 1993). Показатель представляет собой расчетную производную величину от количества хлорофилла *b*, который В.Н.Любименко с сотр. (1914, 1924, цит. по: Шульгин, 1963), назвал «теньевым» пигментом. Относительно большое содержание хлорофилла *b* соответствует самой большой величине ССК и самой высокой способности к светозащите.

В вариантах разных экосистем (табл.) отчетливо прослеживается соответствие величины ССК тому световому довольствию, которое получает тот или иной вид в зависимости от его положения в сообществе и ориентации ассимиляционного аппарата по отношению к прямым солнечным лучам. Растения с самыми большими значениями ССК – *Orostachys malacophylla* (66%) и *Sedum aizoon* (69%) – занимают редкопокровные (вне конкуренции с дугими видами) каменистые местообитания. По экологической приуроченности и незначительному содержанию хлорофиллов оба вида относятся к светолюбивому ряду. Однако они не нуждаются в избыточном освещении, поскольку осуществляют фотосинтез по САМ-типу. Кроме того, *Sedum aizoon* свойственны морфологические приспособления, ограничивающие избыточное поглощение лучистой энергии. Листья шаровидной (луковкообразной) розетки очитка имеют плотное черепитчатое сложение и фактически прямой солнечный свет получают только окаймляющие листья и кончики листьев, упакованных в розетку. Иными словами, при максимальной инсоляции, благодаря структурным и морфологическим адаптивным особенностям, световое довольствие получаемое ассимиляционным аппаратом очитка, должно быть невысоким. Судя по бльшим величинам ССК, в светозащите особенно нуждаются *Fragaria orientalis* (63%) и *Potentilla tanacetifolia* (66%). Листья земляники и лапчатки ориентированы горизонтально к земной поверхности и большую часть дня подвержены интенсивной инсоляции.

Растения с малыми величинами ССК, напротив, не испытывают потребности в защите ассимиляционного аппарата от избытка солнечного света. Эти растения можно разделить на две группы. Вегетативные части первой из них – *Medicago falcata*, *Vicia cracca*, *Sanguisorba officinalis* (ССК, соответственно, 48, 50, 51%) в густых лугах занимают средние ярусы травостоев и конкурируют за свет с дру-

гими видами сообществ. В культурных фитоценозах люцерны серповидной световое довольствие особей может быть сильно ограничено за счет самозатенения из-за интенсивного роста пластохенов. Вторая группа – это луговые злаки *Elytrigia repens*, *Calamagrostis obtusata* (ССК – 50 и 55%) и осоки *Carex atherodes*, *C. pediformis* (ССК – 53%), листья которых ориентированы вертикально или под некоторым углом к осевому стеблю и в дневное время довольствуются прямым скользящим и рассеянным светом.

Количество каротиноидов в листьях исследованных растений равно или меньше количества хлорофилла *b* и их светозащитная роль в связи с морфологией и фитоценоотическим статусом видов проявляется не столь отчетливо, как это показано на примерах варьирования ССК.

Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (грант № 07-0490105- Монг\_а).

#### Литература

- Герасименко Т.В., Попова И.А., Александрова Н.М. К характеристике фотосинтетического аппарата и фотосинтеза растений арктической тундры (о. Врангеля) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 669-679.
- Головки Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Пигментный комплекс растений Приполярного Урала // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 1732–1741.
- Корнюшенко Г.А., Соловьева Л.В. Экологический анализ содержания пигментов в листьях горно-тундровых кустарничков // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 55–77.
- Любименко В. О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения // Зап. Импер. АН, 1916. С. 1–274.
- Маслова Т.Г., Попова О.Ф., Слемнев Н.Н., Попова И.А. Пигменты ассимилирующих органов растений Гоби (МНР) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1082–1089.
- Попова И.А. О пигментах листьев памирских растений // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 11. С. 1550–1561.
- Попова О.Ф., Слемнев Н.Н., Попова И.А., Маслова Т.Г. Содержание пигментов пластид у растений пустынь Гоби и Каракумы // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 334–344.
- Слемнев Н.Н. О взаимосвязи между интенсивностью фотосинтеза, концентрацией хлорофилла и структурой листьев растений Монголии // Факторы среды и организация первичного процесса фотосинтеза. Киев, 1989. С. 137–143.
- Слемнев Н.Н. Особенности фотосинтетической деятельности растений Монголии: эволюционные, экологические и фитоценоотические аспекты // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 418–436.
- Цоож Ш. Фотосинтетическая деятельность растений зональных и интразональных экосистем Монголии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Улаанбаатар, 2008. 58 с.
- Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М., Булычева Т.М., Кудрявцева О.В. Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин. Апатиты, 1996. 125 с.
- Шульгин И.А. Морфологические приспособления растений к свету (оптические свойства листьев). Изд-во МГУ, 1963. 74 с.
- Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. P. 195–203.

## ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДА НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И ЭЛЕМЕНТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ОВСА РАЗЛИЧНОГО ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Смирнова Л.О., Кошкин В.А., Лоскутов И.Г., Матвиенко И.И.

Санкт-Петербург, Государственное научное учреждение. Всероссийский научно-исследовательский институт им. Н.И. Вавилова

Большинство посевов в России размещаются в районах с неблагоприятными климатическими условиями. Для этих регионов, особенно северных, с коротким периодом вегетации необходимы скороспелые сорта. У скороспелых форм процессы роста и развития происходят интенсивнее, чем у позднеспелых, поэтому продолжительность вегетационного периода у них короче. Общая продолжительность вегетационного периода зависит от длины отдельных межфазных периодов: всходы-колошение и колошение-созревание. У пшеницы контроль продолжительности периода всходы-колошение в основном осуществляют системы генов Vrn (реакция на яровизацию) и Ppd (чувствительность к фотопериоду). Слабая фотопериодическая чувствительность (ФПЧ) контролируется генами Ppd, сильная – рецессивными ppd (Keim, 1973; Стельмах и др., 1987). В большинстве случаев сорта со слабой ФПЧ – скороспелые и представляют большую ценность для многих регионов России (Кошкин и др., 2002; Кошкин и др., 2007). У этих сортов процессы роста и развития происходят интенсивнее, чем у более позднеспелых сильночувствительных к фотопериоду с ортов. У скороспелых слабо-чувствительных сортов пшеницы и ячменя доминантные гены Ppd воздействуют через фитохромную пигментную систему на хлорофилл-белковый комплекс, процессы роста и развития (Кошкин и др., 1999; Кошкин и др., 2001). По-видимому, такой же физиологический механизм и его генетическая регуляция осуществляются у рас тений овса, что согласуется с законом гомологических рядов Н.И. Вавилова.

Опыты по изучению фотопериодической реакции образцов овса проводили в вегетационных и фотопериодических павильонах отдела физиологии Пушкинского филиала ГНЦ РФ ВИР (2003–2007 гг.)

Растения выращивали на дерново-подзолистой почве в пластиковых 5-литровых вегетационных сосудах в условиях естественного длинного (17ч 30 мин – 18ч 52 мин) и короткого (12ч) фотопериода. Короткий день (КД) создавали, закатывая вагонетки с вегетационными сосудами в светонепроницаемый фотопериодический павильон, в котором они находились с 21 до 9 часов утра следующего дня. Растения длинного дня (ДД) закатывали на этот период времени в стеклянный павильон.

Посев в вегетационные сосуды осуществляли по периметру сосуда сухими семенами (по два зерна в одно углубление). После всходов удаляли слаборазвитые проростки, оставляя в каждом вегетационном сосуде по 10 нормально развитых растений.

#### Источник слабой ФПЧ и скороспелости

| № по<br>Каталогу<br>ВИР | Название          | Происхождение         | Всходы-выметывание<br>сут |           | T <sub>1</sub> – T <sub>2</sub> | K <sub>фпч</sub> |
|-------------------------|-------------------|-----------------------|---------------------------|-----------|---------------------------------|------------------|
|                         |                   |                       |                           |           |                                 |                  |
| 12233                   | Chihuahua         | Мексика               | 29,3±0,74                 | 36,0±0,39 | 6,7                             | 1,23             |
| 12234                   | Guelatao          | “                     | 34,8±2,30                 | 48,7±1,95 | 13,9                            | 1,40             |
| 12358                   | Paramo            | “                     | 30,4±0,29                 | 38,1±1,08 | 7,7                             | 1,26             |
| 13356                   | Exp 1 -7var.4     | “                     | 30,6±0,43                 | 44,8±1,99 | 14,2                            | 1,46             |
| 14987                   | Гибрид            | “                     | 34,8±1,00                 | 48,5±0,65 | 13,7                            | 1,39             |
| 13941                   | Donald            | Канада                | 40,8±1,53                 | 55,0±1,19 | 14,2                            | 1,35             |
| 14620                   | Newman            | “                     | 28,7±0,30                 | 47,4±3,30 | 18,7                            | 1,65             |
| 13900                   | Pennline6571      | США                   | 36,7±1,05                 | 47,3±2,31 | 10,6                            | 1,29             |
| 14345                   | Pennline9010      | США                   | 33,2±0,20                 | 47,2±1,40 | 14,0                            | 1,42             |
| 14548                   | Ga-Mitchell       | “                     | 40,1±0,59                 | 51,8±2,53 | 11,7                            | 1,29             |
| 14626                   | Ozark             | “                     | 32,3±1,59                 | 46,3±4,09 | 14,0                            | 1,43             |
| 14745                   | Sac               | “                     | 35,0                      | 44,3±1,86 | 9,3                             | 1,27             |
| 13243                   | Soroca            | Колумбия              | 42,8±1,46                 | 51,8±2,93 | 9,0                             | 1,21             |
| 14730                   | Pluton-INIA       | Чили                  | 43,2±1,42                 | 53,1±0,66 | 9,9                             | 1,23             |
| 14712                   | Noire de Michamps | Франция               | 35,4±0,40                 | 47,8±1,80 | 12,4                            | 1,35             |
| 14841                   | Pallinup          | Австралия             | 35,2±0,25                 | 41,1±0,35 | 5,9                             | 1,17             |
| 14541                   | Yilgarn           | Австралия             | 35,4±0,92                 | 41,8±1,05 | 6,4                             | 1,18             |
| 14854                   | CAV-2700          | Турция                | 37,7±1,82                 | 45,7±2,55 | 8,0                             | 1,21             |
| 14994                   | Yung 492          | Китай                 | 38,3±0,70                 | 42,9±0,52 | 4,6                             | 1,12             |
| 15023                   | Гибрид            | Ленинградская область | 32,5±0,43                 | 42,6±1,38 | 10,1                            | 1,31             |
| 15039                   | Местный           | Сирия                 | 31,8±0,33                 | 38,4±0,99 | 6,6                             | 1,21             |

Примечание. T<sub>1</sub> и T<sub>2</sub> – продолжительность периода всходы-выметывание (сут) у растений овса, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня.

T<sub>2</sub> – T<sub>1</sub> – задержка выметывания растений на коротком дне по сравнению с длинным (сут).

K<sub>фпч</sub> = T<sub>2</sub>/T<sub>1</sub> – коэффициент фотопериодической чувствительности растений.

Внесение удобрений и полив проводили в оптимальном для овса режиме. У каждого растения отмечали дату выметывания после выхода половины метёлки главного стебля из влагалища флагового листа, маркировали стебель бумажными этикетками и вычисляли продолжительность периода всходы-выметывание. После созревания растений проводили их структурный анализ. В процессе структурного анализа изучали морфологические признаки (высота главного стебля, длина колоконесущего междоузлия, количество узлов, длина влагалища флагового листа) и элементы продуктивности (масса растения, длина метёлки, число колосков, число зёрен и масса зерна метёлки главного стебля, масса растения, масса 1000 зёрен, Kхоз.). В качестве стандарта служил сорт ярового овса Paramo (к-12358, Мексика).

ФПЧ устанавливали по величине задержки выметывания на КД по сравнению с ДД (T<sub>2</sub> – T<sub>1</sub>) и по коэффициенту ФПЧ (K<sub>фпч</sub>), вычисляемого по формуле (K<sub>фпч</sub> = T<sub>2</sub>/T<sub>1</sub>), где T<sub>1</sub> и T<sub>2</sub> – продолжительность периода всходы – выметывание (сут) у растений овса, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня (Кошкин и др., 1994). Образцы овса, задерживающие выметывание на КД по сравнению с ДД в пределах 1–20 сут. И имеющие K<sub>фпч</sub> = 1,00 – 1,30, классифицировали как слабобувствительные к фотопериоду. Ошибки средних величин определяли по Доспехову (1979).

Изучали 155 образцов различного эколого-географического происхождения. Это местные селекционные сорта и линии Восточной и Западной Европы (Россия, Украина, Финляндия, Швеция, Норвегия, Болгария, Германия), Средиземноморского региона (Турция, Греция, Алжир, Марокко, Испания), Кавказского региона (Грузия), Средней Азии (Казахстан), Африки (Эфиопия), Северной, Центральной и Южной Америки (Канада, США, Мексика, Аргентина, Бразилия), Китая, Японии, Индии и Австралии.

В результате исследования выявлено, что большинство образцов оказалось чувствительными к короткому дню (КД).  $K_{флч}$  у них варьировал от 1,04 до 2,62.

У растений сортов со слабой ФПЧ выращенных в условиях длинного и короткого дня не выявлено существенных различий по морфофизиологическим признакам (число узлов, высота главного стебля, длина верхнего междоузлия, длина влагалища) и элементам продуктивности (число зёрен, масса зерна растения, К хоз).

У среднечувствительных образцов уже проявляются различия по морфологическим признакам и элементам продуктивности.

В условиях короткого фотопериода по сравнению с длинным, у сортов с сильной ФПЧ увеличивалось: период всходы-выметывание, ассимиляционная поверхность листьев, высота главного стебля, число узлов главного стебля, масса растения; длина метёлки, количество колосков и зёрен в метёлке.

Среди изученных образцов овса обнаружен 21 источник скороспелости и слабой ФПЧ (табл.1). Большинство из них происходят из субтропической и тропической зон нашей планеты. Однако нами выявлены скороспелые и слабочувствительные к фотопериоду сорта, происходящие из северных стран (Канада, США). Это свидетельствует о том, что доминантные гены фотопериодической чувствительности селекционеры этих стран уже ввели в культуру овса. Почти все изученные отечественные сорта, за исключением гибрида (Ленинградская область), оказались чувствительными к фотопериоду.

Выделенные образцы ярового овса представляют значительную ценность и могут быть использованы в селекции для создания новых скороспелых продуктивных сортов. При выборе материала для селекционных работ на скороспелость и продуктивность необходимо учитывать воздействие генов *Rpd* на изменение морфологических признаков и элементов продуктивности, и продолжительность вегетации.

#### Литература

- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., 1979. 416 с.
- Кошкин В.А., Лоскутов И.Г., Матвиенко И.И., Смирнова Л.О. Фотопериодическая чувствительность образцов овса различного географического происхождения// IV Международный симпозиум «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». Москва-Пушино, 2007. Т.1. С.290–293.
- Кошкин В.А., Косарева И.А., Драгавцев В.А., Матвиенко И.И. Влияние генов *Rpd* на хлорофилл-белковый комплекс сортов пшеницы с различной фотопериодической чувствительностью// Докл. РАСХН. 1999. № 4. С.6–7.
- Кошкин В.А., Кошкина А.А., Матвиенко И.И., Прядехина А.К. Использование исходных форм яровой пшеницы со слабой фотопериодической чувствительностью для создания скороспелых продуктивных линий// Докл. РАСХН. 1994. № 2. С. 8–10.
- Кошкин В.А., Лискер И.С., Косарев И.А., Драгавцев В.А., Матвиенко И.И. Хлорофилл-белковый комплекс и фитохромная пигментная система сортов ячменя различной фотопериодической чувствительности//IV Международный симпозиум «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». Москва-Пушино, 2007. Т.II. С. 506–508.
- Кошкин В.А., Лоскутов И.Г., Солдатов В.Н., Матвиенко И.И. Овёс (Характеристика образцов по фотопериодической чувствительности). Каталог мировой коллекции ВИР. 2003. Вып. 739. 19 с.
- Лоскутов И.Г. Овёс (*Avena L.*). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2007. 336 с.
- Стедьмах А.Ф., Авсение В.И., Кучеров В.А., Воронин А.И. Изучение роли генетических систем *Vrn* и *Rpd* у мягкой пшеницы// Вопросы генетики и селекции зерновых культур. Одесса, Прага-Рузыне, 1987. Вып.3. С. 125–132.
- Keim D.L., Welsh J.R., Mc Connel R.L. Inheritance of Photoperiodic heading response in winter and spring cultivars of bread wheat// Can.J.Plant Sci. 1973. Vol. 53. № 2. P. 247–250.

## ВЛИЯНИЕ УРОВНЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА ПОЧВЕННУЮ БИОТУ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЯ КАРТОФЕЛЯ

Сорокина Г.И.

Орел, Орловский государственный университет

Минеральное питание растений является одним из факторов, регулирующих уровень урожая и качество продукции. Основным вопросом в изучении проблемы уровня минерального питания является определение оптимальной дозы, действие которой экономически выгодно и экологически безопасно.

Показателем оптимального функционирования растительного организма в онтогенезе могут служить факторы внешней среды – это, в первую очередь, степень обеспеченности элементами минеральной питания и продуктивности работы почвенной биоты. Известно, что мелкие почвенные членистоногие (микроартроподы) обеспечивающие, вместе с другими почвообитающими животными и микроорганизмами

трансформацию органического вещества, под воздействием минеральных удобрений изменяют численность и соотношение составляющих их группировок (Блинников В.И., 1993).

Для определения взаимосвязи влияния уровня минерального питания на количество микроартропод и процессов роста и продуктивности растения картофеля нами с 1998–2004г проводились полевые опыты по следующим схемам: контроль – без внесения удобрений, опыт –  $N_{90}P_{60}K_{150}$  действующего начала на 1 га.

На этих фонах испытывали влияние микроэлемента меди на процессы роста и продуктивность картофеля сорта Адретта. Медь вносили в виде раствора сернокислой меди 0,05 % концентрации при предпосадочной обработке клубней. В опыте использовали следующие удобрения: азот – в виде аммиачной селитры, фосфор – в виде гранулированного суперфосфата, калий – хлористого калия. Удобрение вносили локально, вместе с посадкой клубней. Опыты были заложены в трехкратной повторности.

Почвенные пробы для определения численности членистоногих брали вначале июня квадратными бурами с последующим разделением по слоям 0,5 и 5–10 см. Повторность учета – 12-ти кратная. Выгонку микроартропод проводили в эклекторах модификации И.С. Гилярова при электрическом освещении. Всего в ходе исследования зарегистрировано 16 видов коллембол и 12 орибатид. Эти исследования были проведены доцентом кафедры зоологии Блинниковым В.И.

Кроме почвенных исследований мы проводили наблюдения за ростом и развитием растений в фазе бутонизации и цветения. В процессе работы изучали следующие показатели: динамику высоты доминирующего побега, суточную интенсивность роста, ростовую активность, динамику нарастания листовой поверхности. Уборку урожая проводили после отмирания ботвы взвешиванием 50 кустов по каждому варианту.

Рост растений измеряли линейно, ростовую активность рассчитывали по формуле:  $R_{акт} = \frac{h_2 - h_1}{h_1 \times t}$ ,

где  $h_1$  – предыдущая высота,  $h_2$  – последующая высота,  $t$  – время в сутках. Прирост за сутки рассчитывали по формуле:  $\Delta h = \frac{h_2 - h_1}{t}$ , где  $\Delta h$  – прирост за сутки,  $h_1$  – предыдущая высота,  $h_2$  – последующая высота,  $t$  –

время в сутках. Площадь листовой поверхности определяли методом относительного взвешивания листьев и высечек. Полученные данные обрабатывали методом вариационной статистики, которые представлены в виде таблиц.

Таблица 1

Численность микроартропод в полевых условиях

| Группировки микроартропод | Количество экз/м <sup>2</sup> |                       |
|---------------------------|-------------------------------|-----------------------|
|                           | Фон естественного плодородия  | $N_{90}P_{60}K_{150}$ |
| Коллемболы                | 348 ± 156                     | 668 ± 176             |
| Орибатиды                 | 3420 ± 1372                   | 2088 ± 848            |
| Гамазовые                 | 348 ± 153                     | 976 ± 384             |
| Акароидные                | 2712 ± 1520                   | 4176 ± 1161           |
| Тарсонемия                | 38 ± 59                       | 44 ± 38               |
| Всего                     | 6916                          | 7948                  |

Данные табл. 1 показывают, что оптимальный фон внесенных удобрений способствовал увеличению численности отдельных групп микроартропод, особенно коллембол акароидных. количество орибатид снизилось, и значительно. Высокие дозы минеральных удобрений способствовали значительному снижению численности микроартропод по всем группам (Блинников В.И., 1993).

Рассматривая данные табл. 2 следует отметить, что в процессе вегетации шло быстрое увеличение показателей высоты доминирующего побега вплоть до фазы цветения. Нарастание наиболее интенсивно проходило у растений на удобренном фоне, особенно перед фазой цветения.

Таблица 2

Динамика нарастания доминирующего побега, см

| Вариант               | 4.06      | 10.06     | 18.06     | 24.06     | 26.06     |
|-----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| 0 – контроль          | 26,3±1,43 | 37,4±1,52 | 49,6±1,82 | 62,4±1,53 | 66,3±1,34 |
| 0 – CuSO <sub>4</sub> | 29,4±2,60 | 40,2±1,63 | 53,5±2,31 | 64,8±1,52 | 70,6±2,32 |
| I – контроль          | 36,3±1,55 | 55,6±2,23 | 70,3±2,02 | 84,4±2,03 | 96,3±1,95 |
| I – CuSO <sub>4</sub> | 30,4±1,63 | 53,3±1,63 | 70,5±1,85 | 86,6±2,05 | 99,4±1,83 |

Таблица 3

Суточный прирост доминирующего побега

| Вариант               | $\Delta h_1$ | $\Delta h_2$ | $\Delta h_3$ | $\Delta h_4$ |
|-----------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| 0 – контроль          | 1,9          | 1,5          | 2,1          | 2,1          |
| 0 – CuSO <sub>4</sub> | 1,8          | 1,7          | 2,4          | 2,9          |
| I – контроль          | 3,2          | 1,8          | 2,4          | 5,9          |
| I – CuSO <sub>4</sub> | 3,8          | 2,2          | 2,7          | 6,4          |

Таблица 4

Ростовая активность доминирующего побега

| Вариант               | R <sub>1</sub> | R <sub>2</sub> | R <sub>3</sub> | R <sub>4</sub> |
|-----------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| 0 – контроль          | 0,070          | 0,040          | 0,043          | 0,030          |
| 0 – CuSO <sub>4</sub> | 0,06           | 0,041          | 0,035          | 0,045          |
| I – контроль          | 0,089          | 0,033          | 0,033          | 0,070          |
| I – CuSO <sub>4</sub> | 0,126          | 0,040          | 0,040          | 0,070          |

Таблица 5

Динамика площади листовой поверхности и продуктивности растений

| Вариант               | Площадь листовой пов-ти, см <sup>2</sup> |          | Масса клубней г/куст |
|-----------------------|------------------------------------------|----------|----------------------|
|                       | Бутонизация                              | Цветение |                      |
| 0 – контроль          | 3103                                     | 4377     | 753,2±13,4           |
| 0 – CuSO <sub>4</sub> | 2860                                     | 4673     | 766,1±12,8           |
| I – контроль          | 5140                                     | 7492     | 903,0±14,3           |
| I – CuSO <sub>4</sub> | 5660                                     | 8126     | 980,4±16,8           |

Абсолютная высота доминирующего побега отмечена в вариантах с медью и составила 99,4 см, в контрольном – 96,3 см. Прирост за сутки составил 5,9 и 6,4 см.

Что касается показателей суточного прироста, то наиболее интенсивным и динамичным он был в вариантах на удобренном фоне. При этом следует отметить наиболее активные показатели в вариантах с медью, особенно в фазу начала цветения.

Данные таблицы 4 показывают, что наибольшая ростовая активность наблюдалась у опытных растений на удобренном фоне, особенно в вариантах с медью. Площадь листьев в посевах является основным фактором их продуктивности, так как от этого зависит количество поглощенной энергии солнца, а, следовательно, и фотосинтетическая деятельность растений. Определение динамики нарастания и площади листовой поверхности в наших опытах показало, что обогащение почвы азотом, фосфором и калием в значительной мере способствовало увеличению листовой поверхности и в фазу бутонизации, и цветения. Это увеличение было значительным и в контрольном и опытном вариантах.

В наших опытах (табл. 3) выявлена прямая зависимость между темпами роста растений, площадью листовой поверхности и урожаем клубней. Эта зависимость прослеживается по результатам наших многочисленных исследований, изменения касаются лишь количественных показателей по годам проведения опытов.

Сравнивая данные исследований влияния доз минеральных удобрений на почвенную биоту – численность антропоид – мы можем сделать вывод о прямой корреляции показателей увеличения их численности с ростом и продуктивностью растений картофеля.

Литература

- Блинников В.И. Влияние возрастающих доз полного минерального удобрения на население микроартропод в условиях открытого грунта и почвенных культур. // Минеральное питание, процессы роста и развития растений. Орел, 1993. С.96 – 110.
- Сорокина Г.И., Король В.В. Влияние полных и дробных доз минеральных удобрений на физиологические процессы и урожай картофеля. // Продукционный процесс сельскохозяйственных культур. Орел, 2001. С.76–81.
- Сорокина Г.И., Широбокова Д.С. Влияние уровня минерального питания на процессы роста и развития растения картофеля. // Влияние условий минерального питания на процессы роста и развития сельскохозяйственных растений. Курск, 1985. С.4–10.

## КАРОТИНОИДЫ И ОСЕННЯЯ АДАПТАЦИЯ РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ

Софронова В.Е., Петров К.А., Чепалов В.А., Перк А.А.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Такие стресс факторы криолитозоны, как экстремально низкие зимние температуры (до  $-50$ – $-60$  °C) при световом дефиците и, напротив, высокая солнечная инсоляция весной и осенью при пониженных температурах, создают объективные предпосылки для реализации различных адаптивных механизмов регуляции первичных процессов фотосинтеза с участием пигментного комплекса растений.

Целью работы является изучение сезонного изменения содержания и взаимных соотношений фотосинтетических пигментов у летне- и осенневегетирующих многолетних травянистых растений, районированных в условиях криолитозоны Якутии. Район исследования расположен в Центральной Якутии. Главная его особенность – резкая континентальность климата. Лето короткое, но сухое и жаркое (средняя июльская температура  $+18$  °C). Зима продолжительная, суровая (средняя январская температура  $-43.2$  °C) и малоснежная (высота 20–30 см). Годовое количество осадков – 200–250 мм. На всей территории Центральной Якутии распространена сплошная криолитозона неглубоко оттаивающих многолетнемерзлых почвогрунтов.

Опытный участок находится на средней пойме реки Лены. Почвы участка – типичные мерзлотные пойменные лугово-черноземные, сформированные на легком суглинке. В посевах использовали следующие сорта многолетних травянистых растений селекции ЯНИИСХ РАСХН (Дохунаев, 1988; Павлов и др., 2006): ломкоколосник ситниковый *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski – сорт Манчаары; пырейник сибирский *Elymus sibiricus* (L.) – сорт Амгинский; кострец безостый *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub – сорт Аммачаан. Посев проводили в конце мая – начале июня 2007 г. В опытах использовали растения первого года жизни. Для выявления особенностей накопления пигментов в листьях у осенне-вегетирующих побегов, вырастающих из активизирующихся пазушных почек, в первой половине июля срезали надземную часть летне-вегетирующих растений.

Для определения содержания пигментов образцы листьев отбирали в 3-кратной повторности с 5 нормально развитых растений. Количественное определение хлорофиллов *a* и *b* проводили в 80%-ном ацетонном экстракте. Каротиноиды анализировали методами ТСХ и спектрофотометрии (Софронова и др., 2006) после фиксации в 100%-м ацетоне. Температуру воздуха регистрировали с помощью термографов DS 1922L (США). Интервал между измерениями 1 час. Точность измерения  $\pm 0.5$  °C.

В летнее время изученные виды характеризовались сравнительно низким, характерным для северных растений, содержанием зеленых пигментов – у *P. juncea* – 7.9–8.7, *B. inermis* – 6.7–10.0 и *E. sibiricus* – 6.8–7.1 мг/г<sub>сух.массы</sub> соответственно (табл.). Величина соотношения хлорофиллов *a/b* варьировала в пределах 2.1–2.5. Доля хлорофиллов, принадлежащих ССК, у летне- и осенневегетирующих растений составляла 61–74 %. Однако, у 49-суточных побегов ломкоколосника ситникового этот показатель был еще выше. Такие высокие значения ССК свойственны растениям, произрастающим в холодном климате (Maslova и Popova, 1993). У ломкоколосника в летнее время отмечен самый низкий уровень накопления каротиноидов (0.8–1.1 мг/г<sub>сух.массы</sub>). В то же время у *B. inermis* и *E. sibiricus* их содержание было чуть выше – 1.3–1.7 мг/г<sub>сух.массы</sub>. У всех видов растений в летний период большую долю в сумме каротиноидов составляли лютеин – 40.1–44.5, затем  $\beta$ -каротин – 25.0–26.0, и в меньших количествах содержались виолаксантин и неоксантин – 16.1–19.2 и 13.1–14.7 % соответственно. Величины соотношения хл/каротиноиды и хл/ксантофиллы в среднем были равны для *B. inermis* – 4.4 и 5.9, *E. sibiricus* – 5.9 и 7.9, и *P. juncea* – 8.2 и 10.8. По-видимому, эти параметры в летнезеленых растениях при сходстве таких факторов, как уровень фотоактивной радиации (ФАР), длина фотопериода, температура, минеральное питание, влажность почвы и воздуха, определяются видовым разнообразием и возрастом растения. Напротив, содержание зеленых пигментов в исследованных нами рыхлокустовых злаков в основном зависит от факторов внешней среды и возраста.

Во всех осенневегетирующих побегах, вырастающих после срезки растений, начиная с последней декады августа, наблюдается рост содержания хлорофиллов и каротиноидов. Для ломкоколосника и костреца максимальное накопление зеленых пигментов отмечается в течение первой половины сентября – 8.8–9.4 и 14.4–19.3 мг/г<sub>сух.массы</sub>. Рост по сравнению с летними показателями в среднем составил 8.4–11.4 и 71.4–129.0 %. В этот период наблюдается снижение длины фотопериода и температуры окружающего воздуха (рис.). Так, с 20 августа по 18 сентября средняя максимальная, средняя, минимальная суточные температуры были равны 14.8, 9.5 и 5.0 °C, в то время как в период с 10 июля по 31 июля – 21.0, 15.2 и 10.8 °C соответственно. При переходе среднесуточной температуры воздуха через 0°C происходило уменьшение концентрации хлорофиллов на 30–40 % от максимальных значений (последняя пентада сентября – первая декада октября). Листья обоих видов (в том числе и у не срезанных растений) остаются зелеными вплоть до выпадения снега. Количество зеленых пигментов у пырейника повышается до середины последней декады сентября. Однако зеленые листья *E. sibiricus*, как целых растений, так и побегов, вырастающих из активизирующихся пазушных почек после срезки надземной части, к концу сентября с наступлением устойчивых ночных заморозков быстро погибали. В это время ночные температуры достигали  $-1,1$ – $-5,6$  °C.

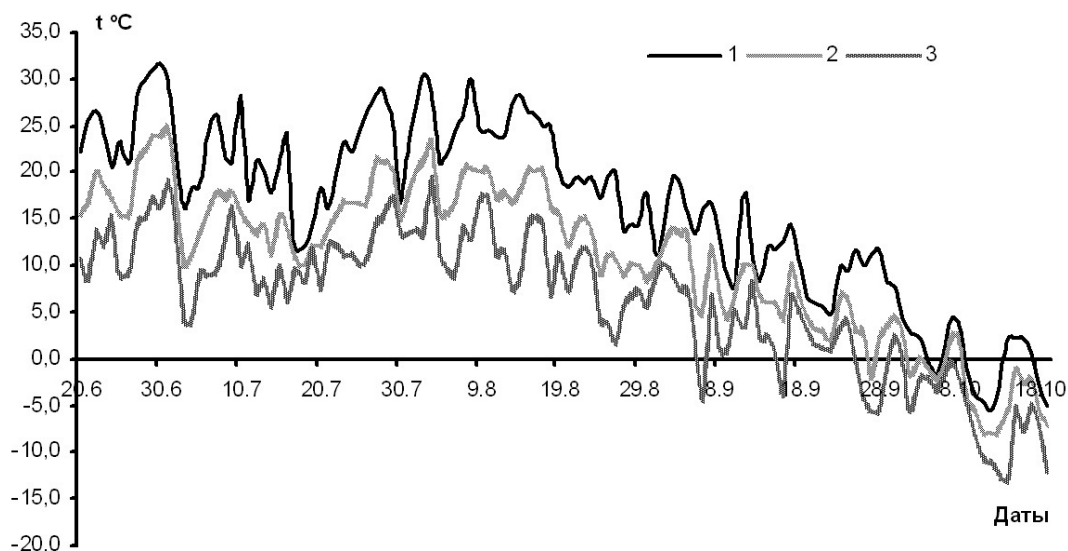


# ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ

Содержание и соотношение фотосинтетических пигментов в листьях летне- и осенневегетирующих многолетних травянистых растений, районированных в условиях криолитозоны Якутии, мг/г сухой массы

| Дата                          | Возраст, сутки | Хл <i>a</i> | Хл <i>b</i> | ССК, % | Ксантофиллы | β- каротин  | Хл/ ксантофиллы | Хл/каротиноиды |
|-------------------------------|----------------|-------------|-------------|--------|-------------|-------------|-----------------|----------------|
| <i>Elymus sibiricus</i>       |                |             |             |        |             |             |                 |                |
| 10.7                          | 42             | 4.90        | 2.23        | 70     | 1.14 ± 0.03 | 0.40 ± 0.02 | 6.26            | 4.64           |
| 31.7                          | 63             | 4.58        | 2.20        | 72     | 1.22 ± 0.05 | 0.43 ± 0.06 | 5.54            | 4.08           |
| 21.8*                         | 43             | 6.09        | 2.38        | 63     | 0.84 ± 0.03 | 0.35 ± 0.02 | 10.03           | 7.07           |
| 4.9*                          | 57             | 6.38        | 2.56        | 64     | 1.07 ± 0.05 | 0.52 ± 0.03 | 8.33            | 5.61           |
| 11.9*                         | 64             | 9.02        | 3.57        | 63     | 1.42 ± 0.03 | 0.60 ± 0.07 | 8.86            | 6.22           |
| 25.9*                         | 78             | 9.15        | 3.56        | 62     | 1.72 ± 0.02 | 0.63 ± 0.04 | 7.41            | 5.42           |
| <i>Psathyrostachys juncea</i> |                |             |             |        |             |             |                 |                |
| 9.7                           | 41             | 5.60        | 2.25        | 64     | 0.80 ± 0.02 | 0.26 ± 0.02 | 9.85            | 7.40           |
| 17.7                          | 49             | 5.31        | 3.35        | 86     | 0.81 ± 0.02 | 0.21 ± 0.01 | 11.68           | 9.06           |
| 9.10                          | 133            | 4.14        | 1.23        | 51     | 0.80 ± 0.03 | 0.21 ± 0.02 | 6.69            | 5.33           |
| 20.8*                         | 42             | 3.68        | 2.32        | 86     | 1.14 ± 0.04 | 0.40 ± 0.01 | 5.30            | 3.92           |
| 28.8*                         | 50             | 6.40        | 2.99        | 74     | 1.20 ± 0.07 | 0.49 ± 0.02 | 7.86            | 5.57           |
| 10.9*                         | 63             | 6.35        | 2.40        | 61     | 1.06 ± 0.10 | 0.42 ± 0.04 | 8.28            | 5.92           |
| 24.9*                         | 77             | 5.19        | 1.96        | 61     | 0.94 ± 0.02 | 0.35 ± 0.01 | 7.58            | 5.51           |
| 8.10*                         | 91             | 4.69        | 1.82        | 62     | 0.93 ± 0.01 | 0.32 ± 0.01 | 7.00            | 5.22           |
| <i>Bromopsis inermis</i>      |                |             |             |        |             |             |                 |                |
| 10.7                          | 38             | 7.12        | 3.03        | 66     | 1.12 ± 0.02 | 0.38 ± 0.02 | 9.05            | 6.76           |
| 31.7                          | 59             | 4.56        | 2.16        | 71     | 1.06 ± 0.06 | 0.25 ± 0.03 | 6.34            | 5.13           |
| 9.10                          | 129            | 4.64        | 1.94        | 66     | 1.15 ± 0.03 | 0.39 ± 0.03 | 5.74            | 4.30           |
| 8.8*                          | 30             | 4.06        | 1.82        | 69     | 0.64 ± 0.03 | 0.17 ± 0.01 | 9.19            | 7.26           |
| 21.8*                         | 43             | 7.14        | 2.85        | 63     | 1.00 ± 0.05 | 0.35 ± 0.01 | 9.95            | 7.37           |
| 28.8*                         | 50             | 13.60       | 5.66        | 65     | 2.05 ± 0.12 | 0.75 ± 0.04 | 9.40            | 6.87           |
| 4.9*                          | 57             | 10.82       | 4.54        | 66     | 1.30 ± 0.18 | 0.58 ± 0.07 | 11.78           | 8.14           |
| 11.9*                         | 64             | 10.25       | 4.15        | 64     | 1.68 ± 0.03 | 0.63 ± 0.03 | 8.58            | 6.25           |
| 25.9*                         | 78             | 8.54        | 3.28        | 62     | 1.63 ± 0.02 | 0.54 ± 0.05 | 7.26            | 5.44           |
| 8.10*                         | 91             | 6.78        | 2.86        | 66     | 1.30 ± 0.05 | 0.51 ± 0.03 | 7.42            | 5.32           |

Примечание: ССК – доля хлорофиллов светособирающего комплекса; \* – осенневегетирующие побеги после срезки надземной части летневегетирующих растений



Ход среднесуточной температуры в летне-осенний период 2007 г.  
1, 2, 3 – максимальная, средняя и минимальная суточная температура соответственно.

Одновременно с ростом количества хлорофиллов у всех видов наблюдается подъем содержания каротиноидов с началом осеннего похолодания. Однако темпы нарастания содержания желтых пигментов в начале осени и их снижения в первой декаде октября были ниже, чем лабильность зеленых пигментов. Так, при закаливании растений низкими положительными температурами поздней осенью величины соотношения хл/каротиноиды, хл/ксантофиллы были выше, чем у летневегетирующих растений. В осенневегетирующих побегах *P. juncea* и *B. inermis* увеличение содержания с максимумом в середине сентября было характерно для  $\beta$ -каротина, лютеина и виолаксантина. Так, в ломкоколоснике и костреце прирост количества  $\beta$ -каротина составил 79.6 и 98.7 %, лютеина – 38.1 и 49.5 %, виолаксантина – 20.8 и 41.8 % соответственно от летних показателей. Напротив, у *E. sibiricus* сумма каротиноидов продолжала увеличиваться с конца августа до конца сентября (с  $1.20 \pm 0.09$  до  $2.33 \pm 0.08$  мг/г<sub>сух. массы</sub>) вплоть до гибели листьев при наступлении устойчивых отрицательных температур воздуха в ночное время. При этом содержание  $\beta$ -каротина, лютеина и виолаксантина возрастало на 51.1, 28.1 и 94.5 %. Резкое избирательное повышение содержания виолаксантина в этом растении может быть вызвано ингибированием прямой реакции в виолаксантиновом цикле (ВЦ).

Травянистые растения не входят в глубокий покой как древесные растения. Остановка роста у них происходит под воздействием пониженных температур. В экстремальных условиях Севера при сравнительно невысокой обеспеченности хлорофиллом прослеживается прямая корреляция между его содержанием в листе и величиной максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза. Необходимо также отметить, что у холодостойких травянистых растений Севера в зависимости от условий тепло- и влагообеспеченности зона оптимума фотосинтеза изменяется в пределах от 8 до 22 °C (Дымова, Головкин, 2001). Исходя из вышеизложенного, можно предположить, что исследованные растения в первой половине сентября при высоких закалывающих температурах повышают скорость фотосинтеза при возрастании суммарного содержания, как хлорофиллов, так и каротиноидов. При дальнейшем снижении температуры во второй половине сентября создаются условия, способствующие фотоингибированию. В этот период растения должны быть обеспечены теми пигментами, которые участвуют в фотозащите их ФСА. Наблюдаемое нами сохранение фонда желтых пигментов может иметь адаптивное значение. В настоящее время именно зеаксантин и  $\beta$ -каротин отводятся важная роль в защите ФСА от фотодинамического разрушения. По-видимому, способность *B. inermis* повышать количество  $\beta$ -каротина до с 0.31 до 0.75 мг/г<sub>сух. массы</sub>, *P. juncea* с 0.24 до 0.49 мг/г<sub>сух. массы</sub> и поддерживать функционирование ВЦ до глубокой осени являются факторами, способствующими продлению сроков фотосинтеза в неблагоприятных условиях и развитию их терморезистентности при наступлении постоянных отрицательных температур (0––3 °C) в ночное время глубокой осенью.

#### Литература

- Дохунаев В.Н. Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии. Якутск, 1988. 173 с.  
 Дымова О.В., Головкин Т.К. Структурно-функциональные свойства фотосинтетического аппарата *Ajuga reptans* в холодном климате // Физиол. растений. Т. 48. № 3. С. 406–413.  
 Павлов Н.Е., Томская Ф.Г., Софронова Е.П. Интродукция и селекция кормовых трав в Якутии. Новосибирск, 2006. 237 с.  
 Софронова В.Е., Чепалов В.А., Петров К.А. Роль каротиноидов в регуляции устойчивости *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. к холодовому шоку // Ж. стресс-физиологии и биохимии. 2006. № 2. С. 16–20.  
 Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. P. 195–203.

### ВЛИЯНИЕ ЕЖЕСУТОЧНЫХ КРАТКОВРЕМЕННЫХ СНИЖЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ФОРМИРОВАНИЕ ГАБИТУСА РАСТЕНИЙ ОГУРЦА В УСЛОВИЯХ РАЗНЫХ ФОТОПЕРИОДОВ

Спиридонова Е.А., Шерудило Е.Г., Шибеева Т.Г., Сысоева М.И.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Компактные растения удобны для транспортировки и пересадки, что особенно важно для рассады овощных культур. В течение многих лет для управления габитусом растений широко использовались химические регуляторы роста – ретарданты (Деева, 1980). Однако из-за угрозы здоровью человека и проблем с загрязнением окружающей среды в настоящее время имеется тенденция ограничения применения синтетических регуляторов роста вплоть до полной их отмены (Moe et al., 1992), что вызывает необходимость разработки современных технологий выращивания растений с целью получения экологически чистой продукции. Особое внимание уделяется температурному контролю морфогенетических процессов, что нашло свое отражение в создании двух технологий выращивания рассады овощных и декоративных культур – технологии «DIF» и технологии «DROP» (Moe, Heins, 2000; Марковская, Сысоева, 2004), успешно применяемых в растениеводстве многих северных стран. Технология «DIF» основана на использовании градиента дневных и ночных температур (аббревиатура DIF от английского слова Difference) (Heins, Erwin,

1990). Растения количественно реагируют на величину и знак температурного градиента - чем больше величина отрицательного градиента, тем больше ингибируется рост стебля (Erwin et al., 1989; Мое et al., 1992). Современная технология «DROP» основана на кратковременных снижениях температуры в суточном цикле (от англ. слова drop - падение) (Mortensen, Мое, 1992), что также позволяет управлять габитусом растений. Использование технологии кратковременных снижений температуры весьма актуально для выращивания растений защищенного грунта на Севере. Целью настоящей работы, было изучить влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на формирование габитуса растений огурца на ранних этапах онтогенеза в условиях разных фотопериодов.

Семена огурца (*Cucumis sativus* L., сорт Зозуля) проращивали в чашках Петри при 28°C в течение двух суток, затем высаживали в вазоны с песком и переносили в камеры искусственного климата ВКШ-73. Опыты проводили при разных фотопериодах с выдерживанием одинакового суточного светового интеграла. Интенсивность света (лампы ДРЛ-400) составляла 150, 100, 75 и 50 Вт/м<sup>2</sup> при фотопериодах 8/16, 12/12, 16/8 и 24/0 ч, соответственно. Относительная влажность воздуха была 60-70%. До начала низкотемпературных обработок растения выращивали при оптимальных температурных условиях (2 суток при 30°C и 2 суток при 23°C) (Марковская, 1994). По достижении фазы полностью раскрытых семядолей растения контрольного варианта оставляли при 20°C, опытные растения подвергали в течение 6 суток ежесуточным снижениям температуры на 2 и 6 ч (варианты ДРОП\_2 и ДРОП\_6) в конце ночного периода или до завершения 24-ч цикла при круглосуточном освещении. Снижение температуры до 12°C проводили с 22°C в варианте ДРОП\_2 и с 25°C - в варианте ДРОП\_6. По окончании температурных обработок определяли линейные размеры, высоту растения и длину черешка первого настоящего листа. Повторность опыта в пределах варианта – 10-ти кратная, каждый опыт проводили 2 раза. В таблицах представлены средние значения и их стандартные отклонения. Достоверность различий оценивали с использованием метода дисперсионного анализа (P<0.05).

Установлено, что кратковременные снижения температуры уменьшили высоту растений огурца только в условиях нейтрального фотопериода (табл. 1). При других исследованных фотопериодах такого морфогенетического эффекта не выявлено (табл. 1).

Таблица 1

**Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры (на 2 и 6 ч) на высоту растений огурца (см) на ранних этапах онтогенеза в условиях разных фотопериодов**

| Вариант опыта | Продолжительность фотопериода, ч |          |         |         |
|---------------|----------------------------------|----------|---------|---------|
|               | 8/16                             | 12/12    | 16/8    | 24/0    |
| Контроль      | 8,7±0,6                          | 6,5±0,5  | 5,4±0,7 | 3,2±0,5 |
| ДРОП_2        | 7,9±1,2                          | 5,6±0,5* | 5,4±0,7 | 3,4±0,4 |
| ДРОП_6        | 9,3±1,1                          | 5,3±1,0* | 5,3±0,5 | 3,6±0,4 |

Вероятно, отсутствие морфогенетического эффекта по высоте растения может быть связано с тем, что гипокотиль, определяющий высоту растений на изученном этапе онтогенеза, сформировался полностью до начала низкотемпературных обработок. Однако в результате кратковременных низкотемпературных воздействий в условиях всех фотопериодов отмечено уменьшение длины черешка первого листа при ежесуточном снижении температуры на 6 ч в конце ночного периода (табл. 2). Выявленный морфогенетический эффект по данному показателю представляет несомненный интерес, поскольку именно длина черешков листьев во многом определяет габитус растений огурца.

Таблица 2

**Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры (на 2 и 6 ч) на длину черешка (см) первого настоящего листа растений огурца на ранних этапах онтогенеза в условиях разных фотопериодов**

| Вариант опыта | Продолжительность фотопериода, ч |          |          |          |
|---------------|----------------------------------|----------|----------|----------|
|               | 8/16                             | 12/12    | 16/8     | 24/0     |
| Контроль      | 1,8±0,2                          | 1,5±0,2  | 1,7±0,1  | 1,9±0,3  |
| ДРОП_2        | 1,6±0,2                          | 1,4±0,1  | 1,6±0,2  | 1,6±0,1* |
| ДРОП_6        | 1,5±0,2*                         | 1,3±0,1* | 1,3±0,2* | 1,3±0,1* |

Примечание: \* - статистически достоверное отличие от контроля.

Таким образом, проведенные исследования показали, что технология кратковременных снижений температуры может быть успешно использована для получения компактной рассады растений огурца независимо от длительности фотопериода.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 07-04-00063.

#### Литература

- Марковская Е.Ф. Адаптация *Cucumis sativus* L. к температурному фактору в онтогенезе // Физиология растений. 1994. Т. 41, № 4. С. 589-594.
- Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Роль суточного температурного градиента в онтогенезе растений. М.: Наука, 2004. 119 с.
- Moe R., Heins R.D. Thermo- and photomorphogenesis in plants // Adv. Floriculture Res. Agric. Univ. of Norway. 2000. Rep. № 6. P. 52-64.
- Деева В.П. Ретарданты - регуляторы роста растений. Минск: Наука и техника, 1980. 173 с.
- Erwin J. E., Heins R. D., Karlsson M. G. Thermomorphogenesis in *Lilium longiflorum* // Am. J. Bot. 1989. V. 76. P. 47-52.
- Heins R. D., Erwin J. E. Understanding and applying DIF // Greenhouse Grower. - 1990. V. 8. P. 73-78.
- Moe R., Mortensen L.M., Grimstad S.O. Control of plant morphogenesis without growth retardants // Acta Hort. 1992. V. 319. P. 323-328.
- Mortensen L.M., Moe R. Effects of various day and night temperature treatments on the morphogenesis and growth of some greenhouse and bedding plant species // Acta Hort. 1992. V. 327. P. 77-86.

## РОЛЬ ФИТОХРОМА В В ФОРМИРОВАНИИ ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА ПРИ КРАТКОВРЕМЕННЫХ И ДЛИТЕЛЬНЫХ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЯХ

Сысоева М.И., Шерудило Е.Г., Марковская Е.Ф.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Ежесуточные кратковременные снижения температуры широко используются в современном растениеводстве для выращивания компактных растений. Кроме того, как было показано ранее, они приводят к повышению холодоустойчивости растений (Марковская и др., 2000). Цель настоящей работы – выявить участие фитохрома В в формировании холодоустойчивости растений огурца при кратковременных и длительных низкотемпературных воздействиях.

Работа выполнена в камерах искусственного климата на растениях огурца (*Cucumis sativus* L.) дикого типа (WT) и длинногипокотелевом мутанте по фитохрому В (*lh*-мутант) (Lopez-Juez *et al.* 1992) при двух фотопериодах – 10/14 ч (короткий фотопериод) и 16/8 ч (длинный фотопериод) и одинаковом значении суточного интеграла света  $6,5 \text{ mol day}^{-1} \text{ m}^{-2}$ . Семена проращивали в течение 2-х сут, высаживали в сосуды с песком и выращивали при поливе питательным раствором Кнопа (рН 6.2-6.4) двое суток при 30°C, двое суток при 23°C до фазы полностью раскрытых семядолей, а затем в течение 6-ти суток подвергали постоянному действию закалывающей для растений огурца температуры 12°C (вариант ПНТ) или кратковременному воздействию 12°C на 2, 4, 6 и 8 ч ежесуточно в конце ночи (варианты ДРОП). В условиях длинного фотопериода был добавлен вариант со снижением температуры на 2 ч в начале дня. В качестве контроля были выбраны растения без низкотемпературной обработки, выращенные при 20°C. По окончании температурных обработок растения огурца находились в фазе полностью развернутого 1-го настоящего листа.

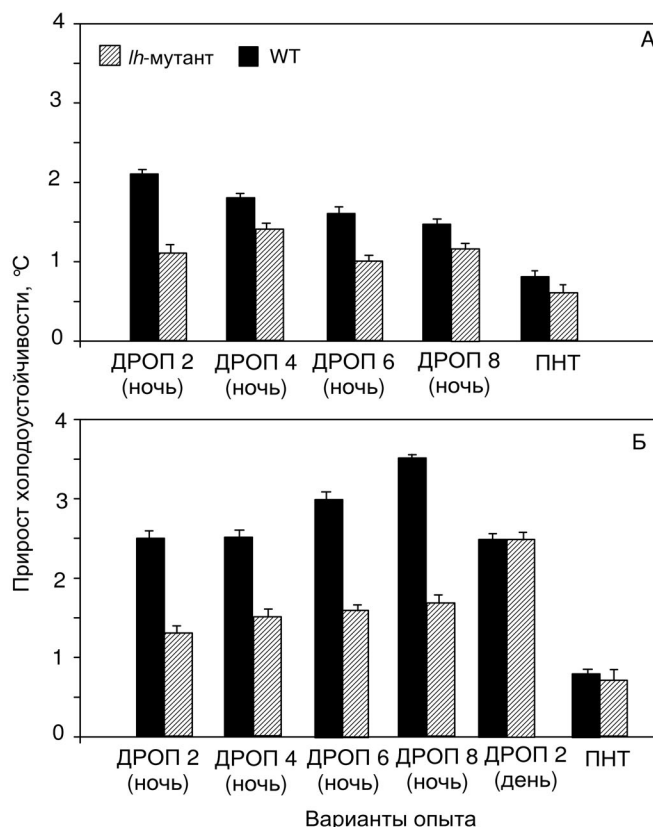
Холодоустойчивость (ХУ) растений анализировали в конце эксперимента по методу ЛТ<sub>50</sub>, определяя температуру гибели 50% палисадных клеток листовых высечек после их 5-мин промораживания в микрохолодильнике или прогрева в водном термостате, соответственно (Дроздов и др., 1976).

Независимо от длительности фотопериода холодоустойчивость растений контрольного варианта была одинаковой: у дикого типа -10,3°C, у мутанта -10,2°C. Все температурные обработки как длительные, так и кратковременные вызвали повышение ХУ растений обоих генотипов (рис.).

В целом, ХУ растений при кратковременных низкотемпературных воздействиях была выше, чем при ПНТ, а также выше в условиях длинного фотопериода, чем при коротком дне. ХУ растений дикого типа была выше, чем у мутанта, за исключением дневного ДРОП. При коротком фотопериоде наибольший прирост ХУ у растений дикого типа по сравнению с контролем (2,1°C) отмечен при 2-х часовом воздействии в конце ночного периода, а у мутанта длительность низкотемпературной краткосрочной обработки существенно не влияла на величину ХУ. В условиях длинного фотопериода ХУ растений дикого типа увеличивалась с удлинением низкотемпературной экспозиции и достигала максимума при 8-часовом воздействии в конце ночи (прирост составил 3,5°C). В тоже время у мутанта по фитохрому В как и при коротком фотопериоде

длительность низкотемпературной обработки в ночной период значительно не влияла на приrost ХУ, а максимум ХУ был отмечен при 2-часовом снижении температуры в начале светового периода (2,5°C).

В условиях обоих фотопериодов при длительном низкотемпературном воздействии ХУ растений дикого типа и мутанта не различалась и составляла 0,8°C у дикого типа и 0,6-0,7°C у мутанта.



Влияние кратковременных (ДРОП 2, 4, 6, 8 ч) и длительных (ПНТ) низкотемпературных воздействий (12°C) на холодоустойчивость растений огурца дикого типа (WT) и мутанта по фитохрому В (*lh*-мутант) в условиях короткого 10/14 ч (А) и длинного 16/8 ч (Б) фотопериодов

Таким образом, установлено, что ХУ растений, подвергнутых ежесуточным кратковременным низкотемпературным обработкам была в 2-3 раза выше, чем при длительном воздействии низкой закалывающей температур, что согласуется с полученными нами ранее данными (Sysoeva *et al.* 1999; Markovskaya *et al.* 2003). При этом приrost ХУ был значительно выше в условиях длинного фотопериода, чем при коротком дне, что особенно ярко выявилося у растений огурца дикого типа, а длительность низкотемпературной обработки в ночной период не оказала влияния на ХУ растений дефицитных по фитохрому В.

Отсутствие различий по приросту ХУ между растениями дикого типа и мутанта при длительном низкотемпературном воздействии и их существенная разница при ДРОП воздействиях в ночной период может свидетельствовать в пользу того, что фитохром В принимает участие в формировании холодоустойчивости растений огурца при кратковременных низкотемпературных воздействиях. Особый интерес вызывает отсутствие различий по ХУ у растений дикого типа и мутанта при кратковременном воздействии низкой температуры в начале светового периода. Известно, что свет необходим для увеличения ХУ у многих видов растений (Levitt 1980; Wanner and Junttila 1999). Кроме того, в работе Шота (Short 1999) обсуждаются различные пути регуляторной функции карбогидратов в модуляции фитохромного сигнала и получены данные о взаимосвязи карбогидратов и фитохром-А сигнальных механизмов. В связи с чем, высокий уровень ХУ у мутанта при кратковременном воздействии низкой температуры в начале дня, вероятно, может быть связан с включением фитохром А-сигнальных механизмов, приводящих к изменению карбогидратного статуса клетки.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 07-04-00063).

Литература

- Дроздов С.Н., Курец В.К., Будыкина Н.П., Балагурова Н.И. Определение устойчивости растений к заморозкам // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос, 1976. С. 222-228.
- Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харьковская Т.Г., Шерудило Е.Г. Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // Физиология растений. 2000. Т. 47, № 4. С. 511-515.
- Levitt J. Responses of Plants to Environmental Stresses: Chilling, Freezing and High Temperature Stresse., Academic Press, New York, 1980. 497 pp
- López-Juez E., Nagatani A., Tomizawa K-I., Deak M., Kern R., Kendrick R.E., Furuya M. The cucumber long hypocotyle mutant lack a light-stable PHYB-like phytochrome. *The Plant Cell*. 1992 V. 4. P. 241-251.
- Markovskaya E.F., Sherudilo E.G., Sysoeva M.I. Influence of long-term and short-term temperature drops on acclimation and de-acclimation in cucumber cold resistance. *Acta Horticulturae*. 2003. V. 618. P. 233-236.
- Short T.M. Overexpression of Arabidopsis phytochrome B inhibits phytochrome A function in the presence of sucrose. *Plant Physiology*. 1999. V. 119. P. 1497-1505.
- Sysoeva M.I., Markovskaya E.F., Kharkina T.G., Sherudilo E.G. Temperature drop, dry matter accumulation and cold resistance of young cucumber plants. *Plant Growth Regulation* 1999. V. 28. P. 89-94.

# УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА РОАСЕАЕ К КАДМИЮ

Титов А.Ф., Казнина Н.М., Шалыго Н.В.\*, Радюк М.С.\*, Будакова Е.А.\*,  
Лайдинен Г.Ф., Таланова В.В., Таланов А.В., Венжик Ю.В., Батова Ю.В.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

\* Минск, Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси

Кадмий является одним из наиболее токсичных загрязнителей окружающей среды с сильно выраженным отрицательным действием на все живые организмы, включая растения. Накапливаясь в органах и тканях, кадмий негативно влияет на многие стороны метаболизма, а также на продуктивность растений (Титов и др., 2007). В частности, под воздействием высоких концентраций этого металла у растений замедляется рост и развитие, нарушаются водный и минеральный обмены, изменяется интенсивность фотосинтеза и дыхания (Barceló, Poschenrieder, 1990; Prasad, 1995; Sanità di Toppi, Gabrielli, 1999; Серегин, Иванов, 2001; Vassilev, 2002 и др.). Вместе с тем, благодаря наличию механизмов устойчивости, действующих на разных уровнях организации, некоторые виды растений, в том числе и из семейства Роасеае, способны расти и развиваться без серьезных нарушений физиологических процессов в присутствии довольно высоких концентраций кадмия в окружающей среде.

Исходя из вышеизложенного, целью нашей работы явилось изучение адаптивного потенциала некоторых представителей семейства Роасеае и механизмов их устойчивости к ионам кадмия.

Объектами исследования служили следующие виды семейства Роасеае: *Agrostis alba* L., *Bromopsis inermis* Leyss., *Elytrigia repens* L., *Phleum pratense* L., *Setaria viridis* (L.) Beauv., а также *Hordeum vulgare* L. (сортов Зазерский 85 и Гонар). Для изучения всхожести семян использовали растворы сульфата кадмия в концентрациях  $10^{-5}$ ,  $10^{-4}$ ,  $10^{-3}$  и  $10^{-2}$  М. Вегетационные опыты проводили, используя песчаную культуру, при этом кадмий в концентрациях 20, 40, 80 и 160 мг/кг субстрата вносили одноразово при закладке опыта. О реакции растений на воздействие кадмия судили по изменению ряда показателей роста и развития, водного обмена, а также по состоянию фотосинтетического аппарата. Содержание хлорофиллов определяли спектрофотометрически. Интенсивность фотосинтеза и транспирации измеряли с помощью портативной системы НСМ-1000 (Walz, Германия), флуоресценцию хлорофилла – на флуориметре MINI-PAM (Walz, Германия). Общий пул тиолов (SH-содержащих соединений) оценивали по методике Крейссена с соавт. (Creissen et al., 1999). Количество окисленного (GSSG) и восстановленного (GSH) глутатиона анализировали в листьях проростков ячменя при действии хлористого кадмия в концентрациях 20, 50 и 100 мг/дм<sup>3</sup> субстрата по методике, описанной Н.В. Шалыго с соавт. (2007). О содержании комплексов металла с фитохелатинами (ФХ) судили по отношению величины поглощения комплексов катионов Cd<sup>2+</sup> с GSH и ФХ при 308 нм (D<sub>308</sub>) к максимуму поглощения белков при 268 нм (D<sub>268</sub>) (Радюк и др., 2007).

Проведенные исследования показали, что кадмий в концентрациях  $10^{-5}$  и  $10^{-4}$  М не оказывает существенного влияния на энергию прорастания и всхожесть семян злаков или вызывает небольшой стимулирующий эффект (табл. 1). Повышение содержания металла в корнеобитаемой среде до  $10^{-3}$  М приводило к задержке начальных этапов прорастания у всех изученных видов и в дальнейшем к снижению всхожести семян на 40–80% (по отношению к контролю) в зависимости от вида растения. В присутствии кадмия в концентрации  $10^{-2}$  М семена не прорастали.

Таблица 1

Влияние кадмия на энергию прорастания и всхожесть семян дикорастущих злаков

| Вид                      | Контроль | Концентрация ионов кадмия, М |                  |                  |                  |
|--------------------------|----------|------------------------------|------------------|------------------|------------------|
|                          |          | 10 <sup>-5</sup>             | 10 <sup>-4</sup> | 10 <sup>-3</sup> | 10 <sup>-2</sup> |
| Энергия прорастания, %   |          |                              |                  |                  |                  |
| <i>Agrostis alba</i>     | 36±0.8   | 57±0.5                       | 18±3.0           | 0                | 0                |
| <i>Bromopsis inermis</i> | 25±4.5   | 51±3.5                       | 63±2.5           | 0                | 0                |
| <i>Elytrigia repens</i>  | 25±2,5   | 58±1,0                       | 42±1,0           | 6±0,2            | 0                |
| <i>Phleum pratense</i>   | 44±4,0   | 34±9,0                       | 59±1,5           | 0                | 0                |
| <i>Setaria viridis</i>   | 17±1,5   | 14±1,0                       | 6±1,0            | 0                | 0                |
| Всхожесть, %             |          |                              |                  |                  |                  |
| <i>Agrostis alba</i>     | 68±1,1   | 82±0,6                       | 80±0,7           | 17±2,9           | 0                |
| <i>Bromopsis inermis</i> | 89±2,9   | 94±1,2                       | 87±2,9           | 18±4,6           | 0                |
| <i>Elytrigia repens</i>  | 67±2,9   | 70±0,5                       | 68±0,5           | 37±8,7           | 0                |
| <i>Phleum pratense</i>   | 94±0,1   | 90±1,2                       | 96±1,2           | 31±4,0           | 0                |
| <i>Setaria viridis</i>   | 85±1.7   | 94±1.2                       | 91±0.6           | 52±1.2           | 0                |

Исследование влияния кадмия на рост и развитие растений семейства Poaceae выявило хорошо выраженную дозовую зависимость в отношении изученных показателей. При этом, в присутствии металла как у дикорастущих видов, так и у ячменя в большей степени снижалась (по сравнению с контролем) длина корня, в меньшей степени – высота побега (табл. 2). Кроме того, у растений отмечалось отставание в сроках наступления фаз и этапов органогенеза. Вместе с тем, проведенные опыты показали, что при однократном внесении кадмия в субстрат его негативное действие на указанные параметры роста и развития растений в процессе онтогенеза постепенно ослабевает.

Анализ структуры фотосинтетического аппарата (ФСА) злаков (на примере ячменя) выявил, что под действием металла в диапазоне концентраций от 20 до 80 мг/кг субстрата у растений уменьшаются площадь клеток мезофилла (на 5–10% по отношению к контролю в зависимости от концентрации) и размеры хлоропластов (на 8–15%). Вместе с тем, число хлоропластов на единицу площади клетки, наоборот, заметно возрастало (на 10–15%). Явно выраженных изменений в ультраструктуре хлоропластов обнаружено не было: количество гран и пластоглобул в хлоропласте, тилакоидов в гране, а также протяженность мембран тилакоидов стромы и гран в клетках опытных растений не отличались от контрольных. Лишь при увеличении концентрации металла до 160 мг/кг субстрата наблюдалось снижение числа хлоропластов в клетке (на 25 % по отношению к контролю) и уменьшение протяженности мембран гранальных тилакоидов (на 30%).

Таблица 2

Влияние кадмия на некоторые показатели роста дикорастущего (*Setaria viridis*) и культурного (*Hordeum vulgare*) злаков

| Концентрация кадмия, мг/кг субстрата | Показатели роста, % к контролю |               |               |                   |
|--------------------------------------|--------------------------------|---------------|---------------|-------------------|
|                                      | длина корня                    | высота побега | площадь листа | биомасса растения |
| <i>Setaria viridis</i>               |                                |               |               |                   |
| 20                                   | 100                            | 103           | 100           | 100               |
| 40                                   | 81                             | 89            | 81            | 82                |
| 80                                   | 63*                            | 66*           | 76*           | 62*               |
| 160                                  | 39*                            | 52*           | 36*           | 42*               |
| <i>Hordeum vulgare</i>               |                                |               |               |                   |
| 20                                   | 100                            | 92            | 97            | 103               |
| 40                                   | 96                             | 89            | 90            | 94                |
| 80                                   | 21*                            | 88            | 83            | 70*               |
| 160                                  | 11*                            | 62*           | 42*           | 39*               |

\* Различия с контролем достоверны при P≤0.05

Достоверное уменьшение показателей, характеризующих состояние ФСА ячменя, также отмечалось лишь при действии кадмия в наибольшей из изученных концентраций. В частности, суммарное содержание хлорофиллов в листьях снижалось на 60% (по отношению к контролю), интенсивность фотосинтеза – на 70 %. Помимо этого, обнаружено уменьшение таких параметров флуоресценции хлорофилла, как скорость электронного транспорта (на 25%) и квантовый выход фотохимического превращения световой энергии (на 10%), которые характеризуют активность фотосистемы II.

Кроме того, результаты проведенных исследований показали отсутствие заметного влияния кадмия на интенсивность транспирации и устьичную проводимость листьев растений, а также на оводненность тканей листа, что свидетельствует о способности злаков поддерживать в присутствии металла необходимый уровень водного обмена.

Одним из важнейших механизмов металлоустойчивости растений является детоксикация ионов тяжелых металлов в клетке путем связывания их с SH-группами некоторых низкомолекулярных пептидов и белков (Hall, 2002). В проведенных исследованиях у проростков ячменя при действии кадмия зарегистрировано увеличение общего количества SH-содержащих соединений. В частности, в варианте с использованием максимальной концентрации металла (100 мг/дм<sup>3</sup>) количество тиолов возрастало в 5 раз по сравнению с контролем. Помимо этого, обнаружено повышение (по сравнению с контролем) общего пула глутатиона (GSH+GSSG), причем количество GSH увеличивалось в большей степени, чем GSSG (табл. 3).

Таблица 3

Содержание (нмоль/г сырой массы) восстановленного (GSH) и окисленного (GSSG) глутатионов, и их суммы (GSH+GSSG) в листьях растений ячменя в присутствии кадмия

| Концентрация кадмия, мг/дм <sup>3</sup> | GSH      | GSSG   | GSH+GSSG |
|-----------------------------------------|----------|--------|----------|
| 0                                       | 345 ± 12 | 42 ± 5 | 387 ± 14 |
| 100                                     | 538 ± 29 | 60 ± 4 | 598 ± 30 |

Известно, что глутатион является предшественником фитохелатинов –низкомолекулярных пептидов, содержащих большое количество SH-групп (Grill et al., 1985). Как показали наши эксперименты, по мере возрастания концентрации кадмия в корнеобитаемой среде отношение D<sub>308</sub>/D<sub>268</sub> увеличивалось от 0.4 у растений в контрольном варианте до 0.75 – в варианте, с использованием наибольшей концентрации кадмия, что указывает на активный синтез ФХ в клетках листьев ячменя.

Таким образом, полученные данные позволяют сделать вывод о высокой устойчивости растений семейства Poaceae к кадмию, о чем свидетельствует хорошая всхожесть их семян, способность восстанавливать ростовые процессы в ходе онтогенеза, поддерживать необходимый уровень водного обмена, а также сохранять структурную целостность и функциональную активность ФСА в присутствии довольно высоких концентраций кадмия в корнеобитаемой среде. Подобная устойчивость растений обеспечивается активацией механизмов детоксикации металла, в частности, значительным увеличением количества SH-содержащих соединений за счет повышения содержания глутатиона и синтеза ФХ.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Подпрограммы «Биоразнообразие» (Проект 3.5.1.).*

#### Литература

- Радюк М.С., Будакова Е.А., Шалыго Н.В. Влияние катионов Cd<sup>2+</sup> и Pb<sup>2+</sup> на общий пул тиолов в зеленых листьях ячменя // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. 2007. № 3. С. 61–65.
- Серегин И.В., Иванов В.Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 4. С. 606–630.
- Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам // Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 172 с.
- Шалыго Н.В., Щербаков Р.А., Доманская И.Н., Радюк М.С. // Спектрофотометрический метод определения окисленного и восстановленного глутатиона в растениях // Физиология и биохимия культ. растений. 2007. Т. 39. № 3. С. 264–270.
- Barceló J., Poschenrieder C. Plant water relations as affected by heavy metal stress: A review // J. Plant Nutr. 1990. V. 13. P. 1–37.
- Cobbett C.S. Phytochelatins and their roles in heavy metal detoxification // Plant Physiol. 2000. V. 123. P. 825–832.
- Creissen G., Firmin J., Fryer M. et al. Elevated glutathione biosynthetic capacity in the chloroplasts of transgenic tobacco plants paradoxically causes increased oxidative stress // Plant Cell. 1999. V. 11. P. 1277–1292.
- Grill E., Winnacker E.L., Zenk M.H. Phytochelatins: The principal heavy-metal complexing peptides of higher plants // Science. 1985. V. 230. P. 674–676.
- Hall J.L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // J. Exp. Bot. 2002. V. 53. P. 1–11.
- Prasad M.N.V. Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants // Environ. Exp. Bot. 1995. V. 35. P. 525–545.
- Sanità di Toppi L., Gabbriellini R. Response to cadmium in higher plants // Environ. Exp. Bot. 1999. V. 41. P. 105–130.
- Vassilev A. Physiological and agroecological aspects of cadmium interactions with barley plants: an overview // J. Central European Agriculture. 2002. V. 4. N 1. P. 65–74.



СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА МУТАНТНЫХ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ *CHLORINA 3613* ПРИ СМЕНЕ УРОВНЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ ОСВЕЩЁННОСТИ

Тютерева Е.В., Иванова А.Н., Войцеховская О.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Освещённость – одна из наиболее важных составляющих среды обитания растений. Растения могут приспосабливаться как к кратковременным быстрым изменениям освещённости (до секунд), так и к пролонгированным её изменениям (более суток) (Murchie and Horton, 1997). Важная роль в обеспечении максимальной эффективной работы фотосинтетического аппарата в изменяющихся световых условиях принадлежит антеннам светособирающих комплексов, в состав которых у высших наземных растений входят хлорофилл *a*, хлорофилл *b* и хлорофилл-связывающие белки. Исследования мутантных растений с нарушениями биосинтеза фотосинтетических пигментов позволили предположить, что первичным регулятором размера антенны выступает биосинтез хлорофилла *b*, а не синтез белковых компонентов антенны, поскольку отсутствие хлорофилла *b* ведет к исчезновению некоторых белков антенны (Tanaka et al., 2006). К настоящему времени проведены исследования приспособления фотосинтетического аппарата к краткосрочным изменениям режима освещённости, а также к условиям повышенной освещённости (Krol et al., 1995), у ряда мутантов ячменя с нарушенным биосинтезом хлорофилла *b*. Однако, отсутствуют данные о влиянии условий пониженной освещённости на фотосинтетический аппарат таких растений. В нашей работе мы исследовали влияние длительно поддерживаемой пониженной освещённости на фотосинтетическую активность, ультраструктуру хлоропластов и морфометрические параметры мутантных растений ячменя *chlorina 3613*, полностью лишённых хлорофилла *b*.

**Объекты и методы исследования**

Объектами исследования стали взрослые растения ячменя *chlorina 3613* и растения родительского по отношению к мутанту сорта *Donaria* (*Hordeum vulgare* L. *convar vulgare* var. *himalayense* (Ritt.) Körn.). Семена обоих генотипов были получены из банка семян ин-та им. Лейбница в Германии (Leibniz-Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung). Среди признаков синдрома *chlorina 3613* имеется один, важный для данного исследования – отсутствие хлорофилла *b*. Растения выращивали в Санкт-Петербурге в 2006 и 2007 гг. в открытом грунте, на среднеплодородных почвах, на умеренном поливе, в посеве нормальной для ячменя плотности.

Эксперимент производился с растениями после достижения ими фенофазы «выхода в трубку-начала колошения» (июль) в период активного роста листьев главного побега. Показатели состояния листьев растений определялись на листьях второго и третьего яруса главного побега, характерных для растения как представителя определённого сорта и вида (Лукьянова М.В. и др., 1990). Растения контрольных групп в течение всей вегетации оставались интактными. Освещённость растений экспериментальных групп снижалась до определённого уровня (60% или 40% от полной естественной освещённости, соответственно) с помощью многослойного марлевого полога. Уровень освещённости в процентах определялся при естественной освещённости 2000–2200 мкЭйнштейн ФАР/м<sup>2</sup>/с, что соответствует полной солнечной освещённости. Экспериментальное воздействие состояло в изменении освещённости растений на 7 суток. Смена освещённости в каждом из вариантов осуществлялась два раза: 1) растения, выращенные при полной инсоляции, на 7 суток подвергались понижению освещённости путём установки полога; 2) по прошествии 7 суток растениям возвращалась полная естественная освещённость – полог снимался. Измерения физиолого-биохимических показателей производились: 1) перед затенением; 2) на 3,5 и 7 сутки затенения; 3) на 3,5 и 7 сутки после возвращения полной естественной освещённости. Морфометрические измерения производились на 7 сутки затенения растений, через 7 суток после снятия пологов, а также в конце вегетации. Изучение ультраструктуры тканей листа проводили перед постановкой пологов, на 7 сутки затенения и на 7 сутки после снятия пологов.

Содержание хлорофиллов *a* и *b* в листьях измерялось спектрофотометрически. Содержание каротиноидов определялось после хроматографического разделения вытяжек в тонком слое (Корнюшенко, Сапожников, 1969). Определение интенсивности видимого фотосинтеза проведено инфракрасным полевым газоанализатором LCA-4 (ADC Bioscientific Ltd. UK).

**Результаты**

**Изменения содержания фотосинтетических пигментов и интенсивности видимого фотосинтеза.** В листьях растений дикого типа (сорт *Donaria*) общее содержание хлорофиллов в результате затенения возрастало. В процентном отношении к контрольному незатенённому варианту, максимальные изменения наблюдались по содержанию хлорофилла *b*. У растений *chlorina 3613* в результате затенения возрастало содержание хлорофилла *a*, причем абсолютная величина прироста равнялась таковой для хлорофилла *a* у растений

*Donaria*. После снятия марлевого полога содержание хлорофиллов у растений дикого типа после обоих вариантов затенения, и у растений *chlorina 3613* после 60% затенения, вернулось к исходным величинам. Однако, у растений *chlorina 3613* после 40% затенения количество хлорофилла *a* продолжало увеличиваться и после снятия полога (прирост составил 53% по отношению к исходному содержанию хлорофилла в листьях тех же растений до затенения). Общий рост содержания хлорофилла *a* у растений *chlorina 3613* под марлевым пологом, а также после снятия полога в варианте затенения 40%, сопровождался увеличением интенсивности видимого фотосинтеза. Этим растения отличались от растений родительского сорта, где под пологом происходило снижение интенсивности видимого фотосинтеза пропорционально снижению освещенности.

#### Морфометрическая картина изменений.

У экспериментальных растений *chlorina 3613* по сравнению с незатененными растениями наблюдались значительные изменения морфометрических показателей. У растений, подвергшихся затенению до 40% освещенности, площадь листьев и кустистость растений увеличились в среднем в два раза, а высота главного побега в среднем в четыре раза превысила высоту побегов контрольной группы (при этом растения достигли высоты главных побегов растений *Donaria*). Вегетативная масса этих растений, измеренная после колошения, превысила вегетативную массу растений контрольной группы в среднем в два раза. Масса зерна с одного колоса у экспериментальных растений *chlorina 3613* после затенения до 60% и 40% освещенности оказалась выше, чем у контрольных растений в два раза и почти в 3,5 раза, соответственно.

**Ультраструктурные характеристики пластид растений *chlorina 3613*.** Электронно-микроскопические исследования показали, что у растений *chlorina 3613* до затенения слабо развит гранальный аппарат, тилакоиды в гранах не стыкованы, и среднее число тилакоидов в гране меньше, чем у растений дикого типа. Эти данные согласуются с литературными данными (O. Machold *et al.*, 1977). У растений *chlorina 3613* процесс накопления хлорофилла под марлевым пологом (а при затенении до 40% и после снятия полога) сопровождался образованием гран, где число тилакоидов, а также степень их стыкованности, приближались к параметрам растений дикого типа.

#### Обсуждение

В данной работе впервые исследована возможность приспособления мутантных растений ячменя *chlorina 3613*, полностью лишенных хлорофилла *b*, к долговременно-поддерживаемой пониженной освещенности. Оказалось, что растения как дикого типа, так и *chlorina 3613*, реагировали на снижение освещенности в целом в соответствии с описанными для теневыносливых растений тенденциями, носящими компенсаторный характер в ответ на снижение интенсивности падающего света: увеличением общего содержания хлорофилла и увеличением площади листьев. Однако, если у растений дикого типа при затенении наиболее сильно изменялось содержание хлорофилла *b*, то у растений *chlorina 3613* увеличивалось содержание хлорофилла *a*. Примечательно, что это увеличение сопровождалось возрастанием интенсивности видимого фотосинтеза, а также приростом биомассы у экспериментальной группы растений *chlorina 3613* по сравнению с контрольными незатененными растениями. Таким образом, фотосинтетическая способность у растений *chlorina 3613* до затенения, по-видимому, связана с низким содержанием хлорофилла *a*. Прирост хлорофилла *a* у экспериментальной группы растений сопровождался появлением в хлоропластах гран с ультраструктурой, сходной с таковой у растений дикого типа. Это позволяет сделать предположение, что результатом помещения растений *chlorina 3613* в условия пониженной освещенности стало восстановление некоторых структурно-функциональных характеристик фотосинтетического аппарата мутантных растений. Это делает растения *chlorina 3613* удобной моделью для исследований регуляции биосинтеза хлорофилла и биогенеза фотосинтетического аппарата. Наши данные позволяют предположить, что биосинтез хлорофилла *b* не является первичным регулятором размера антенны светособирающего комплекса, однако, для проверки этого предположения требуются дальнейшие исследования.

Выражаем глубокую признательность и благодарность Т.Г. Масловой за ценные советы и помощь в проведении данного исследования.

Исследование поддержано грантом РФФИ №07-04-01707.

#### Литература

- Корнюшенко Г.А., Сапожников Д.И. Тонкослойная хроматография каротиноидов зелёного листа//Тр. ВИР. Л., 1969. Т. 40. С. 181–192.
- Лукьянова М.В., Трофимовская А.Я., Гудкова Г.Н. и др. Культурная флора СССР: т. II, ч. 2. Ячмень – Л.: Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1990. – 421.
- Krol M., Spangfort M. D., Huner NPA., Oquist G., Gustafsson P. and Jansson S. Chlorophyll a/b-binding proteins, pigment conversions, and early light-induced proteins in a chlorophyll b-less barley mutant//Plant physiology. 1995. Vol. 107 (3). P. 873–883.

- Lichtenthaler H.K.* Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes//Methods in enzymology. New York. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
- Murchie E.H., Horton P.* Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference// Plant Cell Environment. 1997. Vol. 20. P. 438–448.
- Machold O., Meister A., Sagromsky H., Hoyer-Hansen G., Wettstein D.* Composition of photosynthetic Membranes of wild-type barley and chlorophyll *b*-less mutants//Photosynthetica. 1977. Vol. 11 (2). P. 240–245.
- Tanaka R. and Tanaka A.* Chlorophyll *b* is not just an accessory pigment but a regulator of the photosynthetic antenna. // *Porphyrins*. 2000. Vol. 9. P. 240–245.

## ВЛИЯНИЕ КИСЛОТНО-ЩЕЛОЧНОЙ РЕГЕНЕРАЦИИ КОРНЕОБИТАЕМОЙ СРЕДЫ НА ПОКАЗАТЕЛИ АКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ И УРОЖАЙНОСТЬ РАСТЕНИЙ ТОМАТА

Удалова О. Р., Канаш Е. В.

Санкт-Петербург, Агрофизический НИИ

Интенсивное культивирование растений в регулируемой агроэкосистеме (РАЭС) и круглогодичное производство высококачественной растительной продукции сопряжено с выяснением закономерностей взаимодействия компонентов почвенно-растительной системы. В РАЭС все параметры жизнеобеспечения растений поддаются регулированию и поддержанию в заданных пределах. Однако, в почвенно-растительном блоке возможно возникновение неуправляемых процессов под действием биогенных факторов, в результате чего происходит нарушение метаболизма растений и снижение их продуктивности. При выращивании растений на гранулированных минеральных корнеобитаемых средах (КС) эту проблему удалось решить при помощи кислотно-щелочной регенерации.

Цель работы – исследование эффективности кислотно-щелочной регенерации органо-минеральной КС «Агрофит», созданной на основе верхового торфа и минеральных компонентов, в различные сроки вегетации растений и ее влияния на показатели активности фотосинтетической системы и урожайность томата сорта Ультрабек.

Кислотно-щелочную регенерацию КС проводили в период цветения, начале завязывания и созревания плодов растений томата. Использовали 0,05% раствор КОН, – 0,03% растворы азотной и серной кислот. В контроле КС обрабатывали водой. После каждой регенерации определяли содержание пигментов и воды в листьях томата и параметры флуоресценции, которые регистрировали на компьютеризированной установке «Лист», позволяющей измерять интенсивность максимальной ( $F_m$ ) и стационарной ( $F_s$ ) флуоресценции. Коэффициент энергетической эффективности фотосинтеза рассчитывали по формуле  $K_{эф} = (F_m - F_s) / F_m$ . Жаростойкость растений определяли по показателю  $T_{кр}$  – температуре, при нагреве до которой флуоресценция прекращается. В конце вегетации определяли продуктивность растений.

Содержание воды в листьях томатов вариантов 2 и 3 было меньше, чем в контроле на ранних этапах онтогенеза. В более поздние сроки развития растений такая зависимость отсутствует. У растений вариантов 2 и 3 содержание пигментов (хлорофилл *a*, хлорофилл *b* и каротиноиды) меньше, чем в контроле в фазах завязывания и начала созревания плодов. Наблюдается общее снижение содержания пигментов к концу вегетации (табл. 1).

Таблица 1

Содержание воды и пигментов в листьях томата сорта Ультрабек

| Фаза развития      | Вариант* | Содержание воды, г/г сухой навески | Содержание пигментов, г/100см <sup>2</sup> листовой поверхности |               |             |
|--------------------|----------|------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|---------------|-------------|
|                    |          |                                    | хлорофилл «a»                                                   | хлорофилл «b» | каротиноиды |
| Начало цветения    | 1        | 9,16                               | 3,23                                                            | 2,56          | 0,81        |
|                    | 2        | 9,06                               | 3,17                                                            | 2,68          | 0,82        |
|                    | 3        | 8,87                               | 3,55                                                            | 3,64          | 0,86        |
| Начало завязывания | 1        | 8,43                               | 2,98                                                            | 2,66          | 0,60        |
|                    | 2        | 8,98                               | 2,69                                                            | 2,48          | 0,58        |
|                    | 3        | 6,85                               | 2,75                                                            | 2,44          | 0,57        |
| Начало созревания  | 1        | 8,53                               | 1,75                                                            | 4,26          | 0,70        |
|                    | 2        | 7,22                               | 1,72                                                            | 4,11          | 0,66        |
|                    | 3        | 9,12                               | 1,65                                                            | 4,26          | 0,79        |

\* Вариант 1 – контроль (вода), вариант 2 – H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, вариант 3 – HNO<sub>3</sub>

Качественные и количественные изменения в содержании пигментов сопровождаются изменением интенсивности фотосинтеза, о чем можно судить по показателям флуоресценции листьев растений.

Таблица 2

Параметры флуоресценции листьев растений томата

| Фаза развития      | Вариант* | $F_m$ , отн.ед. | $F_s$ , отн.ед. | Жаростойкость, $T_{кр}$ , °C | $K_{эф}$ |
|--------------------|----------|-----------------|-----------------|------------------------------|----------|
| Начало цветения    | 1        | 867±53,4        | 455±37,9        | 54±0,41                      | 0,47     |
|                    | 2        | 811±31,2        | 342±27,3        | 53,6±0,53                    | 0,58     |
|                    | 3        | 889±64,6        | 384±39,6        | 53,3±0,54                    | 0,57     |
| Начало завязывания | 1        | 680±43,7        | 337±37,0        | 53,6±0,48                    | 0,50     |
|                    | 2        | 677±49,9        | 328±54,4        | 53,3±0,72                    | 0,51     |
|                    | 3        | 438±35,7        | 161±27,1        | 54,8±0,47                    | 0,63     |
| Начало созревания  | 1        | 446±52,9        | 185,6±37,8      | 54,9±0,74                    | 0,58     |
|                    | 2        | 466±51          | 165,7±2,63      | 55,9±0,50                    | 0,64     |
|                    | 3        | 310±33,5        | 102,8±4,39      | 58,2±1,24                    | 0,67     |

\*Вариант 1 – контроль (вода), вариант 2 –  $H_2SO_4$ , вариант 3 –  $HNO_3$ .

Растения варианта 3 характеризуются более низкими значениями интенсивности флуоресценции с момента завязывания плодов. Наблюдается положительная корреляция между содержанием хлорофилла «а» в тканях листьев и интенсивностью  $F_m$  и  $F_s$  (табл. 2). К концу вегетации отмечается увеличение значений коэффициента эффективности фотосинтеза и жаростойкости растений томата во всех вариантах.

Можно предположить, что увеличение показателя  $T_{кр}$ , содержание воды и пигментов у растений варианта 3 связано с более ранним их старением.

В целом, вероятно, обработка КС в вариантах 2 и 3 приводит к некоторому повреждению корней растений, что сопровождается уменьшением содержания в тканях воды и пигментов и является признаком более раннего старения растений опытных вариантов. При этом продуктивность растений томатов в вариантах 2 и 3 была выше, чем в контроле.

Таблица 3. Продуктивность растений томатов

| Вариант            | Продуктивность, г/растение |
|--------------------|----------------------------|
| 1. Контроль (вода) | 1048                       |
| 2. $H_2SO_4$       | 1112                       |
| 3. $HNO_3$         | 1480                       |

Более высокие показатели продуктивности вариантов 2 и 3 имеют зависимость не только от интенсивности фотосинтеза в целом, но и от условий жизнеобеспечения корневых систем и изменения физико-химических и биотических свойств КС в результате кислотно-щелочной регенерации.

Проведенные исследования показали, что кислотно-щелочная регенерация органно-минеральной КС в период вегетации стимулирует развитие и активность фотосинтетического аппарата растений томата, что способствует увеличению их продуктивности.

#### Литература

- Брандт А.Б. Тагеева С.В. Оптические параметры растительных организмов. М. Наука. 1967. с. 300
- Ермаков Е.И. Теория и методы интенсивного культивирования растений в регулируемых условиях.// Проблемы культивирования растений в регулируемых условиях. Сб. науч. тр. Л. АФИ, 1984. с. 3–24
- Ермаков Е.И. Способ комплексной химической стерилизации и регенерации почвозаменителей.// А. с. № 1021436 Б И. 1983. № 21. с. 18
- Ермаков Е.И. Регулируемая агроэкосистема в биологических и сельскохозяйственных исследованиях. // Продукционный процесс растений в регулируемых условиях. СПб. Гидрометеоиздат, 1993. с. 3–15
- Канаиш Е.В. Осипов Ю.А. Спектральные характеристики отражения листьев и диагностика физиологического состояния растений.// Регулируемая агроэкосистема в растениеводстве и экофизиологии. Сб. науч. тр. АФИ СПб. Из-во ПИЯФ РАН 2007 стр. 254–270
- Клешнин А.Ф. Шульгин И.А. Об оптических свойствах листьев растений.// Доклады АН СССР 1959. т. 125 № 5 с. 1158–1160

### ВЛИЯНИЕ СЕЛЕНИТА НАТРИЯ НА РОСТ КЛУБНЕЙ *SOLANUM TUBEROSUM* И ФОРМИРОВАНИЕ ФЕЛЛЕМЫ В ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДОСНАБЖЕНИЯ И ПРИ ЗАСУХЕ

Цуканова М.А., Пузина Т.И.

Орел, Орловский государственный университет

В последние годы появился ряд работ, в которых показано, что селен как элемент антиоксидантной системы оказывает стимулирующее влияние на ростовые процессы растений в оптимальных и стрессовых ус-

ловиях среды (Сереегина и др., 2001; Торшин и др., 2001; Солдатов, Хрянин, 2004). Однако, большинство исследований проведено на зерновых культурах. Данные по действию селена на рост растений картофеля, имеющего иную акцепторную систему, единичны (Прудников, 2007). Отсутствуют сведения по влиянию селена на формирование анатомических структур в растительном организме.

В связи с этим целью данной работы было изучить действие селена на ростовые показатели клубней и формирование феллемы (пробки) в условиях достаточного водоснабжения и при почвенной засухе.

Исследование проводили на растениях картофеля *Solanum tuberosum* сорта Удача. Растения выращивали в вегетационном домике в почвенной культуре на серой лесной среднесуглинистой почве. В сосуде с 10 кг почвы поддерживали влажность на уровне 60 % от полной влагоемкости.

Варианты опыта включали замачивание посадочных клубней в  $5,8 \cdot 10^{-3}$  М растворе  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$  на шесть часов. Контрольные клубни замачивали в воде. Почвенную засуху создавали в конце фазы бутонизации путем прекращения полива растений в течение девяти суток. По окончании засухи влажность почвы составляла 30 % полной влагоемкости.

Анализировали клубни в конце вегетации растений. Линейные параметры (длину, ширину, толщину) измеряли с помощью штангенциркуля. Массу клубней определяли путем взвешивания. Толщину феллемы (пробки) во вторичной покровной ткани клубней – перидерме измеряли на поперечных срезах в верхней части клубня с помощью окулярного микрометра (МОВ-1-15<sup>х</sup>). Содержание суберина определяли в феллеме естественной и раневой (30-дневной) перидермы колориметрически по количеству связанного генцианвиолета (Озерецковская, Чаленко, 1969).

В таблицах представлены средние арифметические из 4–8 биологических повторностей и их стандартные ошибки. Аналитическая повторность 5–7 – кратная. Результаты исследования были подвергнуты статистической обработке (Лакин, 1980). Достоверность результатов оценивали с помощью критерия Стьюдента, считая достоверными различия при уровне доверительной вероятности выше 0,95.

Представленные в табл. 1 данные показывают, что обогащение растений селеном, в оптимальных условиях водоснабжения, неоднозначно повлияло на линейные параметры клубней в зависимости от их фракционного состава. Так, наиболее чувствительной к обработке селенитом была фракция крупных клубней. Отмечено достоверное увеличение длины, ширины и толщины клубня. Причем в большей степени возросла длина (на 70%), по сравнению с шириной и толщиной (на 40%). Следует отметить также тенденцию к некоторому увеличению длины у средних и мелких клубней (на 20%). В то время как их ширина и толщина в варианте с селеном была на уровне контроля.

Обработка посадочных клубней селенитом не изменила число глазков в зависимости от размера клубня. Вместе с тем, количество глазков зависело от фракции. Таким образом, можно полагать, что селен увеличил длину клубня за счет роста клеток путем растяжения. Возможно, это связано с регуляцией ауксинового обмена. Имеются сведения об увеличении количества ауксина в листьях растений картофеля под влиянием антиоксиданта селена (Прудников, 2007).

Таблица 1

Влияние селенита натрия на ростовые показатели клубней и количество глазков

| Вариант                   | Фракция клубней* | Линейные параметры клубня, мм |              |              | Количество глазков |
|---------------------------|------------------|-------------------------------|--------------|--------------|--------------------|
|                           |                  | длина                         | ширина       | толщина      |                    |
| Контроль                  | крупные          | 72,13 ± 5,11                  | 54,63 ± 3,27 | 45,88 ± 0,62 | 8,63 ± 0,55        |
|                           | средние          | 48,44 ± 3,08                  | 56,20 ± 3,74 | 47,67 ± 3,47 | 7,59 ± 0,53        |
|                           | мелкие           | 39,92 ± 2,22                  | 34,63 ± 2,59 | 29,17 ± 1,60 | 4,25 ± 0,34        |
| $\text{Na}_2\text{SeO}_3$ | крупные          | 121,93 ± 9,67                 | 76,93 ± 1,60 | 67,40 ± 2,12 | 9,10 ± 0,45        |
|                           | средние          | 58,25 ± 2,30                  | 50,00 ± 2,37 | 44,25 ± 0,53 | 7,50 ± 0,35        |
|                           | мелкие           | 48,63 ± 2,95                  | 32,73 ± 1,68 | 29,25 ± 1,29 | 4,63 ± 0,21        |

- мелкие – до 50г, средние – 50–150г, крупные – более 150г

При хранении клубней картофеля большое значение приобретает феллема (пробка), являющаяся барьером, предохраняющим клубень от испарения и патогенов. Как видно из табл. 2, обогащение растений селеном активизировало работу феллогена (вторичной меристемы) образовавшихся клубней, что проявилось в достоверном увеличении толщины феллемы (21% против контроля). Надо отметить, что не только толщина феллемы определяет устойчивость клубней к болезням, но и количество суберина, то есть процесс ее опробковения (Озерецковская, Чаленко, 1969). Содержание суберина в варианте с селеном на 33% превосходило контроль.

Девятидневная засуха, в конце фазы бутонизации, повлияла на образование феллемы формирующихся клубней – уменьшила ее толщину. Однако селен оказал некоторое протекторное действие. Это проявилось в сохранении его стимулирующего эффекта, прежде всего, на содержание суберина.

Таблица 2

Действие селенита натрия на пробкообразование в естественной перидерме клубней при разных условиях водоснабжения растений картофеля

| Вариант                          | Оптимальные условия водоснабжения |                                                       | Последствие 9-дневной почвенной засухи |                                                      |
|----------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------------------------|----------------------------------------|------------------------------------------------------|
|                                  | Толщина феллемы, мм               | Содержание суберина, мкгГВ*/100мг сухой массы феллемы | Толщина феллемы, мм                    | Содержание суберина, мкгГВ/100мг сухой массы феллемы |
| Контроль                         | 0,150 ± 0,005                     | 189,33 ± 11,32                                        | 0,140 ± 0,010                          | 146,00 ± 10,07                                       |
| Na <sub>2</sub> SeO <sub>3</sub> | 0,182 ± 0,010                     | 252,67 ± 13,28                                        | 0,156 ± 0,011                          | 180,00 ± 13,80                                       |

\* ГВ – генцианвиолет

Обработка селенитом интенсифицировала процесс пробкообразования не только в естественной, но и в раневой перидерме (табл.3). Важно отметить, что в варианте с селеном увеличилось количество слоев клеток дифференцирующейся феллемы (в два раза против контроля). Это свидетельствует о стимуляции работы феллогена под воздействием селена. По-видимому, это происходит через изменение уровня фитогормонов, которые, как известно, регулируют активность меристем.

Таблица 3

Влияние селенита натрия на пробкообразование в раневой перидерме клубней картофеля

| Вариант                          | Толщина феллемы, мм | Содержание суберина, мкгГВ/100мг сухой массы феллемы | Количество слоев клеток дифференцирующейся феллемы |
|----------------------------------|---------------------|------------------------------------------------------|----------------------------------------------------|
| Контроль                         | 0,276 ± 0,014       | 129,30 ± 8,30                                        | 3,3 ± 0,18                                         |
| Na <sub>2</sub> SeO <sub>3</sub> | 0,376 ± 0,022       | 171,33 ± 9,31                                        | 6,8 ± 0,43                                         |

Обогащение растений картофеля селеном оказало влияние не только на линейные показатели клубней, но и увеличило их массу (на 29%). Это наблюдалось при неизменном количестве клубней (табл.4). По-видимому, селен повлиял не на инициацию клубнеобразования, а на собственно рост клубня. Об этом свидетельствует увеличение фракции крупных клубней в кусте. Так, средняя масса клубня в варианте с селенитом на 33% превосходила контроль. В условиях последствия засухи, сохранился положительный эффект селена на продуктивность картофеля, однако в меньшей степени.

Таблица 4

Влияние селенита натрия на массу клубней при выращивании растений картофеля в оптимальных условиях водоснабжения и почвенной засухе

| Вариант                          | Оптимальные условия водоснабжения |                            | Последствие 9-дневной почвенной засухи |
|----------------------------------|-----------------------------------|----------------------------|----------------------------------------|
|                                  | Масса клубней, г на растение      | Количество клубней в кусте | Масса клубней, г на растение           |
| Контроль                         | 251,25 ± 15,80                    | 8,75 ± 0,44                | 223,75 ± 13,30                         |
| Na <sub>2</sub> SeO <sub>3</sub> | 325,70 ± 14,70                    | 8,50 ± 0,41                | 277,14 ± 8,97                          |

Таким образом, результаты проведенного исследования показали, что селен увеличивает линейные параметры крупных клубней при неизменном количестве глазков, что может свидетельствовать о регуляции роста клубня путем растяжения. Выявлена стимуляция процесса суберинизации феллемы клубней. Селен уменьшил отрицательное влияние почвенной засухи на продуктивность картофеля и процесс пробкообразования.

#### Литература

- Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1980. 293с.  
 Озерецковская О.Л., Чаленко Г.И. Сравнительное изучение раневой и естественной перидермы клубня картофеля // Биохимия иммунитета и покоя растений. М., 1969. С. 70—82.  
 Прудников П.С. Влияние селена на физиолого-биохимические процессы при адаптации растений картофеля к гипотермии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2007. 24с.  
 Серегина И.И., Ниловская Н.Т., Остапенко Н.В. Роль селена в формировании урожая зерна яровой пшеницы // Агрохимия. 2001. № 1. С. 44—50.  
 Солдатов С.А., Хрянин В.Н. Снижение содержания пролина у разных сортов конопли при температурном стрессе // Организация и регуляция физиолого-биохимических процессов: Межрегиональный сборник научных работ. Вып.6. Воронеж. 2004. С. 144—151.  
 Торшин С.П., Забродина И.Ю., Удельнова Т.М. Накопление селена в растениях ярового рапса и химический состав семян при удобрении селеном // Агрохимия. 1995. № 9. С. 40—47.

РОЛЬ ПЕРЕКИСИ ВОДОРОДА В ИНФЕКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ ПРИ РАЗВИТИИ СИМБИОТИЧЕСКИХ КЛУБЕНЬКОВ У ГОРОХА (*PISUM SATIVUM* L.)Цыганова А.В.<sup>1</sup>, Цыганов В.Е.<sup>1</sup>, Бревин Н. Дж.<sup>2</sup>, Тихонович И.А.<sup>1</sup><sup>1</sup> Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии<sup>2</sup> Норвич, Великобритания, Центр Джона Иннеса

В условиях нехватки азота бактерии родов *Rhizobium*, *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium* и *Sinorhizobium*, обобщенно называемые ризобиями, индуцируют на растениях-хозяевах семейства Fabaceae формирование специализированных органов – клубеньков. В этих корневых или стеблевых структурах бактерии способны превращать атмосферный азот в аммоний, который используется растением в качестве источника азота (Mylona et al., 1995; van Rhijn, Vanderleyden, 1995; Brewin, 2004).

Развитие бобово-ризобияльного симбиоза представляет собой совокупность двух процессов – инвазию клеток растения-хозяина и морфогенез клубенька. Первый процесс включает построение симбиотических компартментов, содержащих клетки ризобий (внутри- и межклеточные инфекционные нити и внутриклеточные симбиосомы), а второй – дифференцировку метаболически специализированных клеток и тканей растения-хозяина (Provorov et al., 2002). Эти процессы контролируются и интегрируются генетической системой растения, насчитывающей 800–900 дифференциально экспрессирующихся генов (Udvardi et al., 2004), включая *nod* и *sym* гены. Фундаментальное свойство большинства этих генов – способность активироваться (или репрессироваться) только при симбиозе и, по-видимому, кодировать признаки, которые партнеры не развивают в свободном состоянии (Тихонович и др., 2005).

Инициация инфекции начинается с момента адгезии бактериальной клетки на кончике корневого волоска. Колонизация корней растений происходит в результате формирования трансклеточной туннелеподобной структуры, называемой инфекционной нитью, которая растет через цитоплазму клетки в результате перераспределения материала первичной клеточной стенки (Brewin, 1991, 2004). Во время развития клубенька физическое взаимодействие между бактериальной и растительной клетками, постепенно развиваясь, становится более тесным, так как ризобии создают и колонизируют ряд специализированных экологических ниш. При этом поверхностные компоненты растения и ризобий подвергаются значительным изменениям, обеспечивающим молекулярное взаимодействие между симбиотическими партнерами (VandenBosch et al., 1989; Brewin, 2004; Gage, 2004).

Растения способны прерывать распространение вирусных, бактериальных и грибных патогенов в результате генерирования свободных радикалов кислорода, азота, синтеза фенольных соединений и защитных белков, изменения состава клеточной стенки и программируемой клеточной смерти (Lamb, Dixon, 1997; D'Haese et al., 2002; Herouart et al., 2002). Этот набор защитных реакций называется реакцией гиперчувствительности. В контроль со стороны растения за ходом инфекции и клубенькообразованием, проявляющийся в регуляции числа успешных инфекций, вовлечены защитные реакции растений и газообразный гормон этилен (Vasse et al., 1993; Perotto et al., 1994; Gage et al., 2004).

Бобовые растения, единственные в своем роде, синтезируют сложный кополимер, состоящий из повторяющихся AGP и экстензиновых мотивов (Rathbun et al., 2002; Brewin, 2004). Эти богатые тирозином гликопротеины, называемые AGP-экстензинами или AGPE, тесно вовлечены в инфекционный процесс. Перекрестное связывание AGP является частью защитной реакции растения и, возможно, служит для ингибирования инвазии патогенов (Bradley et al., 1992). Кроме того, предполагается, что перекись водорода, которая, как известно, находится в инфекционных нитях, может играть важную роль в перекрестном связывании AGPE и, таким образом, изменять физические свойства матрикса инфекционной нити (Wisniewski et al., 2000; Santos et al., 2001; Herouart et al., 2002; Rathbun et al., 2002).

В настоящем исследовании была использована серия неэффективных (*Fix*<sup>-</sup>) мутантов гороха (*Pisum sativum* L.), блокированных на различных стадиях развития инфекционной нити, а также их родительские линии: SGE (*Δm.*), SGE*Fix*<sup>-</sup>-1 (*sym40*), SGE*Fix*<sup>-</sup>-2 (*sym33*), RBT3 (*sym33*, *sym40*), RBT4 (*sym33*, *sym42*), Finale (*Δm.*), Ris*Fix*V (*sym42*) (Engvild, 1987; Kosterin, Rozov, 1993; Tsyganov et al., 1994). Во всех экспериментах растения были инокулированы линией 3841 *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* (Wang et al., 1982). Растения выращивались в камерах постоянного климата HeraeusVötsch HPS2000 (день/ночь 16:8 ч; температура 21:19°C; относительная влажность 75%; интенсивность света 490 мЕ/м<sup>2</sup>·с). В качестве субстрата был использован стерильный вермикулит; растения выращивались на безазотной среде.

После сбора клубеньки были немедленно погружены в 10 мМ раствор хлорида церия в 50 мМ растворе MOPS (pH 7,0) на 1 ч в вакууме перед фиксацией в 2,5% глутаральдегиде на 0,1 М какодилатном буфере. Клубеньки, обработанные и не обработанные (негативный контроль) хлоридом церия, были дополнительно зафиксированы в течение 1 ч в 1% растворе четырехоксида осмия на 0,1 М какодилатном буфере, затем были

дегидратированы в серии спиртов возрастающей концентрации (30, 50, 70, 80, 90% и 100%) при комнатной температуре. Далее образцы были перенесены в ацетон и смеси ацетона и смолы, затем заключены в эпон при 60°C в течение 48 ч. Ультратонкие срезы (90–100 нм) контрастированы 2% водном растворе уранилацетата в течение 10 мин и дополнительно контрастированы раствором цитрата свинца в течение 5 минут. Ткани клубенька были сфотографированы на трансмиссионном электронном микроскопе Hitachi H-300 при 80 кВ. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> локализован как электронно-плотный преципитат пергидроксида церия (Bestwick et al., 1997).

В клубеньках дикого типа мы наблюдали все этапы лигнификации стенки инфекционной нити. Вначале небольшие преципитаты пергидроксида церия появлялись на внутренней поверхности клеточной стенки вблизи бактерий, находящихся внутри инфекционных нитей. Далее преципитаты перекиси водорода накапливались на внешней поверхности стенки инфекционной нити, а затем процесс лигнификации затрагивал весь объем клеточной стенки как инфекционных нитей, так и инфицированных клеток. Кроме того, перекись водорода наблюдалась внутри матрикса инфекционных нитей и инфекционных капель в виде мелких кристаллов пергидроксида церия, количество которых увеличивалось по мере старения инфицированных клеток. В стареющих клетках небольшие кристаллы пергидроксида церия располагались в цитоплазме и, особенно, вокруг бактериоидов.

У мутантных генотипов распределение перекиси водорода в клубеньках отличалось от дикого типа, и характер распределения можно было разделить на два основных типа. Только у одиночного мутанта RisFixV (*sym42*), характеризующегося ранним старением клубеньков, мы наблюдали подобные изменения, как и у дикого типа, но проявлялись они в большей степени. Так, к первому типу распределения перекиси водорода можно было отнести характер локализации преципитатов пергидроксида церия у одиночного мутанта SGEFix<sup>-</sup>1 (*sym40*), также характеризующимся ранним старением клубеньков, у которого развивался сильный окислительный стресс. Бактерии в инфекционных нитях и инфекционных каплях, а также ювенильные (недифференцированные) бактериоиды были окружены мелкими кристаллами пергидроксида церия – феномен, не наблюдаемый в клубеньках дикого типа.

К другому типу распределения перекиси водорода можно отнести характер ее локализации у мутантов по гену *sym33* (у одиночного мутанта SGEFix<sup>-</sup>2 (*sym33*) и двойных мутантов – RBT3 (*sym33*, *sym40*) и RBT4 (*sym33*, *sym42*)). Они характеризовались отсутствием преципитатов пергидроксида церия вокруг стенок инфекционных нитей, либо имели несколько крупных преципитатов на внешней поверхности стенки инфекционной нити. Необходимо отметить, что у этих мутантов отсутствует эндоцитоз бактерий в клетки хозяина. Более того, на основании наших наблюдений характера распределения перекиси водорода у мутантов по гену *sym33* возможно предположить, что вызываемое перекисью водорода отвердевание матрикса инфекционных капель может являться необходимым условием успешного эндоцитоза бактерий в цитоплазму клеток хозяина.

Таким образом, симбиотически неэффективные мутанты гороха продемонстрировали отклонения в распределении и локализации перекиси водорода в клубеньках. Наши результаты могут расширить знания о бобово-ризобийном симбиозе, особенно в таких фундаментальных аспектах, как молекулярная структура растительно-бактериального интерфейса, перестройки растительной клеточной стенки во время инфекционного процесса, вызываемого ризобиями и развитие защитных реакций в ответ на проникающие бактерии.

Работа была выполнена при финансовой поддержке: INTAS (YSF 04-83-3196), Федерального агентства по науке и инновациям (государственный контракт № 02.442.11.7130), Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) (05-04-49105-а), совместных грантов РФФИ – Netherlands' organization for scientific research (06-04-89000-HBOЦ-а) и U.S. Civilian Research & Development Foundation – Министерство образования и науки РФ (RUXO-012-ST-06, DP2M12), гранта Президента РФ (НИИ-5399.2008.4).

#### Литература

- Проворов Н.А., Борисов А.Ю., Тихонович И.А. Сравнительная генетика и эволюционная морфология симбиозов растений с микробами-азотфиксаторами и эндомикоризными грибами // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 451–472.
- Тихонович И.А., Борисов А.Ю., Цыганов В.Е., Овцына А.О., Долгих Е.А., Проворов Н.А. Интеграция генетических систем растений и микроорганизмов при симбиозе // Усп. соврем. биол. 2005. Т. 125. № 3. С. 227–238.
- Bestwick C.S., Brown I.R., Bennett M.R., Mansfield J.W. Localization of hydrogen peroxide accumulation during the hypersensitive reaction of lettuce cells to *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* // Plant Cell. 1997. Vol. 9. P. 209–221.
- Bradley D. J., Kjellbom P., Lamb C. J. Elicitor-induced and wound-induced oxidative cross-linking of a proline-rich plant-cell wall protein – a novel, rapid defense response // Cell. 1992. Vol. 70. P. 21–30.
- Brewin N.J. Development of the legume root nodule // Annu. Rev. Cell Biol. 1991. Vol. 7. P. 191–226.
- Brewin N.J. Plant cell wall remodelling in the *Rhizobium*-legume symbiosis // Critic. Rev. Plant Sci. 2004. Vol. 23. № 4. P. 293–316.
- D'Haese W., Chaparro C., De Keyser A., Deleu S., De Rycke R., Goormachtig S., Lievens S., Mathis R., Schroeyers K., Van de Velde W. Role of reactive oxygen species and ethylene in programmed cell death during nodule initiation on *Sesbania rostrata* // Nitrogen Fixation: Global Perspectives. Finan T., O'Brian M., Layzell D., Vessey K., Newton W. (eds.). CAB International, Oxon, UK, 2002. P. 137–141.



- Engvild K.J. Nodulation and nitrogen fixation mutants of pea (*Pisum sativum*) // Theor. Appl. Genet. 1987. Vol. 74. P. 711–713.
- Gage D.J. Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperate legumes // Microbiol. Mol. Biol. Rev. 2004. Vol. 68. P. 280–300.
- Herouart D., Baudouin E., Frendo P., Harrison J., Santos R., Jamet A., Van de Sype G., Touati D., Puppo A. Reactive oxygen species, nitric oxide and glutathione: a key role in the establishment of the legume-*Rhizobium* symbiosis? // Plant Physiol. Biochem. 2002. Vol. 40. P. 619–624.
- Kosterin O.E., Rozov S.M. Mapping of the new mutation *blb* and the problem of integrity of linkage group I // Pisum Genet. 1993. Vol. 25. P. 27–31.
- Lamb C., Dixon R.A. The oxidative burst in plant disease resistance // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1997. Vol. 48. P. 251–275.
- Mylona P., Pawlowski K., Bisseling T. Symbiotic nitrogen fixation // Plant Cell. 1995. Vol. 7. P. 869–895.
- Perotto S., Brewin N.J., Kannenberg E.L. Cytological evidence for a host-defense response that reduces cell and tissue invasion in pea nodules by lipopolysaccharide-defective mutants of *Rhizobium leguminosarum* strain 3841 // Mol. Plant Microbe Interact. 1994. Vol. 7. P. 99–112.
- Rathbun E.A., Naldrett M.J., Brewin N.J. Identification of a family of extensin-like glycoproteins in the lumen of rhizobium-induced infection threads in pea root nodules // Mol. Plant Microbe Interact. 2002. Vol. 15. № 4. P. 350–59.
- Santos R., Herouart D., Sigaud S., Touati D., Puppo A. Oxidative burst in alfalfa-*Sinorhizobium meliloti* symbiotic interaction // Mol. Plant-Microbe Interact. 2001. Vol. 14. P. 86–89.
- Tsyganov V.E., Borisov A.Y., Rozov S.M., Tikhonovich I.A. New symbiotic mutants of pea obtained after mutagenesis of laboratory line SGE // Pisum Genet. 1994. Vol. 26. P. 36–37.
- Udvardi M., Bock V., Colebatch G., Desbrosses G., Kloska S., Kopka J., Krausse K., Krusell L., Ott T., Trevaskis B., Wandrey M. Genetic reorganization of legume transport and metabolism during symbiotic nitrogen fixation // Biology of Plant-Microbe Interactions, vol. 4. Tikhonovich I.A., Lugtenberg B.J.J., Provorov N.A. (eds.). St.-Petersburg, Russia: IS-MPMI, 2004. P. 490–492.
- van Rhijn P., Vanderleyden J. The *Rhizobium*-plant symbiosis // Microbiol. Rev. 1995. Vol. 59 № 1. P. 124–142.
- VandenBosch K.A., Bradley D.J., Knox J.P., Perotto S., Butcher G.W., Brewin N.J. Common components of the infection thread matrix and intercellular space identified by immunocytochemical analysis of pea nodules and uninfected roots // EMBO J. 1989. Vol. 8. P. 335–342.
- Vasse J., de Billy F., Truchet G. Abortion of infection during the *Rhizobium meliloti*-alfalfa symbiotic interaction is accompanied by a hypersensitive reaction // Plant J. 1993. Vol. 4. P. 555–566.
- Wang T.L., Wood E.A., Brewin N.J. Growth regulators, *Rhizobium*, and nodulation of peas // Planta. 1982. Vol. 155. P. 345–349.
- Wisniewski J.P., Rathbun E.A., Knox J.P., Brewin N.J. Involvement of diamine oxidase and peroxidase in insolubilization of the extracellular matrix: implications for pea nodule initiation by *Rhizobium leguminosarum* // Mol. Plant Microbe Interact. 2000. Vol. 13. P. 413–420.

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ И СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ ГОРОХА ПОСЕВНОГО (*PISUM SATIVUM* L.) К ТОКСИЧНЫМ КОНЦЕНТРАЦИЯМ КАДМИЯ

Цыганов В.Е.<sup>1</sup>, Жернаков А.И.<sup>1</sup>, Кулаева О.А.<sup>1</sup>, Цыганова А.В.<sup>1</sup>, Балушка Ф.<sup>2</sup>, Нох М.<sup>3</sup>, Эллис Н.<sup>3</sup>, Тихонович И.А.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербург, Пушкин-8; ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии

<sup>2</sup> Бонн, Германия; Боннский университет, Институт ботаники

<sup>3</sup> Норвич, Великобритания; Центр Джона Иннеса

Кадмий является одним из наиболее токсичных тяжелых элементов, для всех групп живых организмов. У растений кадмий вызывает ингибирование роста стеблей и корня, вызывает некрозы и хлорозы (Sanita di Troppi, Gabrielli, 1999). Данные эффекты объясняются влиянием кадмия на многочисленные биохимические и физиологические процессы, протекающие в растительной клетке (Benavides et al., 2005). Несмотря на очевидную значимость, до сих пор число исследований, посвященных генетическому анализу устойчивости высших растений к тяжелым металлам, в частности к кадмию, крайне ограничены. При этом следует различать базовую устойчивость и гиперустойчивость, свойственную ряду растений-гипераккумуляторов (*Arabidopsis halleri*, *Thlaspi caerulescens*, *Brassica juncea*), способных расти при высоких концентрациях кадмия, при этом накапливая до 0,3% кадмия от сухой массы листьев. Было показано, что гиперустойчивость растений к тяжелым металлам определяется одним или двумя основными генами и дополнительными модификаторами, определяющими уровень гиперустойчивости (Schat et al., 1993). Однако вопрос о том являются ли гиперустойчивость к кадмию и способ-

ность его гипераккумуляции генетически связанными или генетически независимыми признаками остается до сих пор неясным (Lombi et al., 2000; Bert et al., 2003).

Использование мутагенеза для выявления изменчивости по признаку базовой устойчивости к кадмию до сих пор крайне ограничено. Так, с использованием *Arabidopsis thaliana* были получены мутанты с повышенной чувствительностью к кадмию *cad1* и *cad2*, которые характеризуются нарушениями в генах, кодирующих фитохелатин синтазу и  $\gamma$ -глутамилцистеин синтазу, соответственно (Howden et al., 1995a,b; Cobbett et al., 1998). Таким образом, генетический подход подтвердил выявленный ранее основной механизм базовой устойчивости растений к тяжелым металлам – синтез фитохелатинов на основе глутатиона.

В последние годы для идентификации генов, вовлеченных в устойчивость растений к кадмию, активно используется молекулярно-биологический подход. В результате была показана ведущая роль в механизмах устойчивости транспортных белков. Так, например, проведенный комплементационный анализ *Saccharomyces cerevisiae* с использованием библиотеки кДНК гипераккумулятора *T. caerulescens* позволил выявить несколько генов, определяющих повышенную устойчивость дрожжей к кадмию. Из этих генов следует выделить АТФазу Р-типа, являющуюся членом P1В подсемейства АТФаз, перемещающих тяжелые металлы. Данная АТФаза, получившая обозначение ТсНМА4, характеризуется 71% гомологией на уровне аминокислот с ранее выделенной АТФазой AtНМА4 (Papoian, Kochian, 2004). Данная АТФ-аза обеспечивает устойчивость дрожжей не только к кадмию, но и к другим металлам (цинку, свинцу, меди) обеспечивая их транспорт из клетки. Предполагается, что ТсНМА4, так же как ранее описанная АТФаза AtНМА4 повышают устойчивость к кадмию за счет его транспорта в ксилему (Hussain et al., 2004; Papoian, Kochian, 2004; Mills et al., 2005). Другой транспортный белок, обеспечивающий транспорт металлов в вакуоль или другие субклеточные компартменты – Cation Diffusion Facilitator (CDF), или МТР (Mäser et al., 2001).

Большой интерес представляют исследования механизмов устойчивости на клеточном уровне, которые заметно активизировались в последние годы. Тем не менее, следует отметить, что в ходе проведенных исследований были получены противоречивые данные. Так, при исследованиях *Thlaspi caerulescens* было показано, что в процессе детоксикации кадмия большую роль играет апопласт корня в особенности клеточные стенки, а в меньшей степени вакуоли (Vázquez et al., 1992a; Nedelkoska, Dogan, 2000). Анализ процессов детоксикации кадмия в корнях кукурузы показал наличие кадмия в клеточных стенках клеток паренхимы, эндодермиса и перицикла, значительно меньшие концентрации были обнаружены в протопластах (Серегин, Иванов, 1997; Khan et al., 1984; Lozano-Rodríguez et al., 1997). Однако были получены и противоположные результаты. Так, для корней кукурузы и *Agrostis* было показано отсутствие локализации кадмия в клеточных стенках, и, наоборот, накопление его в цитоплазме и в вакуолях дифференцирующихся и зрелых клеток, а также в ядрах недифференцированных клеток (Rausser, Ackerley, 1987). Присутствие кадмия в вакуолях и ядрах наблюдали в корнях бобов (Vázquez et al., 1992b). Недавно при исследовании устойчивости к кадмию *T. caerulescens* с использованием высоких концентраций кадмия и длительной экспозиции растений, было показано, что кадмий аккумулировался в различных частях корня: паренхиме коры, эндодермисе, паренхиме центрального цилиндра и сосудах ксилемы, причем кадмий локализовался как в апопласте (клеточных стенках, межклетниках), так и в симпласте. Было сделано предположение, что апопласт служит первичным барьером на пути кадмия в клетку и является важным механизмом устойчивости к кадмию при низких концентрациях и коротком времени экспозиции (Wójcik et al., 2005).

С целью выявления молекулярно-генетических и клеточных механизмов устойчивости бобовых растений и их симбиотических систем (арбускулярная микориза и азотфиксирующие клубеньки) к кадмию нами была инициирована программа по химическому мутагенезу. С помощью этилметансульфоната с использованием исходной линии SGE был получен мутант гороха SGECD<sup>t</sup>, характеризующийся повышенными аккумуляцией кадмия в тканях растения и устойчивостью к токсичным концентрациям кадмия (Tsyganov et al., 2007). Этот мутант является первым мутантом высших растений, характеризующийся повышенной устойчивостью к кадмию. Было показано, что у мутанта снижена, по сравнению с исходной линией, степень индукции кадмием активности ряда ферментов, индуцирующихся под влиянием стресса, а также синтез фитохелатинов и глутатиона. В то же время было показано, что мутант способен не только поддерживать свой рост при токсичных концентрациях кадмия, но и поддерживать, в отличие от исходной линии, гомеостаз ряда химических элементов, особенно двухвалентных металлов: кальция, магния, марганца (Tsyganov et al., 2007).

Сравнительный анализ мутанта и исходной линии показал, что развитие корневой системы у исходной линии отстает от таковой у мутанта SGECD<sup>t</sup> уже при концентрации CdCl<sub>2</sub> в водном питательном растворе 2 мкМ, полное ингибирование роста корневой системы наблюдается при 8 мкМ. У мутанта SGECD<sup>t</sup> полная остановка развития корневой системы у проростков наблюдалась на концентрации 32 мкМ CdCl<sub>2</sub>. Иммуноцитохимический анализ выявил, что мутант SGECD<sup>t</sup> характеризуется способностью поддерживать организацию

митотических и кортикальных микротрубочек на концентрациях кадмия, вызывающих серьезные нарушения в их организации у растений исходной линии SGE. Также было показано, что мутант, в отличие от исходной линии сохраняет способность формировать симбиотические клубеньки при более высоких концентрациях кадмия. В тоже время было выявлено, что мутант характеризуется более низким уровнем микоризации в контрольном варианте без кадмия по сравнению с исходной линией. При этом негативное влияние кадмия на уровень микоризации у мутанта было менее выражено.

С использованием SSAP-анализа ген *cdt* был локализован на генетической карте в VI группе сцепления гороха, что открывает возможность для создания условий для дальнейшего позиционного клонирования этого гена.

Полученные результаты крайне важны для практического использования, поскольку являются теоретической базой для создания растительно-микробных систем для фиторемедиации почв, загрязненных кадмием.

Данная работа была финансово поддержана Администрацией Санкт-Петербурга (договор 73/4, PD04-1/4-230, PD06-1.4-210), Российским фондом фундаментальных исследований (08-04-01565), грантом Президента РФ (НШ-5399.2008.4), ИИТАС (YSF 04-83-3143).

#### Литература

- Серегин И.В., Иванов В.Б. Гистохимическое определение распределения кадмия и свинца в растениях // Физиол. раст. 1997. Т.44. С.791–796.
- Benavides M.P., Galeggo S.M., Tomaro M.L. Cadmium toxicity in plants // Braz. J. Plant Physiol. 2005. Vol. 17. № 1. P. 21–34.
- Bert V., Meerts P., Saumitou-Laprade P., Salis P., Gruber W., Verbruggen N. Genetic basis of Cd tolerance and hyperaccumulation in *Arabidopsis halleri* // Plant Soil. 2003. Vol. 249 P. 9–18.
- Cobbett C.S., May M.J., Howden R., Rolfs B. The glutathione-deficient, cadmium sensitive mutant, *cad2-1*, of *Arabidopsis thaliana* is deficient in  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase // Plant J. 1998. Vol. 16. P. 73–78.
- Howden R., Andersen C.R., Goldsbrough P.B., Cobbett C.S. A cadmium-sensitive, glutathione-deficient mutant of *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. 1995a. Vol. 107 P. 1067–1073.
- Howden R., Goldsbrough P.B., Andersen C.R. and Cobbett C.S. Cadmium-sensitive, *cad1* mutants of *Arabidopsis thaliana* are phytochelatin deficient // Plant Physiol. 1995b. Vol. 107 P. 1059–1066.
- Hussain D., Haydon M.J., Wang Y., Wong E., Sherson S.M., Young J., Camakaris J., Harper J.F., Cobbett C.S. P-type ATPase heavy metal transporters with roles in essential zinc homeostasis in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2004. Vol. 16. 1327–1339.
- Khan D.H., Duckett J.G., Frankland B., Kirkham J.B. An X-ray microanalytical study of the distribution of cadmium in roots of *Zea mays* L. // J. Plant Physiol. 1984. Vol. 115. P. 19–28.
- Lombi E., Zhao F.J., Dunham S.J., McGrath S.P. Cadmium accumulation in populations of *Thlaspi caerulescens* and *Thlaspi goesingense* // New Phytol. 2000. Vol. 145 P. 11–20.
- Lozano-Rodríguez E., Hernandez L.E., Bonay P., Carpena-Ruiz R.O. Distribution of cadmium in shoot and root tissues of maize and pea plants: physiological disturbances // J. Exp. Bot. 1997. Vol. 48. P. 123–128.
- Mäser P., Thomine S., Schroeder J., Ward J., Hirschi K., Sze H., Talke I., Amtmann A., Maathuis F., Sanders D., Harper J., Tchieu J., Gribskov M., Persans M., Salt D., Kim S., Gueriot M. Phylogenetic relationships within cation transporter families of *Arabidopsis* // Plant Physiol. 2001. Vol. 126. P. 1646–1667.
- Mills R.F., Francini A., Ferreira da Rocha P.S., Baccarini P.J., Aylett M., Krijger G.C., Williams L.E. The plant P1B-type ATPase AtHMA4 transports Zn and Cd and plays a role in detoxification of transition metals supplied at elevated levels. FEBS Lett. 2005. Vol. 579. P. 783–791.
- Nedelkoska T.V., Doran P.M. Hyperaccumulation of cadmium by hairy roots of *Thlaspi caerulescens* // Biotechnol. Bioeng. 2000. Vol. 67. P. 607–615.
- Papoyan A., Kochian L.V. Identification of *Thlaspi caerulescens* genes that may be involved in heavy metal hyperaccumulation and tolerance. Characterization of a novel heavy metal transporting ATPase // Plant Physiol. 2004. Vol. 136. P. 3814–3823.
- Rausser W.E., Ackerley C.A. Localization of cadmium in granules within differentiating and mature root cells // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 643–646.
- Sanita di Toppi L., Gabrielli R. Response to cadmium in higher plants // Environ. Exp. Bot. 1999. Vol. 41 P. 105–130.
- Schat H. Plant responses to inadequate and toxic micronutrient availability: general and nutrient-specific mechanisms // Plant Nutrition-Molecular Biology and Genetics. G. Gissel-Nielsen, A. Jensen (eds.). Kluwer, Dordrecht, 1999. P. 311–326.
- Tsyganov V.E., Belimov A.A., Borisov A.Y., Safronova V.I., Georgi M., Dietz K.-J., Tikhonovich I.A. A Chemically Induced New Pea (*Pisum sativum* L.) Mutant SGEcd<sup>1</sup> with increased tolerance to and accumulation of cadmium // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. P. 227–237.
- Vázquez M.D., Barceló J., Poschenrieder Ch., Mádico J., Hatton P., Baker A.J.M., Cope, G.H. Localization of zinc and cadmium in *Thlaspi caerulescens* (Brassicaceae), a metallophyte that can accumulate both metals // J. Plant Physiol. 1992a. Vol. 140. P. 350–355.
- Vázquez M.D., Poschenrieder Ch., Barceló J. Ultrastructural effects and localization of low cadmium concentrations in bean roots // New Phytol. 1992b. Vol. 120. P. 215–226.
- Vitória A.P., Rodriguez A.P.M., Cunha M., Lea P.J., Azevedo R.A. Structural changes in radish seedlings (*Raphanus sativus*) exposed to cadmium // Biol. Plant. 2004. Vol. 47. P. 561–568.
- Wójcik M., Vangronsveld J., D'Haen, J., Tukiendorf A. Cadmium tolerance in *Thlaspi caerulescens*. Part II: localization of cadmium in *Thlaspi caerulescens* // Environ. Exp. Bot. 2005. Vol. 53. P. 163–171.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОЙ И ЗЕЛЕННОЙ ЗОН ПЕСТРОГО ЛИСТА *COLEUS BLUMEI* BENTH.

Чеботарева К.Е., Гамалей Ю.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Исследование структурных и функциональных особенностей различных зон пестрых листьев дает материал для обсуждения балансовых взаимоотношений между продукцией, накоплением и перераспределением фотоассимилятов в листе.

Для исследования взаимоотношений фотосинтезирующей и нефотосинтезирующей зон одного листа был выбран пестролистный *Coleus blumei* Benth. Объект довольно прост для выращивания и имеет бело-пеструю форму, наиболее интересную для изучения донорно-акцепторных взаимодействий в пределах одного листа. Белая зона расположена в листе базипетально, вдоль центральной жилки; зеленая зона охватывает ее со всех сторон широкой полосой.

Ранее в наших работах было показано, что мелкие жилки *Coleus blumei* открытого типа: три флоэмных блока имеют спутники с плазмодесменными полями и лейкопластами (Chebotareva, Pakhomova, Gamalei, 1996). Многочисленные расширения эндоплазматического ретикулума свидетельствуют об активном оттоке ассимилятов из зеленой зоны листа (Гамалей, 1990). Структура мелких жилок в белой зоне аналогична жилкам зеленой, но форма их менее регулярная. Клетки-спутники имеют плазмодесменные поля на границе с мезофиллом, пластиды представлены лейкопластами. Основное отличие заключается в том, что клетки-спутники в белой зоне значительно более вакуолизированы и содержат меньшее число митохондрий, что может быть показателем импортного или транзитного потока ассимилятов, в противоположность экспортному в спутниках зеленой зоны. Клетки мезофилла зеленой зоны листа имеют обычную для фотосинтезирующей паренхимы структуру. Их пластиды – типичные хлоропласты с развитой гранальной структурой и значительным запасом крахмала. Содержание хлорофилла в зеленых участках пестрого листа – 1,7 γ/мг сыр.в. Клетки мезофилла белой зоны менее дифференцированы по форме, чем в зеленой зоне. Структура пластид в них существенно отличается от хлоропластов зеленой – это пластиды овальной или округлой формы, имеющие слабо развитую ламеллярную структуру без гран. Одиночные ламеллы организованы параллельно длинной оси пластиды или концентрически. Крахмал в пластидах отсутствует. Как и следовало ожидать, количество хлорофилла в белых зонах существенно ниже, чем в зеленых:  $\Sigma\text{хла} + \text{хлаб} = 0,012 \text{ γ/мг сыр.в.}$

Содержание углеводов в разных зонах пестрого листа вполне соответствуют наблюдаемой ультраструктуре – сумма водорастворимых сахаров, а также содержание крахмала значительно выше в зеленой зоне, чем в белой; количество моносахаров в зеленой зоне также несколько выше.

Наши данные хорошо согласуются с результатами работ D.G.Fisher и W.Eschrich (1985), использовавших радиоавтографический метод, и показавших, что экспортный поток ассимилятов в зрелом листе пестролистного *Coleus blumei* идет от расположенной по краю зеленой зоны к центральной жилке через белую зону. Таким образом, зеленая часть листа выступает в роли донора и снабжает ассимилятами белую.

При изучении формирования пестрого рисунка в процессе развития листа *Coleus blumei* установлено, что у молодых не полностью развернувшихся листьев (6–8 мм) белая зона визуально не выявлена. Паренхимные ткани листа плотные, клетки содержат небольшое количество нормально развитых хлоропластов овальной формы. Хлоропласты имеют гранальную структуру и содержат 1–2 крахмальные гранулы. Листья, достигшие примерно половинного размера взрослого листа (2 – 2,5 см) имеют желтоватую или белую зону в базальной части широкую зеленую кайму. Пластиды в клетках мезофилла продолжают делиться. Структура пластид в зеленой и белой зонах соответствует наблюдаемой в соответствующих зонах зрелого листа. Структурные данные позволяют предположить, что белая зона возникает в ходе развития листа из зеленой меристематической ткани и лейкопласты белой зоны возникают путем деградации гранальных хлоропластов.

Первоначальное предположение об изменении состояния пластид и образования нефотосинтезирующей зоны в центре листа под воздействием усиливающегося экспортного потока ассимилятов пока не находят однозначного подтверждения. Для более точной характеристики функциональных взаимоотношений белой и зеленой зон в пределах пестрого листа *Coleus blumei* и понимания причин структурных изменений, происходящих при формировании белой зоны, необходимо продолжить детальное исследование ранних этапов формирования листа и распределения потока фотоассимилятов в процессе роста.

Литература

- Гамалей Ю.В. Флоэма листа. Л, 1990. 144с.  
Chebotareva K.E., Pakhomova M.V., Gamalei Yu.V. Minor veins ultrastructure in variegated leaves of *Coleus blumei* and *Tropaeolum majus* related to export/import functions of green and white zones // International Conference on Transport of Photoassimilates. Abstracts of papers and posters. Canterbury, UK, 1995. P. 23–24.

Fisher D.G., Eschrich W. Import and unloading of  $^{14}\text{C}$  assimilate into nonphotosynthetic portions of variegated *Coleus blumei* leaves // Can. J. Bot. 1985. Vol.63. № 10. P. 1708–1712.

## ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ ХВОИ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СВЯЗИ С ОБЕСПЕЧЕННОСТЬЮ БОРОМ

Чернобровкина Н. П.

Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

В условиях Северо-Запада России и скандинавских стран отмечается дефицит микроэлемента бора для роста растений, в том числе древесных и в частности – хвойных (Wikner, 1983; Чернобровкина, 2001). У древесных растений дефицит бора снижает интенсивность поглощения элементов питания, процессов фотосинтеза, роста, семеношения, снижает устойчивость к засухе и уменьшает число микоризных окончаний (Wikner, 1983; Mitchell et al., 1987; Lehto, 1994; Brown, Shelp, 1997; Lehto et al., 2000; Mottonen et al., 2001; Ивонис, Чернобровкина, 2002). Представленные в литературе сведения о функциональной активности бора в растениях не являются однозначными и не дают четкого представления о механизмах участия этого микроэлемента в широком спектре проявления жизненных функций древесных растений. В истории исследований функциональной активности бора у растений выдвигались гипотезы, касающиеся роли бора в различных обменах. Согласно одной из гипотез, отмирание точек роста растений при борном голодании происходит в результате истощения энергетических запасов клеток тканей, которое наступает в результате снижения синтеза АТФ и повышения скорости ее дефосфорилирования, вызванного нарушением структуры митохондрий (Тимашев, 1968). При высокой борной недостаточности в органах древесных растений происходит увеличение количества липидных соединений (Dugger, 1983). Исследование жирнокислотного состава суммарных липидов (ЖКС СЛ) в связи с обеспеченностью бором хвойных растений не проводилось, в то время как этот показатель очень важен для характеристики метаболизма древесных растений (Родионов, 1983). Целью данной работы было исследование ЖКС СЛ хвои сеянцев сосны обыкновенной второго года жизни в связи с их обеспеченностью бором.

Объектом исследования были двухлетние сеянцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (450 шт. м<sup>-2</sup>), которые выращивали в лесном питомнике в южной части Карелии. Супесчаные почвы питомника характеризовались оптимальной для роста сеянцев хвойных растений кислотностью (рН 5,2), но недостаточностью бора. В мае было заложено семь вариантов опыта. Для каждого варианта выбран изолированный участок площадью 1,5 м<sup>2</sup> в 3-х повторностях. Варианты опыта отличались дозой вносимого в почву бора. В первой половине вегетационного периода (5,06, 24,06, 15,07) вносили бор в виде водного раствора борной кислоты в семи дозах – 1) 0,01, 2) 0,03, 3) 0,1, 4) 0,3, 5) 1, 6) 3 и 7) 10 г м<sup>-2</sup>. Первые две дозы борной кислоты принимали за низкие, последние две – за высокие, промежуточные – за средние. Контролем для семи вариантов опыта служили соответствующие по уровню питания участки, в почву которых бор не вносили. В течение вегетационного периода поддерживали оптимальный уровень кислотности почвы (до рН 5,0) внесением доломитовой муки (до 200 г м<sup>-2</sup>), проводили рыхление и полив почвы до относительной влажности 70 %. Спустя неделю после проведения последней подкормки (22,07) сеянцы отбирали для анализа содержания бора и ЖКС СЛ хвои.

Содержание бора в растениях определяли спектрофотометрически с применением реактива – азометина производства Германии (Чернобровкина и др., 2007). СЛ экстрагировали по методу Folch с соавторами (Folch et al., 1957). ЖК разделяли на газо-жидкостном хроматографе «Chrom -5». Идентификацию ЖК осуществляли путем сравнения с заведомыми образцами их метиловых эфиров, а также, сопоставлением эквивалентной длины цепи эфиров с табличными данными (Jamieson, 1975). В таблицах приведены средние значения из трех биологических повторностей.

Результаты исследования зависимости интенсивности роста сеянцев сосны обыкновенной второго года жизни от обеспеченности их бором в условиях данного лесного питомника были представлены ранее (Чернобровкина и др., 2007). Судя по величине сухой массы сеянцев, 4-я доза борной кислоты максимально стимулировала рост растений. При использовании этой дозы сухая масса сеянцев к осеннему периоду повышалась на 29 % по сравнению с контролем. Дозы в 3 и 10 г м<sup>-2</sup> оказались токсичными для сеянцев сосны – хвоя сеянцев приобретала желто-бурое окрашивание. Внесение в почву возрастающих доз борной кислоты повышало содержание бора в хвое в соответствии с величинами этих доз (табл. 1). В зависимости от условий минерального питания содержание бора в органах сеянцев могло варьировать в широком диапазоне (6 – 461 мг кг сухого вещества<sup>-1</sup>) (Чернобровкина и др., 2007). Большая часть бора локализовалась в хвое, где его содержание изменялось под воздействием обеспеченности бором растений в наибольшей степени по сравнению с другими органами. Внесение в почву макро- и микроэлементов способствовало снижению поступления бора в

хвою. В литературе отмечается, что в обеспечении бором древесных растений большое значение имеют почвенные условия – повышенное содержание в почве ионов  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Al}^{3+}$  и повышение pH почвы при известковании способствуют закреплению бора почвенными частицами (Wikner, 1983).

Общее содержание липидных соединений в хвое зависело от обеспеченности бором семян. Дополнительное обеспечение бором растений способствовало снижению содержания липидных соединений в хвое (Чернобровкина и др., 2008). Одной из причин последнего могло быть стимулирование использования липидов в хвое семян при оптимизации их борного обеспечения. В литературе также было показано, что при высокой недостаточности бора в растениях происходило увеличение содержания липидных соединений (Dugger, 1983).

В составе СЛ хвои было обнаружено 20 видов ЖК, которые в зависимости от степени ненасыщенности представляли собой моно-, ди-, три- и тетраеновые ЖК (табл.2). В наибольшем количестве была представлена линоленовая кислота ( $\text{C}_{18:3}$ ), которая составляла 48,5% от суммы ЖК хвои. Уровни линолевой ( $\text{C}_{18:2}$ ) и пальмитиновой ( $\text{C}_{16:0}$ ) кислот имели близкие значения и составляли соответственно 16,9 и 16,7 % от суммы ЖК хвои. Остальные ЖК содержались в значительно меньшем количестве. В СЛ присутствовали восемь ЖК с короткой углеродной цепью ( $\text{C}_{10} - \text{C}_{14}$ ) – деценовая ( $\text{C}_{10:1}$ ), декадиеновая ( $\text{C}_{10:2}$ ), додеценовая ( $\text{C}_{12:1}$ ), додекадиеновая ( $\text{C}_{12:2}$ ), додекатриеновая ( $\text{C}_{12:3}$ ), миристиновая ( $\text{C}_{14:0}$ ), тетрадекадиеновая ( $\text{C}_{14:2}$ ) и тетрадекатриеновая ( $\text{C}_{14:3}$ ). В составе ненасыщенных ЖК преобладали триеновые, содержание которых составляло 51,8 % от суммы ЖК. Содержание диеновых и моноеновых ЖК в СЛ хвои было ниже – 21,4 и 7,6 % от суммы ЖК, соответственно.

Оптимизация борного питания растений, которая приводила к интенсификации их роста, способствовала повышению уровня насыщенных ЖК. Повышение уровня насыщенных ЖК происходило преимущественно за счет содержания пальмитиновой кислоты. При этом уровень ненасыщенных ЖК и индекса ненасыщенности (ИН) ЖК снижался за счет триеновых, преимущественно линоленовой и гексадекатриеновой. Следует отметить, что в контроле и во всех вариантах эксперимента уровень ненасыщенных ЖК был выше уровня насыщенных и составлял 75 – 80% от суммы ЖК.

При выращивании семян с использованием стимулирующих рост доз бора содержание короткоцепочечных ЖК в хвое снижалось, что, возможно, было связано с включением их в синтез других ЖК. По предположению В. С. Родионова и соавторов (1983), короткоцепочечные ЖК в хвое деревьев сосны обыкновенной могли использоваться для синтеза других ЖК с более длинной углеродной цепью, так как убывало их содержание в нейтральных липидах сопровождалось ростом концентрации ЖК с более длинной углеродной цепью. Не исключается участие короткоцепочечных ЖК нейтральных липидов хвои в росте побегов сосны, так как перед началом роста концентрация этих кислот резко снижалась, предположительно за счет оттока продуктов их распада в растущий побег. У деревьев сосны накопление короткоцепочечных ЖК в нейтральных липидах хвои происходило в период адаптации сосны к морозу.

При низком или высоком обеспечении бором семян сосны отмечался повышенный уровень короткоцепочечных ЖК в хвое. При этом наблюдалось увеличение суммы ненасыщенных ЖК липидов и ИН ЖК хвои в основном за счет содержания линоленовой и гексадекатриеновой кислот. Этот факт можно объяснить с точки зрения адаптации растений к неблагоприятным условиям борного питания. В работе (Макаренко и др., 2005) при исследовании липидов каллусов лиственницы Гмелина было установлено, что для фракции липидов деревьев, растущих на почвах с естественным повышенным содержанием фтора, было характерно более высокое содержание ненасыщенных ЖК по сравнению с контрольными деревьями. Наиболее значительные колебания в содержании ЖК в липидах почек лиственницы в годичном цикле происходили также в группе триеновых ЖК – от 6,5% от суммы в мае до 27,5 % от суммы в ноябре (Алаудинова и др., 2000). Преобладающей кислотой этой группы была линоленовая. В хвое 15-летних деревьев сосны и в почках лиственницы были отмечены увеличение ИН и суммы ненасыщенных ЖК в фосфолипидах к осенне – зимнему периоду, стабилизация этих показателей в хвое сосны в зимний период и снижение – в весенний (Родионов и др., 1983; Алаудинова и др., 2000). Предположили, что фазовое состояние липидов для защиты почечных меристем у *Betula pendula* регулировалось с помощью синтеза полиненасыщенных ЖК (Ветчинникова и др., 2000).

Таким образом, при дополнительном обеспечении бором семян сосны обыкновенной содержание липидов в хвое снижалось. Оптимизация борного питания семян, приводившая к интенсификации их роста, способствовала повышению уровня насыщенных ЖК преимущественно за счет пальмитиновой при соответствующем понижении уровня ненасыщенных ЖК и ИН ЖК за счет триеновых, преимущественно линоленовой и гексадекатриеновой. При этом содержание моноеновых и в меньшей степени – диеновых ЖК увеличивалось. Предполагается, что оптимизация борного обеспечения семян, приводившая к интенсификации их роста, сопровождалась усилением дефицита азота для роста растений и приводила к повышению насыщенности ЖК липидов хвои, что было характерным и для других растений (Жила и др., 2005). При неблагоприятных условиях борного питания семян происходило повышение содержания ненасыщенных и короткоцепочечных ЖК. Повышенный уровень ненасыщенных и низкомолекулярных ЖК СЛ хвои при неблагоприятных условиях почвенного, в частности борного питания, по-видимому, способствовал адаптации хвойного растения к таким условиям.

Содержание ЖК СЛ в хвое сеянцев сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором, % от суммы ЖК

| ЖК                 | Содержание бора в хвое, мг/кг |        |        |        |        |        |        |        |
|--------------------|-------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
|                    | 8,9                           | 12,2   | 14,3   | 24,6   | 46,7   | 115,5  | 189,9  | 664,1  |
| 10:1+10:2          | 0,007                         | 0,011  | 0,043  | 0,025  | 0,032  | 0,022  | 0,060  | 0,011  |
| 12:1               | 0,230                         | 0,577  | 0,346  | 0,053  | 0,097  | 0,247  | 0,666  | 0,251  |
| 12:2               | 0,315                         | 0,356  | 0,458  | 0,116  | 0,199  | 0,367  | 0,574  | 0,466  |
| 12:3               | 0,334                         | 0,455  | 0,476  | 0,114  | 0,220  | 0,513  | 0,551  | 0,460  |
| 14:0               | 0,900                         | 1,317  | 1,394  | 0,742  | 0,851  | 1,205  | 1,653  | 1,098  |
| 14:2               | 0,019                         | 0,022  | 0,022  | 0,039  | 0,027  | 0,052  | 0,037  | 0,015  |
| 14:3               | 0,277                         | 0,345  | 0,574  | 0,314  | 0,401  | 0,407  | 0,149  | 0,473  |
| 16:0               | 16,715                        | 20,686 | 20,221 | 22,133 | 18,330 | 20,529 | 16,313 | 16,973 |
| 16:1               | 2,026                         | 1,901  | 1,748  | 2,482  | 2,107  | 2,142  | 1,727  | 1,536  |
| 16:2               | 0,368                         | 0,438  | 0,472  | 0,461  | 0,426  | 0,467  | 0,402  | 0,402  |
| 16:3               | 1,390                         | 0,949  | 1,009  | 0,719  | 0,721  | 0,957  | 1,033  | 1,368  |
| 18:0               | 1,408                         | 2,046  | 1,754  | 2,599  | 1,898  | 2,138  | 1,768  | 1,389  |
| 18:1               | 4,902                         | 7,054  | 6,338  | 8,508  | 8,514  | 7,376  | 7,774  | 5,721  |
| 18:2               | 16,852                        | 17,449 | 17,724 | 17,577 | 19,912 | 18,279 | 17,992 | 15,881 |
| 18:3               | 48,471                        | 40,648 | 41,344 | 38,754 | 38,985 | 38,220 | 42,156 | 47,770 |
| 18:4               | 0,163                         | 0,076  | 0,203  | 0,082  | 0,217  | 0,762  | 0,667  | 0,079  |
| 20:1               | 0,450                         | 0,540  | 0,837  | 0,465  | 1,085  | 0,794  | 0,569  | 0,614  |
| 20:2               | 3,858                         | 3,882  | 3,757  | 3,519  | 4,535  | 3,658  | 4,179  | 4,234  |
| 20:3               | 1,323                         | 1,259  | 1,324  | 1,324  | 1,475  | 1,888  | 1,788  | 1,269  |
| Сумма моноеновых   | 7,615                         | 10,082 | 9,311  | 11,532 | 11,835 | 10,581 | 10,797 | 8,132  |
| Сумма диеновых     | 21,412                        | 22,147 | 22,433 | 21,711 | 25,099 | 22,823 | 23,185 | 20,998 |
| Сумма триеновых    | 51,794                        | 43,657 | 44,727 | 41,225 | 41,801 | 41,984 | 45,677 | 51,341 |
| Сумма насыщенных   | 19,023                        | 24,049 | 23,369 | 25,474 | 21,079 | 23,872 | 19,735 | 19,460 |
| Сумма ненасыщенных | 80,984                        | 75,962 | 76,674 | 74,551 | 78,952 | 76,150 | 80,326 | 80,551 |
| ИН                 | 2,065                         | 1,857  | 1,892  | 1,790  | 1,883  | 1,852  | 1,969  | 2,045  |

#### Литература

- Алаудинова Е.В., Миронов П.В., Репях С.М. Жирные кислоты мембранных липидов живых тканей почек лиственницы сибирской // Химия растит. сырья. 2000. №2. С. 41–45.
- Ветчинникова Л.В., Шуляковская Т.А., Канючкова Г.К. Жирнокислотный состав суммарных липидов различных органов *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh., произрастающих в Карелии // Растит. ресурсы. 2000. Вып. 2. С. 85–92.
- Жила Н.О., Калачева Г.С., Волова Т.Г. Влияние дефицита азота на рост и состав липидов зеленой водоросли *Botryococcus braunii* Kiitz IPPAS H-252 // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 357–365.
- Ивонис И.Ю., Чернобровкина Н.П. Влияние микроэлементов и гибберсина на рост и семеношение сосны обыкновенной // Лесоведение. 2002. № 3. С. 79–84.
- Макаренко С.П., Константинов Ю.М., Шмаков В.Н., Коненкина Т.А., Хотимченко С.В. Особенности жирнокислотного состава липидов каллусов лиственницы Гмелина двух географических популяций // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 343–348.
- Родионов В.С. Изменения в мембранных липидах растений при пониженных температурах // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск, 1983. С. 4–68.
- Родионов В.С., Ильинова М.К., Степанов А.А. Динамика содержания жирных кислот нейтральных липидов, глико- и фосфолипидов однолетней хвои сосны обыкновенной в годичном цикле // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск, 1983. С. 78–96.
- Тимашев Н.Д. Влияние бора на окислительное фосфорилирование и некоторые другие биохимические свойства митохондрий подсолнечника и ячменя // Физиология растений. 1968. Т. 15. С. 597–603.
- Чернобровкина Н.П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб.: Наука, 2001. 175 с.
- Чернобровкина Н.П., Дорофеева О.С., Ильинова М.К., Робонен Е.В., Верещагин А.Г. Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои сеянцев сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором // Физиология растений. 2008. Т. 55. № 3. С. 1–8.
- Чернобровкина Н.П., Робонен Е.В., Изотти С.А., Дорофеева О.С., Шенгелия И.Д. Влияние обеспеченности бором сеянцев сосны обыкновенной на рост в различных условиях минерального питания // Лесоведение. 2007. № 5. С. 69–76.
- Brown P.H., Shelp B.J. Boron Mobility in Plants // Plant. Soil. 1997. V. 193. P. 85–101.
- Dugger W.M. Boron in Plant Metabolism // Encyclopedia of Plant Physiology. New Ser. B / Eds B., Lauchli A. et al. Heidelberg: Springer-Verlag. 1983. V. 15. P. 626–650.
- Folch J., Lees M., Stanley G. H. A Simple Method for the Isolation and Purification of Total Lipids from Animal Tissues // J. Biol. Chem. 1957. V. 226. P. 497–509.
- Jamieson G. R. GLC Identification Techniques for Long-chain Unsaturated Fatty Acids // J. Chromat. Sci. 1975. V. 13. P. 491–497.
- Lehto T. Effects of Liming and Boron Fertilization on Mycorrhizas of *Picea abies* // Plant Soil. 1994. V. 163. P. 65–68.
- Lehto T., Kallio E., Aphalo P.J. Boron Mobility in Two Coniferous Species // Ann. Bot. 2000. V. 86. P. 547–550.

Mitchell R.J., Garrett H.E., Cox G.S., Atalay A., Dixon R.K. Boron Fertilization, Ectomycorrhizal Colonization and Growth of *Pinus echinata* Seedlings // Can. J. For. Res. 1987. V. 17. P. 1153–1156.

Mottonen M., Aphalo P.J., Lehto T. Role of Boron in Drought Resistance in Norway Spruce (*Picea abies*) Seedlings // Tree Physiol. 2001. V. 9. P. 673–681.

Wikner B. Distribution and Mobility of Boron in Forest Ecosystems // Communications Institution Forestalis Fenniae. 1983. № 116. P. 131–141.

## СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ КОРРЕЛЯЦИИ В ЛИСТЬЯХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Шереметьев С.Н.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Исследование межвидовых структурных и структурно-функциональных корреляций на градиентах факторов среды представляет несомненный интерес для выяснения ряда вопросов экологической анатомии и физиологии растений. Межвидовые структурные корреляции могут указать на характер компартментации потоков и объем пулов запасаания в листьях растений, согласованность их изменений при изменении условий произрастания. Существенный вклад в этом направлении был сделан в работе Б. Р. Васильева (1988). Ряд показателей водообмена, судя по всему, имеет определенную структурную основу. Это можно выявить, исследуя структурно-функциональные корреляции. Широко известно, например, что плотность сложения мезофилла является признаком ксероморфной организации растений, она увеличивается в направлении от гумидных к аридным местообитаниям (Гамалей, 1988). Очевидно, что в этом же направлении уменьшаются интенсивность транспирации и оводненность листьев. Судя по всему, должны существовать экологические ряды видов, на материале которых проявляются межвидовые корреляции структурных и функциональных признаков у растений как в пределах экотопа, так и на градиенте факторов среды. Эти корреляции могут помочь выявить иерархию и характер влияния тех или иных структурных признаков на функциональные. Само наличие таких корреляций наводит на мысль о существовании параллельной структурно-функциональной изменчивости у неродственных таксонов. Имеется большой пласт работ, в которых рассматриваются структурные и функциональные характеристики и их взаимосвязи в листьях травянистых или древесных растений в разных экологических условиях (Körner et al., 1989; Garnier, Laurent, 1994; Smith, McClean, 1989; Abrams et al., 1994; Smith et al., 1998; Ackerly, Reich, 1999; Garnier et al., 1999; Pyankov et al., 1999; Gratani, Bombelli, 2000 и др.). Мы попытались выявить такие корреляции в листьях травянистых растений, произрастающих в разных частях широкого градиента влажности почвы.

Скорость испарения воды с поверхности листьев однодольных и двудольных растений связана с плотностью сложения мезофилла. Во всех случаях интенсивность транспирации выше у тех видов, у которых наблюдалось относительно большее количество межклеточных пространств в листьях. Так, для однодольных растений выявляются корреляции интенсивности транспирации с парциальными объемами межклетников, а также суммарного объема воздушных полостей и межклетников. Для двудольных также характерна тесная зависимость интенсивности транспирации от суммарного объема межклетников в листьях растений. Поскольку межклеточные пространства коррелятивно связаны с различными тканями листьев обеих групп растений, то выявляются отрицательные корреляции скорости транспирации с проводящей тканью и склеренхимой у однодольных, а также с проводящей тканью и губчатой паренхимой – у двудольных. Однако эти связи вряд ли имеют существенное и непосредственное влияние на скорость испарения воды.

Для оценки водного дефицита в листьях растений мы использовали показатель, который называли насыщающее содержание воды (отношение количества воды, попавшего в листья в процессе насыщения, к их сухой массе). Для видов однодольных растений выявлена достаточно тесная корреляция между парциальным объемом эпидермиса и насыщающим содержанием воды. Эта связь показывает, что у видов со сравнительно небольшим парциальным объемом эпидермиса наблюдаются наиболее высокие значения насыщающего содержания воды. У видов двудольных растений парциальный объем эпидермиса не связан с насыщающим содержанием воды. Отсутствие такой зависимости, возможно, свидетельствует о том, что эпидермис не является единственной тканью, накапливающей воду, она достаточно свободно проникает и в ткани мезофилла. Для однодольных растений обнаружена связь между парциальным объемом паренхимной обкладки пучков и этим показателем водного режима. Чем больше (в относительном выражении) развита паренхимная обкладка, тем больше насыщающее содержание воды. Можно предположить, что вода, поступающая в листья в процессе насыщения, концентрируется преимущественно в клетках паренхимных обкладок пучков. Это тем более вероятно, что ни с какими другими тканями мезофилла корреляции насыщающего содержания воды обнаружено не было. Для двудольных растений характерно наличие коррелятивной



связи между парциальным объемом губчатой паренхимы и насыщающим содержанием воды. Поскольку не было обнаружено корреляций этого показателя водного режима с другими тканями мезофилла, то можно предположить, что у двудольных растений вода в процессе насыщения листьев попадает преимущественно в губчатую паренхиму, которая и играет роль основного ее накопителя. Помимо этого обнаружена отрицательная корреляция насыщающего содержания воды с парциальными объемами межклетников как для однодольных, так и для двудольных растений. Отрицательные корреляции насыщающего содержания воды с парциальными объемами межклетников можно объяснить тем, что вода в процессе насыщения перемещается по осмотическим градиентам вакуолизованных тканей, минуя межклетники. Чем меньше развиты межклетники и больше эти ткани, тем большие объемы потоков воды они могут пропустить.

Для однодольных выявлена очень тесная зависимость содержания воды от парциального объема всего (межклетников + воздушных полостей) свободного пространства листьев. У двудольных оводненность листьев в наибольшей степени зависит от объема межклетников губчатой паренхимы и несколько меньше от всего объема межклетников. Эти факты показывают, что оводненность листьев связана преимущественно со свободным пространством мезофилла. Кроме того, выявляется очень тесная отрицательная зависимость содержания воды в листьях однодольных и двудольных растений от соответствующих парциальных объемов проводящей ткани мезофилла. Для однодольных растений характерно также наличие отрицательной связи между оводненностью листьев и губчатой паренхимой, для двудольных — между содержанием воды и паренхимной обкладкой пучков. Чем большее развитие в мезофилле получают перечисленные ткани, тем меньше содержание воды в листьях (и больше удельная масса сухого вещества).

Выявлены достаточно тесные статистические связи между парциальными объемами проводящих тканей (без учета паренхимной обкладки пучков) и осмотическим давлением клеточного сока у однодольных и двудольных растений. У видов с наиболее высоким парциальным объемом проводящей ткани наблюдаются и более высокие величины осмотического давления. Для видов со слабо развитыми пучками характерно низкое осмотическое давление. Для однодольных растений выявлена тесная статистическая связь парциальных объемов губчатой паренхимы с осмотическим давлением клеточного сока. У видов однодольных с наиболее развитой губчатой паренхимой могут наблюдаться и наиболее высокие величины осмотического давления. В отличие от однодольных, для двудольных растений характерна статистическая связь между парциальными объемами паренхимных обкладок пучков и этим показателем водного режима. С учетом обсуждавшейся выше связи между осмотическим давлением и парциальным объемом проводящей ткани, можно сказать, что весь пучок (включая флоэму, ксилему и паренхимную обкладку) двудольных растений является зоной высокого осмотического давления. Кроме того, для этой группы видов не обнаружено статистических связей осмотического давления с другими тканями мезофилла (в частности, с хлоренхимой). Можно поэтому предположить, что у двудольных растений растворимые (т. е. осмотически активные) вещества локализируются преимущественно в проводящих пучках и их обкладках. Как для однодольных, так и для двудольных растений выявлены статистические связи осмотического давления клеточного сока с плотностью сложения мезофилла. Мерой плотности сложения мезофилла у однодольных служит сумма парциальных объемов межклетников и воздушных полостей, у двудольных — парциальные объемы межклетников. Чем больше свободных пространств в листьях растений, тем менее плотно сложен мезофилл, и наоборот. Плотность мезофилла отражает степень реализации растяжения листьев, она зависит только от водоснабжения. В условиях водного дефицита реализация растяжения очень низкая, вследствие чего наблюдается почти полное отсутствие межклетников и плотный мелкоклетный мезофилл. Это связано с расположением видов на градиенте влажности почвы. Видимо поэтому в листьях однодольных (рис. 11.11, в) и двудольных (рис. 11.11, е) растений с наиболее плотным сложением мезофилла наблюдаются максимальные величины осмотического давления клеточного сока, а в листьях растений с рыхлым мезофиллом — минимальные.

Несмотря на заметные различия между системами структурных корреляций однодольных и двудольных растений, структурно-функциональные корреляции у этих групп видов имеют много общего. Интенсивность транспирации и содержание воды у обеих групп растений связаны в основном со свободными пространствами листьев. Это неоднозначно свидетельствует о том, что вода (не в жидкой фазе) локализована в основной своей массе (до 67–70% свободной воды) в межклеточных пространствах. Сама возможность поддержания достаточно интенсивной транспирации может зависеть от количества паров воды в межклетниках. Так, А. А. Зялалов (1984) отмечает, что при пониженной влажности межклетников падает проводимость, затормаживается поступление воды к устьицам и околоустьичным клеткам и, следовательно, снижается интенсивность транспирации (с другой стороны, локализация большого количества свободной воды в них может свидетельствовать также о том, что, попадая в симпласт по осмотическим градиентам, вода быстро переходит в связанную форму). Локализация большого количества воды в межклетниках, таким образом, должна приводить к очень тесной взаимозависимости между оводненностью листьев и транспирацией в подавляющем большинстве случаев. Кроме того, такая локализация зависит от плотности сложения ассимилирующих органов. Поэтому различия между однодольными и двудольными как по содержанию воды в

листьях, так и по скорости ее испарения следует искать в разной степени склероморфности листьев этих групп растений. Развитие водного дефицита на градиенте влажности почвы, по-видимому, является зеркальным отражением процесса насыщения. Если пулами насыщения однодольных растений являются клетки паренхимной обкладки пучков, а двудольных — губчатая паренхима, то и потери воды при формировании водного дефицита должны происходить преимущественно из этих тканей, вслед за первичной ее потерей из апопласта. В разных частях градиента влажности почвы можно наблюдать разное соотношение тканей мезофилла и соответственно разное развитие тканей, выступающих в роли осмотически активных пулов насыщения водой. Это создает определенные предпосылки для формирования водного дефицита. Если эти предпосылки находятся в соответствии с условиями увлажнения экотопов, то они будут реализованы. То есть, первичным фактором для формирования водного дефицита является, судя по всему, анатомическое строение мезофилла, которое опосредует воздействие условий увлажнения экотопов на этот процесс водного режима растений, а также распределение возникающих потоков между симпластом и апопластом. В то же время, в крайне аридных местообитаниях развитие водного дефицита может идти как лавинообразный процесс во всех тканях листьев и главным фактором этого процесса должны быть условия недостаточного почвенного водоснабжения. Помимо этого, количественные различия по средним величинам дефицита водного насыщения между однодольными и двудольными растениями могут быть обусловлены тем, что вода в процессе насыщения поступает в пулы, которые значительно различаются по своим возможностям запасаения: у однодольных растений — в паренхимную обкладку пучков (парциальные объемы 1–8%), а у двудольных — в губчатую паренхиму (парциальные объемы 10–25%). Различия между однодольными и двудольными растениями проявляются в том, что разные ткани являются зонами повышенного осмотического давления. Для однодольных растений это губчатая паренхима, для двудольных — весь пучок (включая паренхимные обкладки). Можно предположить, что у двудольных растений растворимые (т. е. осмотически активные) вещества локализируются преимущественно в проводящих пучках и их обкладках. Количество образовавшихся в хлоренхиме ассимилятов примерно равно количеству ассимилятов, загружаемому во флоэму пучков. У однодольных растений, возможно, происходит некоторая задержка оттока и накопление ассимилятов в губчатой паренхиме, что и проявляется в соответствующей корреляции.

#### Литература

- Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л. 1988. 208 с.  
 Гамалей Ю.В. Структура растений Заалтайской Гоби // Пустыни Заалтайской Гоби. Л. 1988. С. 44–107.  
 Зялатов А.А. Физиолого-термодинамический аспект транспорта воды по растению. М. 1984. 136 с.  
 Abrams M.D., Kubiske M.E., Mostoller S.A. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species // Ecology, 1994, v. 75, № 1. Pp. 123–133.  
 Ackerly D.D., Reich P.B. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts // Am. J. Bot., 1999, vol. 86, № 9. Pp. 1272–1281.  
 Garnier E., Laurent G. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species // New Phytol., 1994. Vol. 128. № 4. P. 725–736.  
 Garnier E., Salager J.-L., Laurent G., Sonie L. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression // New Phytol., 1999, vol. 143, № 1. Pp. 119–129.  
 Gratani L., Bombelli A. Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus* // Env. Exp. Bot., 2000, vol. 43, № 1. Pp. 141–153.  
 Körner C., Neymayer M., Menendez-Riedl S.P., Smeets-Scheel A. Functional morphology of Mountain Plants // Flora, 1989, Bd. 182, H. 5/6. Pp. 353–383.  
 Pyankov V.I., Kondratchuk A.V., Shipley B. Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan // New Phytol., vol. 143, № 1. Pp. 131–142.  
 Smith W.K., McClean T.M. Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange // Am. J. Bot. 1989, vol. 76, № 3. Pp. 465–469.  
 Smith W.K., Bell D.T., Sheperd K.A. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five Western Australian communities // Am. J. Bot. 1998, vol. 85, № 1. Pp. 56–63.

#### СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА У ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ В ХОДЕ КРУГЛОДИЧНОГО ЦИКЛА

Шерстнёва О.А., Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Буболо Л.С.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН.

Вечнозеленые зимневегетирующие растения, произрастающие в высоких широтах испытывают в ходе вегетации действие низкой температуры в сочетании с высокой освещённостью, подвергаясь уг-

розе фотоингибирования. Эта опасность возрастает вследствие того, что из-за низких температур среды не вся световая энергия, поглощённая листом, используется в процессе фотосинтеза при ассимиляции  $\text{CO}_2$  (Öquist G. et al., 2003).

Одним из основных защитных механизмов фотосинтетического аппарата на уровне пигментных систем является функционирование виолаксантинового цикла, в ходе которого на свету накапливается ксантофилл – зеаксантин. Однако некоторые растения в определённых условиях способны к последующему неферментативному окислению зеаксантина до вторичных красных каротиноидов – родоксантина и эшольциоксантина.

Предполагается различная функциональная значимость накопления вторичных каротиноидов. Так, родоксантин может играть более важную защитную роль от фотоокисления, чем виолаксантиновый цикл, который не способен работать при низкой температуре (Han Q., et al., 2003, Normaetxe K., 2004, 2005). Кроме того, считается, что вторичные каротиноиды могут выполнять роль светового фильтра (Normaetxe K. et al. 2005). Предполагается также роль этих систем в стабилизации тилакоидных мембран и в предотвращении липидного перекисления, которое могло бы вызываться синглетным кислородом (Burton G.W., et al., 1984, Miller N. I. et al., 1996).

Целью настоящей работы является комплексное исследование фотосинтетического аппарата ассимилирующих органов у вечнозелёных растений в ходе круглогодичной вегетации. Оно включает изучение ультраструктуры хлоропластов, потенциального фотосинтеза, который позволяет судить об интенсивности работы ферментов цикла Кальвина в различные сезоны, состава и соотношения пигментных систем, включая работу виолаксантинового цикла и синтез вторичных каротиноидов – родоксантина и эшольциоксантина. Таким образом, данное исследование позволяет описать сезонную динамику функционирования фотосинтетического аппарата вечнозелёных зимневегетирующих древесных растений и подойти к пониманию роли каротиноидов в формировании защитных механизмов, лежащих в основе зимостойкости этих растений.

Объектами исследования были три вида интродуцентов – вечнозелёных растений, естественно произрастающих в парке Ботанического института С-Петербурга: *Pachysandra terminalis* и *Buxus sempervirens* (сем. *Buxaceae*) и *Thuja occidentalis* f. “*Reingold*” (сем. *Cupressaceae*).

Содержание хлорофиллов *a* и *b* и сумму каротиноидов определяли спектрофотометрически (Lichtenthaler H.K. et al., 1983, Маслова Т.Г. и др., 1986). Разделение каротиноидов осуществляли с помощью тонкослойной хроматографии (Корнюшенко Г.А. и др., 1969). Распределение пигментов по главным фотосинтетическим пулам – светособирающему комплексу (ССК) и суммарному комплексу (ФС- I + II) рассчитывали по работе (Maslova T.G. et al., 1993). Используемые растения различались способностью образовывать вторичные каротиноиды. Так, *Thuja occidentalis* f. “*Reingold*” накапливала родоксантин в течение всего сезона в значительных количествах, а в марте месяце до 20% от суммы каротиноидов.

Род *Buxus* – единственный известный на настоящее время представитель высших растений, в листьях которого синтезируется вторичный каротиноид – эшольциоксантин. В качестве структурного предшественника эшольциоксантина рассматривается зеаксантин – один из участников виолаксантинового цикла.

Накопление вторичных каротиноидов в листьях *Buxus sempervirens* происходило, подобно родоксантину в хвое голосеменных растений в весенний период (с марта по май) в условиях сочетания высокой инсоляции и низкой температуры воздуха, тормозящих ферментативные реакции (Han Q., et al., 2003). В листьях был идентифицирован эшольциоксантин, суммарное содержание которого достигало максимального значения в конце марта-апреля – 20% от суммы каротиноидов. Накопление вторичных каротиноидов сопровождалось некоторым снижением суммарного содержания хлорофилла и увеличением количества индивидуальных каротиноидов, особенно пула пигментов виолаксантинового цикла.

Функционирование виолаксантинового цикла зимой было относительно низким. Особого внимания заслуживает факт, что в листьях *B. sempervirens* при любых световых воздействиях, также как и у *Thuja occidentalis* f. “*Reingold*”, содержащих другой вторичный каротиноид – родоксантин, всегда присутствовало некоторое количество зеаксантина, не вступающего в светозависимые превращения пигментов виолаксантинового цикла. Таким образом подтвердилось наше предположение, что у растений способных синтезировать вторичные каротиноиды, «исходная» фракция зеаксантина гетерогенна.

Что касается содержания пластидных пигментов, то у всех объектов в течение зимне-весеннего периода прослеживалась тенденция к снижению суммарного содержания хлорофиллов и в меньшей степени – каротиноидов. На этом фоне в марте-апреле несколько возрастало количество ксантофиллов – участников виолаксантинового цикла, что привело к увеличению молярной доли ксантофиллов на 100 молей Хл в составе светособирающего комплекса ССК: с 40 до 70%, а у *Thuja occidentalis* f. “*Reingold*” – до 140%. Как было показано ранее в наших работах, столь высокое содержание ксантофил-

лов в ССК характерно для высокогорных растений, подвергающихся воздействию избыточной инсоляции, и рассматривается как защитный механизм (Maslova et al., 1993).

Параллельно с определениями пигментного состава на той же биологической пробе листьев проводилось измерение потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ) при температуре, соответствующей температуре среды обитания. В целом вегетационный ход величин ПИФ характеризовался достаточной стабильностью. Летние максимальные значения были очень близки у всех объектов (40–49 мг.СО<sub>2</sub>/г сух. час). Однако с конца ноября ПИФ существенно снижалась, а к концу апреля фотосинтетическая активность начинала восстанавливаться.

Максимальная величина ПИФ в течение вегетационного периода – показатель, характеризующий потенциальные (структурные и функциональные) возможности фотосинтетического аппарата ассимиляционных органов растения, свойственных тому или иному виду и генетически обусловленных (Заленский О.В., 1977).

Одновременно с определением показателей пигментного аппарата и ПИФ проведено сравнительное исследование сезонной динамики ультраструктурной организации пластидома у всех объектов. Для электронной микроскопии фиксировались листья 1–2-ого годов жизни, исследовался субэпидермальный и нижележащий слои мезофилла абаксильной стороны листа.

В летний период клетки мезофилла у исследованных видов имели строение, характерное для зрелой ткани. У *P.terminalis* выявляются крупные округлые (60–70% относительного объёма стромы занимают крахмальные зёрна), у *B.sempervirens* средние по размерам линзовидной формы хлоропласты, которые размещаются вдоль клеточных стенок на некотором расстоянии друг от друга. На срезе клетки насчитывается в среднем 14–16 хлоропластов у *P.terminalis* и 12–18 у *B.sempervirens*. Пластидом в августе достигает максимального объёма (для летнего периода). Строма электронноплотная, в ней обнаруживаются осмиофильные, различные по размерам и количеству (от 6 до 21 на срезе) пластоглобулы, беспорядочно расположенные по всей строме. Граны в основном состоят из 6–10 тилакоидов.

В конце осени происходят значительные перестройки структуры клеток мезофилла. Существенно увеличивается объём цитоплазмы. Хлоропласты меняют ориентацию, нередко группируются около ядра, отходя от клеточных стенок. Число их сокращается почти в 1,5 раза по сравнению с августом, на срезе выявляются хлоропласты с обособленными несколькими тилакоидными системами, объединёнными под одной оболочкой. Значительно уменьшается объём крахмальных зёрен. Объём пластоглобул увеличивается.

В марте часть хлоропластов по-прежнему собрана в группы, отдельные пластиды лежат вдоль клеточных стенок. Встречаются пластиды с деструктивными изменениями, тилакоидная система которых представлена в виде пузырьков и обрывков мембран, частично фрагментирована наружная оболочка. В большинстве хлоропластов крахмальные зёрна отсутствуют. Пластоглобулы сливаются в очень крупные немногочисленные капли, возрастает их парциальный объём. Возможно, крупные светло-серые с волнистыми краями образования у *B.sempervirens* содержат наряду с липидами и белками вторичные каротиноиды (эшольдиоксантин и его производные), подобно родоксантину у голосеменных (Han Q., et al., 2003).

По строению тилакоидной системы хлоропласты можно отнести к “теневому” типу: парные и мелкотилакоидные граны почти не встречаются, количество крупнотилакоидных гран увеличивается. При такой организации тилакоидной системы в ноябре и марте обнаруживается резкое падение интенсивности фотосинтеза. Видимо в результате многофакторного стресса существенно изменяется структура фотосинтетических мембран (Кислюк и др., 2007), что приводит к снижению ПИФ.

В апреле происходит изменение структуры клеток мезофилла. Пластиды вновь занимают пристенное положение в клетке. В строме отсутствуют крахмальные зёрна, размеры и количество пластоглобул уменьшаются, они выглядят однородными. Строение тилакоидной системы такое же как в августе. Это прямо коррелирует с увеличением потенциального фотосинтеза в этот период.

Итак, в сезонном аспекте показано, что у всех исследованных объектов максимальное содержание вторичных каротиноидов (до 20%) приходится на самый неактивный этап в вегетационном цикле, когда преобладает низкая температура воздуха, что коррелирует с очень низкой фотосинтетической активностью и соответствующими структурными изменениями хлоропластов.

Таким образом, для зимневегетирующих вечнозеленых растений характерно, что в зимний период происходят существенные преобразования тилакоидной системы хлоропластов, при этом практически отсутствует процесс ассимиляции СО<sub>2</sub>. Однако число и размеры пластид увеличиваются, а сумма хлорофиллов близка к летнему сезону. Теоретически можно предполагать, что зимой, когда процесс поглощения света пигментами продолжается, возникает опасность фотодеструкции пигментных комплексов и мембран хлоропластов. В действительности у изученных растений этого не происходит, так как эволюционно они обладают специфической системой защиты, основу которой составляют первичные каротиноиды – пигменты виолаксантинового цикла и вторичные – родоксантин и эшольдиоксантин.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49618-а)

Литература

- Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. 37-е Тимирязевское чтение. 1977. Л: Наука. С.3–56.
- Корнюшенко Г.А., Сапожников Д.И. Методика определения каротиноидов зелёного листа с помощью тонкослойной хроматографии. В кн.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Тр.ВИР. Л. 1969. С.181–192.
- Кислюк И.М., Буболо Л.С., Каменцева И.Е., Котлова Е.Р., Шерстнёва О.А. Тепловой шок увеличивает терморезистентность фотосинтетического транспорта электронов, количество мембран и липидов в хлоропластах листьев пшеницы// Физиология растений. 2007. Т.54.С.517–525.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов// Физиология растений. 1986. Т.33. С. 615–619.
- Burton G.W. a. Jngold K.U.  $\beta$ -Carotene: An Unusual Type of Lipid Antioxidant// Science. 1984. V.224. №3. P. 569–573.
- Han Q., Shinohara K., Kokubari Y., Mukal Y. Photoprotective role of rhodoxanthin during cold acclimation in *Cryptomeria japonica*// Plant, Cell and Environment. 2003. V. 26. P. 715–723.
- Hormaeche K.,Hernandez A., Becerril J.M., Carcia-Plazoola J.J. Role of Red Carotenoids in Photoprotection during Winter acclimation in *Buxus sempervirens* Leaves// Plant Biology. 2004.V.6. №3. P.325–332.
- Hormaeche K., Becerril J.M., Fleck I., Pinto M., Garcia-Plazaola I.I. Functional role of red (retro) – carotenoids as passive light fillers in the leaves of *Buxus sempervirens* L.: increased protection of photosynthetic tissues// Journal of Experimental Botany.2005. V.56. № 420. P. 2629–2636.
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determination of Total Carotenoids and Chlorophylls *a* and *b* of Leaf Extracts in Different Solvents // Biochem. Soc. Trans. 1983. V. 11. P. 591–592.
- Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the plant pigment systems// Photosynthetica. 1993. V.29. P. 195–203.
- Miller N.J., Sampson J., Candeias L., Bramly P.M., Rice-Evans C.A. Antioxidant activities of Carotenoids and Xanthophylls// FEBS Letters. 1996. V.384. P. 240–242
- Öquist, G., Huner, N.P.A. Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants. Annu. Rev.plant Biol. 2003. V.54. P.329–355.

## ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТЬ В НАКОПЛЕНИИ СВИНЦА ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ В ПРИРОДНЫХ И ТЕХНОГЕННЫХ УСЛОВИЯХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

Шихова Н. С.

Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Свинец относится к элементам главной п/группы IV группы (IVБ) периодической системы Д.И. Менделеева с порядковым номером 82 и атомным весом 207,2. Он является самым пластичным в природе металлом, а также самым мягким из типичных тяжелых металлов. Степень окисления Pb – +2 и +4. Значительно более устойчивы и многочисленны соединения со степенью окисленности +2. Свинец хорошо растворяется в азотной (особенно в разбавленной), уксусной кислотах, растворах щелочей. Все растворимые соединения Pb ядовиты (Вредные..., 1988; Глинка, 1986).

Технофильность Pb, т.е. степень использования элемента по отношению к его содержанию в литосфере – одна из самых высоких среди вовлеченных в технологические циклы химических элементов и составляет  $2 \cdot 10^9$  (Перельман, 1990). В связи с этим техногенный поток свинца значительно превышает его природные миграционные циклы. По данным В.В. Добровольского (1988) его годовая добыча (2400 тыс. т/г) значительно выше как выноса растворимых форм с речным стоком (37 тыс. т/г), так и годового захвата растительностью суши (430 тыс. т/г).

Это ставит свинец в ряд наиболее опасных для жизни человека элементов и обуславливает повышенный научный и практический интерес к его изучению.

Свинец присутствует в составе всех растительных организмов, но его функциональная роль и механизмы действия пока ещё недостаточно выяснены. Содержание Pb в растениях – величина весьма изменчивая и зависит как от систематического положения, так и условий местообитания, анализируемого органа, сезона отбора пробы и др. Среднее содержание Pb в растительности суши составляет для золы  $50 \cdot 10^{-4}\%$ , для сухой массы –  $2,5 \cdot 10^{-4}\%$ , для живой фитомассы –  $1,0 \cdot 10^{-4}\%$  (Добровольский, 1983). По данным Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. (1989) уровень содержания Pb в листьях 5–10 мг/кг сух. массы можно считать нормальным, 30–300 мг/кг – избыточным или токсичным.

В настоящей работе обсуждаются результаты исследований, проведенных в лесопарковой (ЛЗ) и жилой (СЗ) зонах г. Владивостока. В ходе исследований было заложено 145 пробных площадей (п.п.) в городских посадках и 33 п.п. в зеленой зоне города, на которых отобрано 1200 проб растений. Отбор проб выполнен в сжатые сроки в конце июля – первой половине августа. Пробы листьев (хвои) отбирались с 5–10 экземпляров каждого вида растений с четырех сторон кроны. У травянистых растений брали на анализ

надземную часть. Кроме того, на каждой пробной площади срезали укосный травостой с 10-ти учетных площадок площадью 1 м<sup>2</sup>, из которого после высушивания составлялась смешанная проба. Всего было опробовано на содержание свинца 130 видов растений, в том числе 54 вида деревьев, 47 кустарников, 6 лиан и 21 травянистое растение. Они представляют 41 семейство и 83 рода. В ЛЗ опробовано 96 видов, в СЗ – 82 вида, в т.ч. 50 распространенных повсеместно. Виды растений в зависимости от встречаемости в насаждениях представлены 1–105 пробами. Часть проб после отбора отмывалась в дистиллированной воде для оценки доли пылевой составляющей в балансе техногенного поступления элемента в растение. Анализ проб осуществлен атомно-абсорбционным методом в кислой вытяжке золы растений.

Исследования показали, что содержание свинца в ассимиляционных органах растений значительно выше кларка растений суши и варьирует в зависимости от вида и условий произрастания в широком диапазоне значений: от 0,40 (*Cimicifuga heracleifolia* Kom., ЛЗ) до 25,65 мг/кг сухого вещества (*Crataegus pinnatifida* Bunge, СЗ) по средним значениям. При рассмотрении всей совокупности проб абсолютный максимум возрастает до 96,73 мг/кг (*Pinus sylvestris* L., СЗ. п.п. 74В/129). Ранжированный по интенсивности накопления свинца ряд видов в ЛЗ начинается *Cimicifuga heracleifolia* с содержанием 0,40 мг/кг Pb и заканчивает *Rubus sachalinensis* Lévl. – 15,06 мг/кг. В СЗ эти показатели соответствуют 1,24 мг/кг в листьях *Acer tomentosum* Maxim. и 25,65 мг/кг у *Crataegus pinnatifida*.

Содержание Pb в сухой массе листьев (хвое) деревянистых растений городских посадок составляет по среднестатистическим данным 11, 50±0,57 мг/кг (коэффициент вариации по видам – 44%), лесопарковых фитоценозов – 6,39±0,39 мг/кг (54%).

В зависимости от уровня свинца в анализируемых органах и жизненных формах для растений городских условий выстраивается следующий возрастающий ряд: надземная часть травянистых видов < листья деревьев < листья кустарников < хвоя деревьев. В условиях фона он принимает следующий вид: хвоя деревьев < надземная часть трав ≤ листья деревьев < листья кустарников (табл. 1).

Содержание Pb у одноименных видов в городской среде, как правило, значительно выше (до 12,5 раз) по сравнению с произрастающими в фоновых условиях. При этом наибольшей интенсивностью в поглощении Pb (превышения в 2 раза и более относительно фона) характеризуются следующие из них: *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim. (3,99 мг/кг в ЛЗ – 7,96 мг/кг в СЗ), *Euonymus pauciflora* Maxim. (8,15–16,56 мг/кг соответственно), *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim. (8,32–17,77), *Crataegus maximowiczii* C.K.Schneid. (8,01–19,15), *Phellodendron amurense* Rupr. (4,27–9,90), *Tilia amurensis* Rupr. (4,29–10,92), *Fraxinus rhynchophylla* Hance (3,22–8,46), *Juglans mandshurica* Maxim. (3,21–8,67), *Populus tremula* L. (3,06–8,78), *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. (2,99–10,00), *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg. (4,12–13,41), *Alnus hirsuta* (Spach) Fisch. ex Rupr. (2,86–10,46), *Betula davurica* Pall. (3,62–13,61), *Fraxinus mandshurica* Rupr. (2,02–9,90), *Betula platyphylla* Sukacz. (2,35–12,54), *Abies holophylla* Maxim. (2,60–17,17), *Armeniaca mandshurica* (Maxim.) B.Skvortz. (0,81–10,13 мг/кг).

Как показал анализ полученных данных, значительная вариабельность в накоплении свинца ассимиляционными органами деревьев и кустарников характерна и для более высоких систематических рангов растений (табл.2).

Сравнение отмытых и не отмытых фракций листьев деревьев свидетельствует о высоком вкладе поверхностного загрязнения в общий баланс накопления свинца в растениях. Даже в условиях местного фона 24% общего содержания Pb может находиться на поверхности листьев в составе пыли. Наиболее интенсивно при этом накапливают Pb на поверхности листьев *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom. – 36% (п.п.12В), *Carpinus cordata* Blume – 31% (п.п.14В), *Tilia mandshurica* Rupr. – 26% (п.п.13В). В то же время доминант пригородных лесов *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. отличается умеренным содержанием свинца в составе пыли, осевшей на листьях, – от 2 до 14% на разных пробных площадях. В условиях же урбанизированной среды на поверхности листьев доминанта городских насаждений *Fraxinus mandshurica* Rupr. концентрируется в зависимости от условий местообитания от 4 до 70% общего содержания Pb в фитомассе листьев, составляя, в среднем, для 44 п.п. 26%.

В группу интенсивного накопления свинца (13,61–25,67 мг/кг сухого вещества листьев или хвои) среди деревьев и кустарников, образующих городские насаждения Владивостока, вошли все хвойные (*Larix* sp., *Abies holophylla* Maxim., *Pinus sylvestris* L. и *P. koraiensis* Siebold et Zucc.) и гортензиевые виды (*Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Deutzia amurensis* (Regel) Airy Shaw), многие бересклетовые (*Euonymus maackii* Rupr., *E. pauciflora* Maxim.), большинство представителей березовых (*Betula davurica* Pall. и *B. costata* Trautv., *Corylus heterophylla* Fisch. et Trautv.) и розовых (*Padus avium* Mill. и *P. maackii* (Rupr.) Kom., *Crataegus maximowiczii* C.K.Schneid. и *C. pinnatifida* Bunge, *Cerasus sargentii* (Rehd.) Pojark., *Microcerasus tomentosa* (Trunb.) Erem. et Jushev), а также два широко распространенные в посадках кустарника из семейства жимолостевых – *Lonicera maackii* (Rupr.) Herd. и *Weigela praecox* (Lemoine) Bailey.

Таблица 1

Содержание свинца (мг/кг сухого вещества) в растениях городской и лесопарковой зон г. Владивостока

| Анализируемые биоморфы и органы растений | Место отбора проб | Статистические параметры |          |           |              |            |            |              |
|------------------------------------------|-------------------|--------------------------|----------|-----------|--------------|------------|------------|--------------|
|                                          |                   | <i>n</i>                 | <i>M</i> | $\pm m_M$ | $\pm \delta$ | <i>min</i> | <i>max</i> | <i>V</i> , % |
| Листья, хвоя деревьев                    | Город             | 46                       | 10,80    | 0,63      | 4,27         | 1,24       | 21,74      | 40           |
|                                          | Лесопарк          | 36                       | 4,12     | 0,31      | 1,87         | 0,81       | 10,70      | 45           |
| Листья деревьев                          | Город             | 41                       | 10,31    | 0,64      | 4,08         | 1,24       | 21,74      | 40           |
|                                          | Лесопарк          | 33                       | 4,24     | 0,33      | 1,89         | 0,81       | 10,70      | 44           |
| Хвоя деревьев                            | Город             | 5                        | 14,78    | 1,80      | 4,01         | 8,15       | 18,28      | 27           |
|                                          | Лесопарк          | 3                        | 2,73     | 0,55      | 0,96         | 1,84       | 3,75       | 35           |
| Листья кустарников                       | Город             | 31                       | 12,53    | 1,05      | 5,85         | 5,10       | 25,67      | 47           |
|                                          | Лесопарк          | 37                       | 8,43     | 0,54      | 3,29         | 1,26       | 15,06      | 39           |
| Надземная часть трав                     | Город             | 5                        | 9,06     | 1,60      | 3,57         | 3,95       | 13,41      | 39           |
|                                          | Лесопарк          | 17                       | 4,10     | 0,74      | 0,74         | 0,40       | 10,91      | 18           |
| Укосный травостой                        | Город             | 93                       | 9,83     | 0,44      | 4,26         | 3,99       | 24,72      | 43           |
|                                          | Лесопарк          | 19                       | 6,46     | 0,67      | 0,67         | 3,03       | 13,85      | 10           |

Таблица 2

Накопление свинца растениями разных семейств

| № п/п | Семейство растений                     | ЛЗ         |                   | СЗ         |                    |
|-------|----------------------------------------|------------|-------------------|------------|--------------------|
|       |                                        | <i>n</i> * | <i>Pb</i> , мг/кг | <i>n</i> * | <i>Pb</i> , мг/кг  |
| 1     | <i>Aceraceae</i> Juss.                 | 4          | 4,52              | 5          | 7,18               |
| 2     | <i>Actinidiaceae</i> Hutch.            | 3          | 8,95              | —          | —                  |
| 3     | <i>Araliaceae</i> Juss.                | 4          | 6,54              | 3          | 7,52               |
| 4     | <i>Berberidaceae</i> Juss.             | 1          | 4,80              | —          | —                  |
| 5     | <i>Betulaceae</i> S.F. Gray            | 7          | 5,04              | 7          | 13,28              |
| 6     | <i>Bignoniaceae</i> Rers.              | —          | —                 | 1          | 8,03               |
| 7     | <i>Caprifoliaceae</i> Juss.            | 8          | 8,78              | 5          | 12,91              |
| 8     | <i>Celastraceae</i> Lindl.             | 5          | 8,69              | 4          | 12,76              |
| 9     | <i>Cornaceae</i> Dumort.               | 1          | 2,36              | 1          | 11,71              |
| 10    | <i>Euphorbiaceae</i> Juss.             | 1          | 7,90              | —          | —                  |
| 11    | <i>Fabaceae</i> Lindl. s. l.           | 2          | 4,65              | 4          | 7,55               |
| 12    | <i>Fagaceae</i> Dumort.                | 1          | 5,31              | 1          | 8,98               |
| 13    | <i>Grossulariaceae</i> Rers.           | 2          | 10,78             | —          | —                  |
| 14    | <i>Hippocastanaceae</i> Torr. et Gray. | —          | —                 | 1          | 11,34              |
| 15    | <i>Hydrangeaceae</i> Dumort.           | 3          | 7,20              | 2          | 18,85              |
| 16    | <i>Moraceae</i> Lindl.                 | —          | —                 | 1          | 11,66              |
| 17    | <i>Juglandaceae</i> A. Rich.           | 1          | 3,21              | 1          | 8,67               |
| 18    | <i>Oleaceae</i> Hoffm. et Link         | 4          | 3,90              | 9          | 9,21               |
| 19    | <i>Pinaceae</i> Lindl.                 | 3          | 2,73              | 5          | 14,78              |
| 20    | <i>Rhamnaceae</i> Juss.                | 1          | 13,23             | —          | —                  |
| 21    | <i>Rhododendronoideae</i> Drude        | 1          | 5,92              | —          | —                  |
| 22    | <i>Rosaceae</i> Juss.                  | 13         | 6,93              | 16         | 13,88              |
| 23    | <i>Rutaceae</i> Juss.                  | 1          | 4,27              | 1          | 9,90               |
| 24    | <i>Salicaceae</i> Mirb.                | 4          | 5,58              | 6          | 8,84               |
| 25    | <i>Shisandraceae</i> Blume             | 1          | 8,85              | —          | —                  |
| 26    | <i>Tiliaceae</i> Juss.                 | 3          | 4,70              | 2          | 10,76              |
| 27    | <i>Ulmaceae</i> Mirb.                  | 3          | 3,09              | 2          | 13,33              |
| 28    | <i>Vitaceae</i> Juss.                  | 1          | 12,36             | —          | —                  |
|       | $M \pm m_M$                            |            | 6,411 $\pm$ 0,585 |            | 11,057 $\pm$ 0,666 |
|       | $\pm \delta$                           |            | 2,927             |            | 2,980              |
|       | <i>V</i> , %                           |            | 46                |            | 27                 |

*n*\* - количество видов в выборке

В фоновых условиях произрастания наиболее высокие уровни содержания свинца в ассимиляционных органах (9,07–15,06 мг/кг) отмечены у следующих представителей деревянистых растений юга Дальнего Востока: также, как и в урбозекосистемах, у многих представителей семейства жимолостевых (*Lonicera maackii* (Rupr.) Herd., *Lonicera caerulea* L., *Abelia coreana* Nakai), бересклетовых (*Euonymus sacrosancta* Koidz., *Euonymus macroptera* Rupr., *Euonymus maximovicziana* Prokh.), розовых (*Physocarpus amurensis* (Maxim.) Maxim., *Rubus crataegifolius* Bunge и *R. sachalinensis* Lévl., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Padus avium*). Кроме того к этой группе относятся *Ribes mandshuricum* (Maxim.) Kom., *Rhamnus davurica* Pall., два вида лещины (*Corylus mandshurica* Maxim., *Corylus heterophylla*) и свободнаягодника (*Eleutherococcus sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.), *E. senticosus* (Rupr. et Maxim.)), а также три типичные для хвойно-широколиственных лесов Приморья лианы – *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim., *Vitis amurensis* Rupr..

Полученные результаты подтвердили, в целом, избирательное накопление свинца растениями как в условиях местного фона, так и при повышенных антропогенно-техногенных нагрузках урбоэкосистем и позволили установить группы растений-концентраторов свинца.

Литература

- Вредные химические вещества. Неорганические соединения элементов I-IV групп: Справ. изд., Л., 1988. 512 с.  
Глинка Н.Л. Общая химия. Л., 1986. 704 с.  
Добровольский В.В. География микроэлементов: Глобальное рассеяние. М., 1983. 272 с.  
Добровольский В.В. Химия Земли. М., 1988. 176 с.  
Кабата – Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях: Пер. с англ. – М., 1989. 439 с.  
Перельман А.И. Атомы-спутники. М., 1990. 176 с.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ И ЛИШАЙНИКОВ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ АРКТИКИ И СУБАРКТИКИ

Шмакова Н.Ю.,<sup>1</sup> Марковская Е.Ф.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Кировск, Мурманская обл., Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина  
Кольского НЦ РАН

<sup>2</sup>Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Растительный мир высоких широт представляет большой интерес как модель для разработки общих закономерностей формирования адаптивных процессов, путей формирования флор и сообществ. Для приспособления к экстремальным условиям у организмов имеется два способа – противостоять им или подчиниться (Чернов, 1975). Изменение состава и структуры растительных сообществ в пределах тундровой зоны и полярных пустынях демонстрируют снижение всех показателей и тем самым косвенно указывают на преобладание процессов подчинения неблагоприятным условиям среды, а не их преодоления (Матвеева, 1984). В приспособлении к условиям Арктики главное – осуществить жизненный цикл в короткое время при низкой температуре. Это проявляется в изменениях структуры и метаболизма, прежде всего таких важнейших структур, как фотосинтетический аппарат. Исследование комплекса пластидных пигментов растений и лишайников имеет существенное значение для понимания путей адаптации к крайним условиям существования, позволяет понять жизненную стратегию видов на уровне ассимиляционного аппарата.

Цель исследования – выявить особенности изменений содержания пигментов пластид в ассимилирующих органах одноименных видов в экстремальных условиях существования. Исследования проведены в арктической тундре в районе пос. Баренцбург на архипелаге Шпицберген (78° с.ш., 14° в.д.) и в субарктических тундрах Хибин (67° с.ш., 33° в.д.). Пробы листьев, достигших зрелости, отбирали в фазе цветения. Содержание хлорофиллов и суммы каротиноидов в спиртовой вытяжке определяли спектрофотометрически (СФ-26) (Сапожников и др., 1978; Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Содержание хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по Lichtenthaler, 1987; Maslova, Popova, 1993).

По результатам двух экспедиций на архипелаг Шпицберген изучены особенности пигментного аппарата 37 видов высших сосудистых растений, 14 видов мохообразных, 6 видов лишайников, слагающих растительный покров вдоль залива Грен-фьорд в районе поселка Баренцбург. При отборе объектов стремились охватить основные эдификаторы и доминанты из разных сообществ с учетом их различных жизненных форм и таксономического положения. Среди сосудистых растений исследовано 5 видов кустарничков (три вечнозеленых и два листопадных), 30 видов поликарпических трав, по одному виду хвощей и плаунов. Они представляют 18 различных семейств и составляют в целом 22% всей известной флоры сосудистых на Шпицбергене. Наиболее представительны по количеству исследованных видов такие семейства как, злаковые (*Poaceae*), крестоцветные (*Brassicaceae*), камнеломковые (*Saxifragaceae*).

Из исследованного количества видов арктических тундр общими с Хибинами оказались: 11 видов высших сосудистых, 6 видов мхов и 4 вида лишайников. Среди сосудистых растений – преимущественно арктические, метаарктические и арктоальпийские виды. Содержание хлорофиллов в расчете на сухой вес (табл.) колеблется у растений и лишайников в Субарктике от 0,14 до 10,5 мг/г, в Арктике от 0,18 до 6,46 мг/г, при этом в среднем содержание зеленых пигментов у общих видов в Хибинах – около 3 мг/г, а на Шпицбергене около – 2 мг/г. Величина содержания желтых пигментов менее вариабельна: от 0,07 до 1,57 в более суровых условиях и до 2,7 мг/г сухой массы в Хибинах. Соотношение зеленых пигментов к желтым – не менее важный показатель и, как правило, у арктических популяций он ниже. Хлорофилл составляет в среднем около 80% от общего количества пигментов пластид. У большинства сравниваемых видов его содержание в комплексе пигментов на Шпицбергене ниже, чем в Хибинах. Для каротиноидов картина обратная. Особо следует отметить три вида – *Salix polaris*, *Tussilago farfara*, *Poa alpina*, для которых



выявлено увеличение доли хлорофиллов по отношению к каротиноидам на Шпицбергене. Часть хлорофиллов, которая включена в ССК варьирует меньше, чем общее содержание хлорофиллов. Большинство арктических растений содержит в ССК больше хлорофиллов, чем растения умеренной зоны (Попова и др., 1984). Расчет ССК исследованных растений и лишайников Шпицбергена показал, что его значение колеблется в широком диапазоне от 40 до 88%, причем он практически одинаков у разных таксономических групп. Это дает основание предполагать, что пути адаптации фотосинтетического аппарата могут быть различными даже в таких экстремальных условиях, где растения практически не испытывают затенения. Хлорофилл ССК участвует в адаптивных перестройках, поскольку хлорофилл светособирающего комплекса осуществляет основное поглощение света.

Содержание пигментов пластид у одноименных видов растений и лишайниковна архипелаге Шпицберген и в Хиби́нах

| Вид                                                        | Содержание хлорофиллов, мг/г сух. в. |      | Содержание хлорофиллов в ССК, % |      | Содержание каротиноидов, мг/г сух. в. |      | Хлорофилл/ каротиноиды |      |
|------------------------------------------------------------|--------------------------------------|------|---------------------------------|------|---------------------------------------|------|------------------------|------|
|                                                            | Шп.                                  | Хиб. | Шп.                             | Хиб. | Шп.                                   | Хиб. | Шп.                    | Хиб. |
| <b>Сосудистые, в том числе:</b>                            |                                      |      |                                 |      |                                       |      |                        |      |
| <b>Кустарнички</b>                                         |                                      |      |                                 |      |                                       |      |                        |      |
| <i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup                     | 1,12                                 | 2,61 | 81                              | 56   | 0,43                                  | 0,50 | 2,6                    | 5,2  |
| <i>Harrimanella hypnoides</i> (L.) Cov.                    | 1,65                                 | 3,29 | 73                              | 56   | 0,89                                  | 0,91 | 1,9                    | 3,6  |
| <i>Dryas octopetala</i> L.                                 | 3,40                                 | 4,64 | 44                              | 53   | 1,03                                  | 0,91 | 3,3                    | 5,1  |
| <i>Salix polaris</i> Walenb. L.                            | 3,47                                 | 5,10 | 45                              | 54   | 0,82                                  | 2,10 | 4,2                    | 2,4  |
| <b>Поликарпические травы</b>                               |                                      |      |                                 |      |                                       |      |                        |      |
| <i>Polygonum viviparum</i> L.                              | 5,40                                 | 8,05 | 59                              | 54   | 1,02                                  | 1,61 | 5,3                    | 5,0  |
| <i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill                             | 6,46                                 | 5,44 | 62                              | 45   | 1,40                                  | 1,13 | 4,6                    | 4,8  |
| <i>Tussilago farfara</i> L.                                | 4,50                                 | 10,5 | 67                              | -    | 0,86                                  | 2,70 | 5,2                    | 3,9  |
| <i>Poa alpina</i> L. var. <i>vivipara</i>                  | 6,16                                 | 4,3  | 38                              | 53   | 1,57                                  | 1,44 | 3,9                    | 3,0  |
| <i>Silene acaulis</i> L.                                   | 2,59                                 | 3,3  | 45                              | 48   | 0,65                                  | 0,86 | 4,0                    | 3,8  |
| <i>Saxifraga oppositifolia</i> L.                          | 2,13                                 | 2,8  | 67                              | 46   | 0,45                                  | 0,58 | 4,7                    | 4,8  |
| <b>Плауны</b>                                              |                                      |      |                                 |      |                                       |      |                        |      |
| <i>Huperzia selago</i> (L.) Schrank et Mart.               | 1,45                                 | 1,66 | 90                              | 70   | 1,20                                  | 0,62 | 1,2                    | 2,6  |
| <b>Мохообразные</b>                                        |                                      |      |                                 |      |                                       |      |                        |      |
| <i>Pohlia wahlenbergii</i> (Web. Et Mohr) Jenn.            | 5,50                                 | 3,5  | 53                              | 61   | 1,42                                  | 0,77 | 3,9                    | 4,5  |
| <i>Bryum weigeli</i> Spreng.                               | 0,93                                 | 3,7  | 84                              | 62   | 0,30                                  | 0,79 | 3,1                    | 4,7  |
| <i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.                         | 2,05                                 | 1,2  | 53                              | 63   | 0,52                                  | 0,31 | 3,9                    | 3,9  |
| <i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G. L. Sm.           | 1,94                                 | 2,8  | 51                              | 67   | 0,50                                  | 0,38 | 3,9                    | 7,4  |
| <i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske                    | 0,49                                 | 1,7  | 54                              | 56   | 0,20                                  | 0,28 | 2,4                    | 6,1  |
| <i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B. S. G.               | 0,16                                 | 1,0  | 50                              | 58   | 0,09                                  | 0,30 | 1,8                    | 3,3  |
| <b>Лишайники</b>                                           |                                      |      |                                 |      |                                       |      |                        |      |
| <i>Cetrariella delisei</i> (Bory ex Schaer.) Karnef.&Thell | 0,37                                 | 0,65 | 88                              | 86   | 0,23                                  | 0,25 | 1,6                    | 2,6  |
| <i>Alectoria nigricans</i> (Ach.) Nyl.                     | 0,24                                 | 0,66 | 35                              | 48   | 0,08                                  | 0,16 | 3,0                    | 4,1  |
| <i>Cladonia mitis</i> (Sandst.) Hustich                    | 0,21                                 | 0,42 | 36                              | 43   | 0,07                                  | 0,14 | 3,0                    | 3,0  |
| <i>Flavocetraria nivalis</i> (L.) Karnef.&Thell            | 0,18                                 | 0,14 | 17                              | 35   | 0,12                                  | 0,07 | 1,5                    | 2,0  |

По характеру изменений количественных показателей фотосинтетического аппарата общие виды этих регионов можно подразделить на группы. В первую группу вошли виды, у которых в условиях Шпицбергина по сравнению с Хиби́нами содержание, как хлорофиллов, так и каротиноидов увеличивается (*Oxyria digyna*, *Poa alpina*, *Pohlia wahlenbergii*, *Polytrichum piliferum*, *Flavocetraria nivalis*). Однако только у *Oxyria digyna* содержание хлорофиллов в ССК при этом увеличивается, а у других видов – уменьшается.

Во вторую группу входит большинство видов, у которых содержание хлорофиллов и каротиноидов в условиях Шпицбергена уменьшается (*Empetrum hermaphroditum*, *Harrimanella hypnoides*, *Salix polaris*, *Polygonum viviparum*, *Tussilago farfara*, *Silene acaulis*, *Saxifraga oppositifolia*, *Bryum weigeli*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Cetrariella delisei*, *Alectoria nigricans*, *Cladonia mitis*), а доля хлорофиллов в ССК может увеличиваться (*Empetrum hermaphroditum*, *Harrimanella hypnoides*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga oppositifolia*, *Bryum weigeli*, *Cetrariella delisei*) или уменьшаться (не изменяться) – *Salix polaris*, *Tussilago farfara*, *Silene acaulis*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Alectoria nigricans*, *Cladonia mitis*.

В третью группу вошли виды, у которых содержание хлорофиллов уменьшается, а каротиноидов увеличивается (*Dryas octopetala*, *Huperzia selago*, *Polytrichastrum alpinum*) и опять выделяется две стратегии: увеличение размеров ССК (*Huperzia selago*) или уменьшение (*Dryas octopetala*, *Polytrichastrum alpinum*).

Большой интерес представляют виды, у которых содержание пигментов по сравнению с условиями Субарктики (1 группа), увеличивается. Прежде всего, это виды положительно и активно реагирующие на усиление экстремальности условий. Увеличение объема ССК при этом может быть рассматриваться как дополнительный резерв защиты.

Один из представителей – кисличник двупестичный (*Oxuria digyna*). Для других видов этой группы повышение содержания пигментов при некотором понижении ССК свидетельствует о высоком уровне адаптации, комфортности.

Общее снижение содержания пигментов пластид в Арктике (2 группа видов) можно рассматривать, прежде всего, как понижение продуктивности, как стратегическую адаптацию на уменьшение размеров. Более низкое содержание хлорофиллов может быть связано с торможением его синтеза низкими температурами и недостатком азота в почвах. Вероятно, такое количество этим видам достаточно для обеспечения фотосинтеза, имеющего довольно низкую интенсивность, но обеспечивающего прохождение жизненного цикла. Однако, увеличение доли хлорофиллов в ССК в одной из подгрупп может быть связано с избеганием прямого света и косвенно свидетельствовать о дискомфорте, а – понижение или отсутствие изменений в ССК – свидетельствовать о более высоком уровне адаптированности видов второй подгруппы к условиям Шпицбергена.

Третья группа видов привлекает особое внимание. Для этих растений характерно увеличение содержания каротиноидов, которые в условиях низкой температуры и высокой инсоляции выполняют протекторную функцию и, по-видимому, светозащита зеленых пигментов для этих видов очень важна, и это самостоятельная стратегия адаптации. Каротиноиды, являющиеся соединениями липидного характера с ненасыщенными двойными связями, увеличивают гибкость хлоропластных мембран, что особенно важно в условиях пониженных температур. Увеличение размера ССК (*Hyperzia selago*), свидетельствует о привлечении еще одного резерва защиты от избытка света. Такие виды как, *Dryas octopetala*, *Polytrichastrum alpinum*, справляются с напряжением свето-температурных условий при уменьшении ССК и могут рассматриваться как более комфортно адаптированные.

Проведенный анализ показал, что, по-видимому, в условиях Арктики сохраняются две основные стратегии приспособления растений: адаптация, которая минимизирует потребности организма к факторам среды и акклимация, которая сохраняет потенциальную продуктивность, и степень ее реализации определяется условиями среды.

#### Литература

- Матвеева Н.В. Адаптивные особенности растений и структура сообществ Крайнего Севера // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера: Тез. докл. Всесоюзн. совещ. Таллинн, 1984. С. 101–107.
- Попова О.Ф., Попова И.А., Матвеева Н.В., Маслова Т.Г. Пигментные комплексы в арктических и бореальных популяциях широко распространенных видов растений // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера: Тез. докл. Всесоюзн. Совещ. Таллинн, 1984. С. 145–150.
- Сапожников Д.И., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Ботан. журн. 1978. Т. 63. N 11. С. 1586–1592.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
- Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaves extracts in different solvents // Biochem. Soc. Trans. 1983. Vol. 11. N 5. P. 591–592.
- Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. N 2. P. 195–203.

## СО<sub>2</sub>-ГАЗООБМЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЕЛЕННЫХ МХОВ В ХИБИНАХ

Шпак О.В., Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М.

Кировск, Мурманская обл., Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина,  
Кольский научный центр РАН

Мхи играют значительную роль в растительном покрове Арктики и Субарктики, являясь доминантами и содоминантами во многих сообществах лесотундры и тундры. В Мурманской области на долю бриофитов приходится треть видового состава флоры всех высших растений (Белкина, Лихачев, 2001). Вклад мохового покрова в продуктивность тундровых и лесных сообществ недостаточно оценен, поэтому возникает необходимость получения более точных данных для северных экосистем, наиболее чувствительных к глобальным климатическим изменениям. Цель исследования – выявить особенности фотосинтетической деятельности мхов и оценить их продуктивность в лесных и тундровых сообществах Хибин.

Для исследования были выбраны 10 видов зеленых мхов, наиболее распространенных во флоре Хибин – *Polytrichum commune* Hedw., *P. piliferum* Hedw., *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G.L.Sm., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schim p.in B.S.G., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum majus* Sm., *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Pohlia wahlenbergii* (Web. et Mohr) Andrews in Grout., *Bryum weigelii* Spreng, *Racomitrium microcarpon* (Hedw.) Loeske. Латинские названия видов даны по: М.С. Игнатов, О.М. Афонина (1992).

Пробы мхов (надземная часть) отбирали еженедельно в течение вегетационных сезонов 2005–2007 гг, как правило в 10–11 часов утра (для суточных опытов – каждые 1,5–2 часа в течение суток) в разных местообитаниях (лесном поясе, березовом криволесье и горной тундре). Интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена (НИФ) ассимилирующей части мхов определяли с помощью инфракрасного газоанализатора ГИАМ-15-М вблизи лаборатории при естественных условиях. Температура воздуха в листовой камере ненамного отличалась от таковой в лесном поясе, на 1–3 градуса превышала температуру в горной тундре только в околополуденные часы, когда освещенность в ясный день резко увеличивалась.

Анализ многолетней сезонной динамики величин НИФ позволяет разделить виды (по средним и максимальным значениям) на группы, которые соответствуют либо их принадлежности к таксономической единице, либо условиям местообитания. Так, в лесном поясе самым высоким уровнем НИФ выделяется *Pohlia wahlenbergii*, гигрофит, который почти в течение всего сезона вегетации находится в проточной воде прируслового ручья в значительном затенении. В эту же группу (величина НИФ составляет 5–7 мг  $\text{CO}_2$  на г сухой массы в час) входят *Bryum weigelii*, гидрофильный мох и виды сем. *Polytrichaceae*, эндогидрильные мхи с одревесневшим стеблем, хорошо удерживающие влагу. Во вторую группу (НИФ около 3,5 мг  $\text{CO}_2$  на г сухой массы в час) – виды сем. *Hylocomiaceae*, эктогидрильные мхи, легко теряющие влагу при недостатке ее в почве и воздухе, и два мезофита (*Dicranum majus* и *Sanionia uncinata*) образующие плотные дерновины. Низкий уровень НИФ (менее 2 мг  $\text{CO}_2$  на г сухой массы в час) обнаружен у ксерофитного мха *Racomitrium microcarpon*, обитающего на валунах, где вероятно, существует дефицит не только влаги, но и питательных веществ.

Мхи из горной тундры имеют меньшие величины НИФ, чем одноименные виды из лесного пояса: у *Polytrichum commune* и *Racomitrium microcarpon* – снижение на 10 %, у *Polytrichum piliferum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* – в среднем на 32 %.

Четко выраженной сезонной динамики  $\text{CO}_2$ -газообмена в течение летних месяцев – июля и августа, когда устанавливается относительно постоянный уровень температуры и солнечного освещения, у исследованных мхов не обнаружено. Однако, сразу после схода снега (конец мая, начало июня) и в конце сентября-октябре (заморозки на почве, низкая облачность) у большинства мхов фотосинтез несколько понижен. Выявлено соответствие сезонных величин НИФ с температурным режимом и количеством осадков в течение вегетационных сезонов. Так, максимальные значения НИФ приходится на более теплый и влажный год (2007), а самые низкие – на холодный и сухой (2006). На отсутствие или слабую динамику газообмена у мхов указывает R.E. Longton (1988), считая, что сезонные изменения связаны, главным образом, с колебаниями уровня факторов среды (свет, влага, температура). Это связано еще и с отсутствием фаз развития у гаметофита, который преобладает в жизненном цикле мхов.

Особенности ассимиляционной деятельности мхов наиболее выражены в характере суточной динамики. Ассимиляционная деятельность растений на Крайнем Севере протекает в условиях короткого полярного лета, которому присущи непрерывная инсоляция при незаходящем солнце и низкие температуры. Полярный день – важный фактор, удлиняющий время усвоения углекислоты. Однако большую часть лета преобладает облачная погода с малым притоком радиации.

В период полярного дня были получены кривые суточного хода для 4 видов мхов: в пасмурный день, для *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* – в лесном поясе и березовом криволесье; в ясный день, для этих же видов и *Polytrichum piliferum* – в лесном поясе и горной тундре.

В пасмурный день с кратковременными дождями температура воздуха не превышала 15°C даже во время дневного максимума освещенности (15–18 клк). Содержание воды в листьях эктогидрильных (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) и эндогидрильных (*Polytrichum commune*) мхов не было ниже 55%, а во время выпадения осадков увеличивалось до 83%. Суточный ход изменений величин НИФ в обоих поясах у всех видов имеет вид одновершинной кривой. В лесном поясе максимум НИФ отмечен с 13 до 16 часов, что связано с подъемом освещенности и температуры до наиболее благоприятного сочетания внешних факторов (15 клк и 15°C). Отрицательный газообмен наблюдали с 24 до 4 часов, переход к положительным величинам приходится на 5 часов. Световой компенсационный пункт составляет 400 лк, что соответствует характеристикам теневых листьев. В березовом криволесье у эктогидрильных мхов максимум НИФ отмечен в более ранние часы (около 12 часов) и, по сравнению с лесным поясом, ниже на 15–30%. Период отрицательного газообмена у видов этой группы более продолжителен, чем у *Polytrichum commune*. У эндогидрильного мха – различий в характере суточной динамики и величине максимума НИФ между поясами не выявлено. В этот день корреляция газообмена с факторами среды очень высока ( $r = 0,82$ ).

В ясный день температура воздуха изменялась от 10 до 23°C, а освещенность имеет явно выраженный максимум (40 клк) в 15–16 часов. В такой день, и в лесном поясе и горной тундре, у эндогидрильных мхов суточный ход CO<sub>2</sub>-газообмена имеет вид двухвершинной кривой, а у эктогидрильных – одновершинной. Оводненность листьев колебалась в более широком диапазоне, чем в пасмурный день. У эктогидрильных мхов после полуденного повышения температуры и освещенности оводненность снижалась до 21%, у эндогидрильных – не отмечена ниже 42% в течение дня.

У *Polytrichum commune* и *P. piliferum* при интенсивности света около 3–4 клк после 5 часов утра отмечено быстрое повышение интенсивности фотосинтеза. Первый максимум в обоих поясах приходится на ранние часы (7–9), а по величине он сравним с таковым в пасмурный день, однако, в горной тундре величина НИФ выше, чем в лесном поясе. С дальнейшим повышением освещенности наступает второй максимум в 1,5 раза превышающий первый (в лесном поясе он приходится на полуденные часы, а в горной тундре – сдвинут к 15 часам). Эти виды проявляют высокую фотосинтетическую активность до 18–20 часов.

У видов сем. *Hylocomiaceae* в горной тундре максимум НИФ приходится на те же часы, что и первый максимум у видов сем. *Polytrichaceae*, а в лесном поясе – на предполуденные часы (10–11), когда сочетание факторов наиболее оптимально (15 клк, 18°C). Спад интенсивности газообмена отмечен уже к 13 часам, а после 15 – уровень газообмена стабилизируется вплоть до перехода к отрицательным значениям. Следует отметить, что интенсивность наблюдаемого газообмена связана с изменениями освещенности в большей степени для эндогидрильных мхов, чем для эктогидрильных. Корреляция с факторами среды в ясный день слабее, чем в пасмурный, особенно у видов сем. *Hylocomiaceae*.

Самая высокая суточная продуктивность НИФ среди изученных видов в лесном поясе – у *Polytrichum commune* в ясный день – 126 мг CO<sub>2</sub>/г сухой массы, а в пасмурный – этот показатель на 40% меньше. У видов сем. *Hylocomiaceae* суточная продуктивность не превышает 71 мг CO<sub>2</sub>/г сухой массы, причем продуктивность в пасмурный день на 31% выше, чем в ясный. У одноименных видов в поясе березового кривоветья и горной тундре суточная продуктивность ниже, чем в лесном поясе. Минимальная суточная продуктивность отмечена в горной тундре у эктогидрильных мхов – не более 14–19 мг CO<sub>2</sub>/г сухой массы. Доля ночного дыхания от суточной продуктивности у эндогидрильных мхов составляет 0,4–2,4%, у эктогидрильных – заметно увеличена (2–5,5% в пасмурный день и 12% в ясный день).

Суточная продуктивность НИФ для эндогидрильных мхов сравнима с величинами, полученными для листопадных кустарничков горно-тундровых сообществ Хибин (в среднем около 100 мг CO<sub>2</sub>/г сухой массы), а для эктогидрильных мхов – не превышает 20–70% этой величины (Герасименко, Швецова, 1989).

В заключение следует отметить, что для исследуемых видов зеленых мхов во время полярного дня круглосуточный фотосинтез не обнаружен. В литературе по этому поводу имеются разные сведения: круглосуточная ассимиляция была показана для некоторых арктических мхов (Нифонтова, 1970; Дьяченко, 1976; Schofield, 1985); R.E. Longton (1988) в период с 23 до 2 часов ассимиляцию не отмечает.

Характер суточной динамики разных видов мхов показал, что мхи являются теневыносливыми растениями. У эктогидрильных мхов (*Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*) оптимальная освещенность для достижения максимальных значений НИФ не превышает 15 клк, так как высокие освещенность и температура воздуха, вероятно, приводят к потере наружной воды и перегреву листа, особенно в горной тундре, где мхи растут на открытых, не затененных, как в лесном поясе, местообитаниях. Эндогидрильные виды (*Polytrichum commune*, *P. piliferum*) способны эффективно использовать свет различной интенсивности, достигая высоких величин НИФ даже при 40 клк. Таким образом, в условиях открытых местообитаний горной тундры они проявляют черты светолюбия, и могут доминировать в растительном покрове наряду с высшими сосудистыми растениями.

#### Литература

- Белкина О.А., Лихачев А.Ю. Аннотированный список мхов (*Bryopsida*) // Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров). Апатиты, 2001. С. 30–45.
- Герасименко Т.В., Швецова В.М. Основные итоги эколого-физиологических исследований фотосинтеза в Арктике // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Ленинград, 1989. С. 65–115.
- Дьяченко А.П. Фотосинтез арктических мхов в естественных условиях // Экология. 1976. N 1. С. 92–95.
- Игнатов М.С., Афонина О.М. Список мхов территории бывшего СССР // *Arctoa*. М., 1992. Т. 1–2. С. 1–85.
- Нифонтова М. Г. К вопросу о потенциальном фотосинтезе некоторых растений лесотундры // Вопросы регуляции фотосинтеза. Свердловск, 1970. С. 180–191.
- Longton R.E. Biology of polar bryophytes and lichens. Cambridge University Press. 1988. Physiology. P. 95–106.
- Schofield W.B. Introduction to bryology. Department of Botany. University of British Columbia. 23. Physiology; 24. Ecology. 1985. P. 290–329.

# УСТОЙЧИВОСТЬ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ К СНЕЖНОМУ ШЮТТЕ, КАК ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ДИАГНОСТИКИ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ РАСТЕНИЙ БОРОМ

Ялынская Е.Е.

*Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН*

Подкормка сеянцев является одним из главных способов воздействия на их качество, поскольку только при постоянном обеспечении необходимыми элементами питания в оптимальных соотношениях на протяжении всего вегетационного периода возможно максимальное использование биологического потенциала растения. Известно, что посредством удобрений можно регулировать устойчивость к грибным болезням на разных этапах развития растений. В литературе приводятся данные о положительном влиянии внесения минеральных удобрений на рост, приживаемость и сохранность лесных культур, а также на повышение их устойчивости к некоторым грибным болезням и вредителям (Крутов, 1977; Kurkela 1983). Вместе с тем имеются и противоположные мнения, особенно когда речь идет о влиянии различных доз и сочетания удобрений (Kurkela, 1965; Pritchett, Smith, 1972).

Для того чтобы дать рекомендации по внесению удобрений (и тем более микроудобрений), необходимо знать оптимальные уровни содержания элементов минерального питания (ЭМП) в растениях. Такие данные имеются далеко не для всех сельскохозяйственных культур (Минеев, 2003), не говоря уже о лесных древесных растениях. В связи с тем, что механизмы поглощения и использования бора растениями до настоящего времени слабо изучены, методы точной диагностики обеспеченности бором хвойных растений еще не выявлены. Поиск способов диагностики обеспеченности бором древесных растений затрудняется в связи с тем, что не известен фермент, в состав которого входит бор, а также тем, что оптимальное для роста содержание бора в органах хвойных и некоторых других видов растений очень близко к токсичному. При этом, по абсолютному содержанию бора в органах сеянцев невозможно диагностировать обеспеченность микроэлементом хвойного растения, поскольку при одинаковом содержании бора в органах хвойных растений на разных фонах минерального питания оптимальные для роста и развития сеянцев уровни его содержания в органах различны (Чернобровкина и др., 2007). Перечисленные причины ограничивают возможности применения методов химической диагностики и объясняют необходимость разработки новых подходов в диагностике минерального питания растений (Минеев и др., 1993). Именно методы функциональной диагностики минерального питания позволяют оценить не только содержание того или иного элемента питания в фитомассе, но и потребность растения в нем. Потребность растений в ЭМП можно определить, контролируя интенсивность физиолого-биохимических процессов, одним из которых, в свою очередь, является устойчивость к патогенным грибам. Наиболее распространенным грибным заболеванием сеянцев сосны в Карелии является снежное шютте или фацидиоз (возбудитель *Phacidium infestans* Karst.), вызывающее поражение и преждевременное опадение хвои, приводящее к угнетению и гибели сеянцев (Мороз, 1962).

Целью работы являлась оценка возможности использования критерия устойчивости сеянцев сосны обыкновенной к снежному шютте, как интегрального показателя функциональной диагностики обеспеченности растений бором. В задачи исследования входило проведение эксперимента по заражению растений снежным шютте на фоне различного обеспечения бором и другими ЭМП, который позволил установить физиологически оптимальные уровни бора в растениях, обеспечивающие интенсивный рост и устойчивость к фитопатогену.

Исследования проводили в условиях петрозаводского лесхоза в южной части Карелии, на вырубке в сосняке брусничном. Супесчаные почвы экспериментального участка характеризовались оптимальной для роста сеянцев хвойных растений кислотностью – pH водн. 5,2–5,4. Для интенсивного роста сеянцев сосны эти почвы бедны ЭМП. Объектом исследования были двухлетние сеянцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Сеянцы высаживали в цилиндрические, вкопанные в почву на глубину 30 см сосуды без дна – то есть с частично открытой корневой системой (объем сосуда  $\approx 7800 \text{ см}^3$ , на поверхности почвы –  $260 \text{ см}^2$ ), из расчета 9 сосуда для каждого из вариантов опыта. В первую половину вегетационного периода 2006 г. в почву трижды вносили бор в виде борной кислоты в четырех дозах – 0,1; 0,3; 1,0; 3,0 г/м<sup>2</sup> на фоне низкого (без подкормок) и оптимального для роста сеянцев сосны уровня обеспечения элементами питания (Чернобровкина, 2001). Подкормка NPK проводилась азофоской (16%N 16%P 16%K) из расчета по азоту 60 кг д.в./га, дважды за вегетацию. В течение вегетационного периода поддерживали оптимальный уровень кислотности почвы (до pH 5,0) внесением доломитовой муки (200–300 г/м<sup>2</sup>), проводили рыхление и полив почвы до относительной влажности 70%.

Контролем для вариантов опыта с низким уровнем минерального питания и для других вариантов опыта с оптимальным обеспечением ЭМП служили соответствующие по уровню питания сосуны, в почву которых не вносили бор.

Параллельно на том же экспериментальном участке был заложен опыт с аналогичным внесением доз борной кислоты в почву с искусственным заражением сеянцев снежным шютте на двух фонах минерального питания (ФМП). В конце октября 2006 г. было проведено заражение растений снежным шютте путем внесения пораженной хвои на поверхность почвы по методике В.К. Мороза, (1962). Весной проводили обследование посадок по состоянию биогрупп сосны, для оценки распространенности фацидиоза применяли известные методики (Мороз, 1962; Методы мониторинга... 2004). В середине вегетационного периода (III декада июля), а также весной следующего года (I декада апреля) проводили отбор растительного материала для определения содержания в нем фенолов в органах пораженных, не пораженных и контрольных растений (не подвергнутых заражению). Содержание фенолов определяли экстракционно-фотометрическим методом с калибровкой по кверцетину. Содержание бора в хвое определяли спектрофотометрическим методом с применением реактива азометина (Иготти, 2002).

Внесение в почву борной кислоты повышало содержание бора в хвое в соответствии с величинами доз (рис. 1а). С учетом внесенных в почву доз бора при выращивании сеянцев в условиях оптимального ФМП уровень бора в хвое был ниже по сравнению с сеянцами, выращенными в условиях низкого ФМП. Внесение в почву азота, фосфора и калия способствовало снижению поступления бора в хвою. В литературе отмечается, что в обеспечении бором древесных растений большое значение имеют почвенные условия – повышенное содержание в почве ионов  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Al}^{3+}$  и повышение pH почвы при известковании способствуют закреплению бора почвенными частицами (Wikner, 1983).

Результаты биометрических исследований прироста сеянцев за вегетационный сезон в высоту показали, что дозы борной кислоты в  $0,1 \text{ г/м}^2$  на низком ФМП и  $1 \text{ г/м}^2$  на оптимальном ФМП стимулировали рост растений. Средние приросты в высоту составил 22,3 % (или 192,6% по отношению к контролю) и 33,6% (или 162,4% по отношению к контролю) в условиях низкого и оптимального ФМП соответственно.

Данные по учету сохранности и отпада сеянцев после заражения фацидиозом показали, что трехразовая подкормка бором на низком и оптимальном ФМП оказала заметное влияние на распределению сохранившихся сеянцев по категориям состояния.

**Распределение сеянцев сосны обыкновенной по категориям состояния в вариантах опыта с заражением снежным шютте (% от количества растений, высаженных в варианте)**

| Фон<br>обеспеченности ЭМП | Категории состояния<br>(по степени пораженности) | Дозы борной кислоты $\text{г/м}^2$ |     |     |    |    |
|---------------------------|--------------------------------------------------|------------------------------------|-----|-----|----|----|
|                           |                                                  | 0                                  | 0,1 | 0,3 | 1  | 3  |
| Низкий                    | Без признаков ослабления                         | –                                  | 7   | 7   | –  | –  |
|                           | Слабая (поражены < 25% хвои)                     | –                                  | 50  | 29  | 14 | –  |
|                           | Средняя (поражены 26–50% хвои)                   | –                                  | 22  | 36  | 21 | 7  |
|                           | Сильная (поражены > 50% хвои)                    | 7                                  | 14  | 14  | 21 | 7  |
|                           | Погибшие                                         | 93                                 | 7   | 14  | 44 | 86 |
| Оптимальный               | Без признаков ослабления                         | –                                  | –   | 7   | –  | –  |
|                           | Слабая (поражены < 25% хвои)                     | –                                  | 57  | 57  | 14 | –  |
|                           | Средняя (поражены 26–50% хвои)                   | –                                  | 22  | 22  | 14 | –  |
|                           | Сильная (поражены > 50% хвои)                    | 14                                 | 14  | 7   | 22 | 14 |
|                           | Погибшие                                         | 86                                 | 7   | 7   | 50 | 86 |

Наиболее действенной оказалась доза борной кислоты в  $0,1 \text{ г/м}^2$  на низком ФМП – сохранность сеянцев составила 93 %. При этом наблюдался и максимальный прирост сеянцев в высоту. Доза борной кислоты в  $1 \text{ г/м}^2$ , максимально стимулировавшая рост растений на оптимальном ФМП, способствовала снижению повреждаемости сеянцев снежным шютте лишь до 50%. В то время как более низкие дозы борной кислоты на оптимальном ФМП –  $0,1$  и  $0,3 \text{ г/м}^2$  максимально повысили сохранность сеянцев до 93%. Данные показали, что не всегда определенное содержание микроэлемента в органах растения является оптимальным для роста растения и для устойчивости от патогена. В частности, на низком ФМП содержание бора в хвое –  $114,5 \text{ мг/кг а.с.в.}$ , является оптимальным и для роста и для его устойчивости. В то время как на оптимальном ФМП уровень содержания бора в хвое для оптимального роста оказался выше ( $42,1 \text{ мг/кг а.с.в.}$ ), чем для максимальной устойчивости сеянцев к снежному шютте ( $32,8 \text{ мг/кг а.с.в.}$ ).

Эффект от подкормки макроэлементами, как и микроэлементами, в частности бором, зависит от величины их дефицита в почвенном субстрате при данных условиях роста (Чернобровкина и др., 2007). В лесных почвах Карелии отмечается дефицит бора и внесение подкормок данным микроэлементом оказывает стимулирующее действие на рост сеянцев сосны. При этом следует отметить, что для бора характерен узкий

диапазон содержания его в почве, при котором он положительно влияет на рост и развитие хвойного растения. Большая часть бора локализуется в хвое, его содержание изменяется под воздействием обеспеченности бором растений в наибольшей степени по сравнению с другими органами. Содержание бора в хвое взрослых деревьев составляет 20-60 мг/кг, но не должно превышать 100 мг/кг (Fiedler, Hohne, 1984). Для семян сосны характерно более высокое содержание ЭМП в органах (Чернобровкина, 2001), в частности бора. Чем выше уровень обеспеченности семян ЭМП, тем в меньших количествах бор поступает в надземные органы, особенно в хвою, тем в меньшей степени обеспеченность бором растений отражается на изменении соотношения количества элемента, закрепленного в органах семени, тем более высокий уровень содержания бора в почве стимулирует рост растений. В зависимости от условий минерального питания содержание бора в органах семян могло варьировать в широком диапазоне (6–461 мг/кг сухого вещества) (Чернобровкина и др., 2007).

На территории Карелии ранее изучалось влияние азотно-фосфорно-калийных удобрений на сохранность культур сосны и распространение грибных болезней в природных условиях (Крутов и др., 1977; Крутов, Тимофеев, 1987). Согласно этим исследованиям одноразовая подкормка минеральными удобрениями не оказала заметного влияния, как на сохранность культур, так и на отпад и поражаемость грибными болезнями. При обогащении почвы ЭМП в течение нескольких лет подряд, наблюдали ускорение процесса дифференциации растений по высоте с отмиранием отстающих в росте. Неоднократное внесение азотных удобрений (из расчета 120 кг д.в./га) повлекло за собой увеличение вредоносности фацидиоза (отпад составил 30-35%, в контроле – 10%). Авторы объясняют данное явление накоплением в почве значительного количества аммонийного азота, избыток которого ведет к увеличению периода вегетации, вызывает чрезмерный рост растений и формирование у них тканей с тонкими оболочками. Такие растения оказываются малоустойчивыми к воздействию многих лесопатологических факторов (Kurkela, 1965; Крамер, Козловский, 1983). Другие исследователи также отмечают, что снежное шютте чаще поражает хорошо развитые семена сосны на богатых почвах (Björkman et al., 1967).

#### Литература

- Björkman E., Lundeberg G., Nommik H. Distribution and balance of  $^{15}\text{N}$  labelled fertilizer nitrogen applied to young pine trees (*Pinus silvestris* L.) // *Studia forest. Suecica*. 1967. 48 p.
- Dixon R.A., Paia N.L. Stress-Induced phenylpropanoid Metabolism // *Plant Cell*. 1995. V. 7. P.1085–1097
- Fiedler H.J., Hohne H. Die bor-ernahrung von koniferen und ihre beziehung zum gehalt calcium and kalium in den assimilationsorganen // *Beitrag fur. forstw.* 1984. V. 18. №3. S. 128–132.
- Furniss M.M., Solheim H., Christiansen E. Transmission of blue-stain fungi by *Ips typographus* in Norway spruce // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1990. V.83. P. 712–716.
- Kurkela T. Fungal disturbances associated with nutritional growth disturbances of Scots pine // *Commun. Inst. Forest. Fenn.* 1983. №116. P. 77–83.
- Kurkela T. Metsänlannoitus ja sienitaudit // *Metsätaloudellinen aikakauslehti*. 1965. №9. P. 345–349.
- Pritchett W.L., Smith W.H. Fertilizer responses in young pine plantations // *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 1972. V.36. №4. P. 660–663.
- Shrimpton D.M. Extractives associated with wound response of lodgepole pine attacked by the mountain pine beetle and associated microorganisms // *Can. J. Bot.* 1973. V. 51. №3. P. 527–534.
- Wikner, B. Distribution and mobility of boron in forest ecosystems / B. Wikner // *Communications Institution Forestalis Fenniae*. –1983. – №116. – P. 131–141.
- Wong B.L., Berryman A.A. Host resistance to the fir engraver beetle. 3. Lesion development and containment with *Trichosporium symbioticum* // *Can. J. Bot.* 1977. V. 55. № 17. P. 2358–2365.
- Власюк П.А. Биологические элементы в жизнедеятельности растений. Киев., 1969. 516 с.
- Воронцов А.И. Патология леса. М., 1978. 270 с.
- Запрометов М.Н. Основы биохимии фенольных соединений. М., 1974. 213 с.
- Запрометов М.Н. Фенольные соединения. Распространение, метаболизм и функции в растениях. М., 1993. 272 с.
- Игotti С.А. Определение бора в органах хвойных и лиственных древесных растений // Сборник работ аспирантов и соискателей Института леса. Петрозаводск, 2002. С. 31–36.
- Кибаленко А.П. Роль бора в процессе формирования и дыхания растений // *Доп. АН УССР*. 1965. № 9. С. 1231–1235.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 464 с.
- Крутов В.И. Интегрированный метод защиты от грибных болезней – основа успешного выращивания сосны в лесных питомниках Карелии // Повышение эффективности лесовосстановительных мероприятий на Севере. Петрозаводск. 1977. С. 19–23.
- Крутов В.И., Волкова И.П., Кивиниеми С.Н., Тимофеев А.Ф. Влияние удобрений на сохранность культур сосны и распространение грибных болезней и энтомофитов // Повышение эффективности лесовосстановительных мероприятий на Севере. Петрозаводск, 1977. С. 93–113.
- Крутов В.И., Соколов А.И. Искусственное лесовосстановление и проблемы лесозащиты в Российской Карелии // Лесовосстановление на Европейском Севере. Бюллетень Научно-исследовательского института леса Финляндии. 2000. Т. 772. С. 177–182.

- Крутов В.И., Тимофеев А.Ф.* О влиянии минеральных удобрений на устойчивость сосны к снежному шютте и сосновому вертуну // Удобрения и гербициды в лесных питомниках и культурах. Петрозаводск, 1987. С.127–140.
- Методы мониторинга вредителей и болезней леса. Справочник болезни и вредители в лесах России / под общ. ред. В.К. Тузова. М., 2004. 200 с.
- Минеев В.Г.* Агрохимия. М., 2003. 206 с.
- Минеев В.Г., Мазур Т., Дебрецени И.* Биологическое земледелие и минеральные удобрения. М., 1993. 216 с.
- Мороз В.К.* Фацидиоз – опасная болезнь сосны. Петрозаводск, 1962. 58 с.
- Рикала Р.* Производство посадочного материала в Финляндии // Лесовосстановление на Европейском Севере. Бюллетень Научно-исследовательского института леса Финляндии. 2000. Т. 772. С. 133–146.
- Фуксман И.Л., Новицкая Л.Л., Исидоров В.А., Роцин В.И.* Фенольные соединения хвойных деревьев в условиях стресса // Лесоведение. 2005. № 3. С. 4–10.
- Фуксман, И.Л.* Влияние природных и антропогенных факторов на метаболизм веществ вторичного происхождения у древесных растений. Петрозаводск, 2002. 164 с.
- Чернобровкина Н.П.* Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. С.Пб., 2001. 174 с.
- Чернобровкина Н.П., Робонен Е. В., Изотти С. А., Дорофеева О. С., Шенгелиа И. Д.* Влияние обеспеченности бором на рост сеянцев сосны обыкновенной // Лесоведение. 2007. № 5. С. 69–76.
- Школьник М.Я.* Микроэлементы в жизни растений. Л., 1974. 324 с.



## СОДЕРЖАНИЕ

### СЕКЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

|                                                                                                                                                                                                                                                                                            |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Алексеева-Попова Н.В. БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР ПОЛЯРНОГО УРАЛА, ОТЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ВИДОВОМУ БОГАТСТВУ .....                                                                                                                                                          | 5  |
| Амелин А.В., Кондыков И.В., Чекалин Е.И., Борзенкова Г.А. УСТОЙЧИВОСТЬ СОРТОВ ГОРОХА ПОЛЕВОГО К АБИОТИЧЕСКИМ И БИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ .....                                                                                                                                            | 7  |
| Андросова В.И., Вержбицкая Е.В., Слободяник И.И. СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ТАЛЛОМЕ ЛИШАЙНИКА <i>HYPOGYMNA PHYSOIDES</i> (L.) NYL. В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ МЕСТООБИТАНИЯ ..                                                                                                        | 10 |
| Беляева А.И., Дроздова И.В. УСТОЙЧИВОСТЬ ПИГМЕНТОВ <i>AVENA SATIVA</i> И <i>CUCUMIS SATIVUM</i> К ПОВЫШЕННОМУ СОДЕРЖАНИЮ CD, NI, CU, ZN И ИХ СОЧЕТАНИЯМ В ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ .....                                                                                                          | 12 |
| Болондинский В.К. УСТЬИЧНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ .....                                                                                                                                                                                                               | 15 |
| Буболо Л.С., Кислюк И.М. НИЗКАЯ ТЕМПЕРАТУРА ИМИТИРУЕТ ЭФФЕКТ СИЛЬНОГО СВЕТА, А ВЫСОКАЯ – ДЕЙСТВИЕ ЗАТЕНЕНИЯ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ .....                                                                                                                                             | 17 |
| Будыкина Н.П., Алексеева Т.Ф., Хилков Н.И. ЭФФЕКТИВНОСТЬ ДЕЙСТВИЯ СИНТЕТИЧЕСКИХ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА РАСТЕНИЯ ТОМАТА ( <i>LYCOPERSICON ESCULENTUM</i> MILL) В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ВЫРАЩИВАНИЯ .....                                                                                          | 18 |
| Быков О.Д. ОБЩАЯ СХЕМА ВЗАИМОСВЯЗИ ПОТОКОВ И ПУЛОВ УГЛЕРОДА ПРИ ФОТОСИНТЕЗЕ И ДЫХАНИИ И ВЛИЯНИЕ НА НИХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ .....                                                                                                                                                        | 21 |
| Венжик Ю. В., Фролова С. А., Котеева Н. К., Титов А. Ф. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛЕТОК ЛИСТА <i>TRITICUM AESTIVUM</i> L. (POACEAE) В НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ХОЛОДОВОЙ АДАПТАЦИИ .....                                                                                                | 24 |
| Войцеховская О.В., Демченко К.Н., Баташев Д.Р., Пахомова М.В., Lohaus G., Pawlowski K., Heldt H.-W., Гамалей Ю.В. СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ КОМПЛЕКСОВ «КЛЕТКА-СПУТНИК – СИТОВИДНЫЙ ЭЛЕМЕНТ» ФЛОЭМНЫХ ОКОНЧАНИЙ <i>ALONSOA MERIDIONALIS</i> O. KUNTZE (SCROPHULARIACEAE) ..... | 26 |
| Галибина Н.А., Терехова Е.Н. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ .....                                                                                                                                                 | 29 |
| Гамалей Ю.В. ПЕРСПЕКТИВЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ И ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ .....                                                                                                                                                                                                                | 31 |
| Головки Т.К., Дымова О.В., Яцко Я.Н., Табаленкова Г.Н., Далькэ И.В. ПИГМЕНТНЫЙ АППАРАТ РАСТЕНИЙ: СТРУКТУРА, ФУНКЦИИ, ЭКОФИЗИОЛОГИЯ .....                                                                                                                                                   | 34 |
| Гольшикин Л.В., Кузнецов М.Н. АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ЛИСТЬЕВ ЯБЛОНИ ( <i>MALUS DOMESTICA</i> WORSCH.) В УСЛОВИЯХ АНТОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ .....                                                                                                                     | 37 |
| Грицких М. В., Федоренко О. М., Николаевская Т. С. МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ (ОСТРОВНЫХ И КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ) ПОПУЛЯЦИЙ <i>ARABIDOPSIS THALIANA</i> (L.) HEYNH. (BRASSICACEAE) .....                                                                                        | 39 |
| Деревинская А. А. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОБРАБОТКЕ СЕМЯН ЗАЩИТНО-СТИМУЛИРУЮЩИМИ СОСТАВАМИ .....                                                                                                                                             | 42 |
| Дроздова И.В. ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ РАСТЕНИЯМИ ПОЛЯРНОГО УРАЛА РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП .....                                                                                                                                                                   | 44 |
| Дроздов С.Н., Холопцева Е.С., Попов Э.Г. НЕТТО-ФОТОСИНТЕЗ РАСТЕНИЙ, КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ БИОРАЗНООБРАЗИЯ .....                                                                                                                                                                     | 47 |
| Ершова А.Н., Попова Н.В., Бердникова О.С. ВЛИЯНИЕ ВЫСОКИХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ДИОКСИДА УГЛЕРОДА И ГИПОКСИИ НА ОБРАЗОВАНИЕ АКТИВНЫХ ФОРМ КИСЛОРОДА И АКТИВНОСТЬ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ <i>PISUM SATIVUM</i> (L) .....                                                                           | 49 |
| Загирова С.В. МОРФОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТВЕННИЦЫ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ .....                                                                                                                                                                                                 | 52 |
| Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А. ИЗМЕНЕНИЕ УДЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТНОЙ ПЛОТНОСТИ ЛИСТА РАСТЕНИЙ ВДОЛЬ ШИРОТНОГО ГРАДИЕНТА АРИДНОСТИ .....                                                                                                                                                | 55 |
| Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К., Иванов Л.А., Неуймин С.И., Ладатко В.А., Воронин П.Ю. ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ОТ СТРУКТУРНЫХ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТА У РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ТИПОВ .....                                                                                         | 57 |
| Канаиш Е.В., Осипов Ю.А. ОПТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛИСТЬЕВ ПРИ ОКИСЛИТЕЛЬНОМ СТРЕССЕ И ИХ СВЯЗЬ С УСТОЙЧИВОСТЬЮ И ПРОДУКТИВНОСТЬЮ РАСТЕНИЙ .....                                                                                                                                           | 59 |
| Киреева Н.А., Водопьянов В.В., Баширова Р.М. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ .....                                                                                                                    | 62 |

|                                                                                                                                                                                                         |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Кириллова И.Г. ОСОБЕННОСТИ ВЛИЯНИЯ МЕЛАФЕНА НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КАРТОФЕЛЯ .....                                                                                                       | 64  |
| Ктиторова И.Н., Скобелева, О.В., Шибанов Д.В. О ПРИЧИНАХ УСКОРЕНИЯ ПРОДОЛЬНОГО РОСТА КОРНЕЙ ЯЧМЕНЯ ПРИ ЗАМЕНЕ В СРЕДЕ НИТРАТА НА ХЛОРИД .....                                                           | 66  |
| Лабунская Е.А., Леонтьева М.Р., Чуб В.В. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПЛАСТИД БЕЛОЙ И ЗЕЛЕННОЙ ЗОН ПЕСТРОЛИСТНОЙ ХИМЕРЫ <i>FICUS BENJAMINA</i> CV. 'STARLIGHT' .....                            | 69  |
| Ладатко Н.А., Иванова Л.А., Скаженник М.А. ПРОДУКТИВНОСТЬ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РИСА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ .....                  | 70  |
| Мелещенко С. Н., Канаиш Е.В., Радченко С. С. КСЕРОМОРФНАЯ СТРУКТУРА ЛИСТЬЕВ КАК МАРКЕРНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЯ .....                                                                        | 73  |
| Мельникова А.Н., Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Баташев Д.Р., Войцеховская О.В., Pawlowski K., Гамалей Ю.В. РОЛЬ ВОССТАНАВЛИВАЮЩЕГО ДИСАХАРИДА РУТИНОЗЫ В ТРАНСПОРТЕ АССИМИЛЯТОВ У СЕМ. DATISCACEAE ..... | 76  |
| Молчанов А.Г. ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И АВТОТРОФНОЕ ДЫХАНИЕ ДУБОВОГО ДРЕВОСТОЯ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДОБЕСПЕЧЕННОСТИ .....                                                                    | 77  |
| Новицкая Л. Л. ОГРАНИЧЕНИЕ АРЕАЛА КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ .....                                                                                                  | 81  |
| Перк А.А., Петров К.А. АКТИНОРИЗНЫЕ КЛУБЕНЬКИ У РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ .....                                                                                                                             | 83  |
| Петров К.А., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Перк А.А. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА У <i>EQUISETUM VARIEGATUM</i> ( <i>EQUISETACEAE</i> ) .....                                               | 86  |
| Пономарев А.Г., Татаринова Т.Д., Алексеев В.А., Перк А.А., Бубякина В.В. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ <i>BETULA PLATYPHYLLA</i> К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ КРИОЛИТОЗОНЫ .....            | 89  |
| Предеина Е. В., Войцеховская О. В. НЕЗАВИСИМОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ СИМПЛАСТНЫХ КОНТАКТОВ ОТ ОГРАНИЧЕНИЙ АПОПЛАСТНОГО ТРАНСПОРТА НА ГРАНИЦЕ МЕЗОФИЛЛА И ФЛОЭМЫ У РАСТЕНИЙ С СИМПЛАСТНОЙ ЕЕ ЗАГРУЗКОЙ .....    | 92  |
| Прохоренко Н.Б. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ СФЕРЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ .....                                                                                            | 93  |
| Пузина Т.И., Прудников П.С. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ АДАПТИВНОГО ДЕЙСТВИЯ СЕЛЕНА ПРИ ГИПОТЕРМИИ В ПОБЕГАХ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ <i>SOLANUM TUBEROSUM</i> .....                                                  | 96  |
| Ронжина Д.А., Иванов Л.А. СТРУКТУРА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ .....                                                                                       | 99  |
| Сазонова Т.А., Придача В.Б. ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ .....                                                                                                    | 102 |
| Саматова И.С., Шарова Е.И., Щипарев С.М., Гавриленко Т.А., Медведев С.С. РАЗВИТИЕ МИКРОРАСТЕНИЙ ЕЖЕВИКИ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ХРАНЕНИИ <i>IN VITRO</i> .....                                                   | 104 |
| Семихатова О.А., Кирпичникова О.В. О ПРИЧИНАХ БОЛЬШОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ У РАСТЕНИЙ СЕВЕРА И ГОР .....                                                                                               | 107 |
| Семкина Л.А., Шавнин С.А. ФЛУОРЕСЦЕНТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЕРВИЧНЫХ ЗВЕНЬЕВ ФОТОСИНТЕЗА КРАСНЫХ И ЗЕЛЕННЫХ ЛИСТЬЕВ БАРБАРИСА ОБЫКНОВЕННОГО .....                                                          | 109 |
| Синявина Н.Г., Макарова Г.А., Канаиш Е.В. ОЦЕНКА ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИМИ МЕТОДАМИ В РЕГУЛИРУЕМОЙ АГРОЭКОСИСТЕМЕ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К ДЕЙСТВИЮ УФ-В РАДИАЦИИ .....                                     | 111 |
| Скоробогатова В.И., Щербакова Л.Ф., Скоробогатов А.Г., Щербаков А.А. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОДЕГРАДАЦИИ КСЕНОБИОТИКОВ РАСТЕНИЯМИ ПОДСОЛНЕЧНИКА И ВОДНОГО ГИАЦИНТА .....                       | 114 |
| Слемнев Н.Н., Маслова Т.Г., Алтанцоож А., Цоож Ш. СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ ПЛАСТИД У РАСТЕНИЙ КЛЮЧЕВЫХ СООБЩЕСТВ ПОДТАЕЖНО-ЛЕСОСТЕПНОГО ПОЯСА ЗАПАДНОГО ХЭНТЭЯ (МОНГОЛИЯ) ....                              | 116 |
| Смирнова Л.О., Кошкин В.А., Лоскутов И.Г., Матвиенко И.И. ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДА НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И ЭЛЕМЕНТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ОВСА РАЗЛИЧНОГО ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ .....         | 118 |
| Сорокина Г.И. ВЛИЯНИЕ УРОВНЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА ПОЧВЕННУЮ БИОТУ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЯ КАРТОФЕЛЯ .....                                                                              | 120 |
| Софронова В.Е., Петров К.А., Чепалов В.А., Перк А.А. КАРОТИНОИДЫ И ОСЕННЯЯ АДАПТАЦИЯ РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ .....                                                                                        | 123 |
| Спирidonova Е.А., Шерудило Е.Г., Шибеева Т.Г., Сысоева М.И. ВЛИЯНИЕ ЕЖЕСУТОЧНЫХ КРАТКОВРЕМЕННЫХ СНИЖЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ФОРМИРОВАНИЕ ГАБИТУСА РАСТЕНИЙ ОГУРЦА В УСЛОВИЯХ РАЗНЫХ ФОТОПЕРИОДОВ .....      | 125 |

|                                                                                                                                                                                                                                          |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Сысоева М.И., Шерудило Е.Г., Марковская Е.Ф. РОЛЬ ФИТОХРОМА В ФОРМИРОВАНИИ ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА ПРИ КРАТКОВРЕМЕННЫХ И ДЛИТЕЛЬНЫХ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЯХ .....                                                     | 127 |
| Титов А.Ф., Казнина Н.М., Шалыго Н.В., Радюк М.С., Будакова Е.А., Лайдинен Г.Ф., Таланова В.В., Таланов А.В., Венжик Ю.В., Батова Ю.В. УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА ROSEAE К КАДМИЮ .....                                             | 129 |
| Тютерева Е.В., Иванова А.Н., Войцеховская О.В. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА МУТАНТНЫХ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ <i>CHLORINA 3613</i> ПРИ СМЕНЕ УРОВНЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ .....                         | 132 |
| Удалова О. Р., Канаиш Е. В. ВЛИЯНИЕ КИСЛОТНО-ЩЕЛОЧНОЙ РЕГЕНЕРАЦИИ КОРНЕОБИТАЕМОЙ СРЕДЫ НА ПОКАЗАТЕЛИ АКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ И УРОЖАЙНОСТЬ РАСТЕНИЙ ТОМАТА .....                                                            | 134 |
| Цуканова М.А., Пузина Т.И. ВЛИЯНИЕ СЕЛЕНИТА НАТРИЯ НА РОСТ КЛУБНЕЙ <i>SOLANUM TUBEROSUM</i> И ФОРМИРОВАНИЕ ФЕЛЛЕМЫ В ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДОСНАБЖЕНИЯ И ПРИ ЗАСУХЕ .....                                                               | 135 |
| Цыганова А.В., Цыганов В.Е., Бревин Н. Дж., Тихонович И.А. РОЛЬ ПЕРЕКИСИ ВОДОРОДА В ИНФЕКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ ПРИ РАЗВИТИИ СИМБИОТИЧЕСКИХ КЛУБЕНЬКОВ У ГОРОХА ( <i>PISUM SATIVUM</i> L.) ..                                                  | 138 |
| Цыганов В.Е., Жернаков А.И., Кулаева О.А., Цыганова А.В., Балушка Ф., Нох М., Эллис Н., Тихонович И.А. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ И СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ ГОРОХА ПОСЕВНОГО ( <i>PISUM SATIVUM</i> L.) К ТОКСИЧНЫМ КОНЦЕНТРАЦИЯМ КАДМИЯ ..... | 140 |
| Чеботарева К.Е., Гамалей Ю.В. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОЙ И ЗЕЛЕНОЙ ЗОН ПЕСТРОГО ЛИСТА <i>COLEUS BLUMEI</i> VENTH. ....                                                                                               | 143 |
| Чернобровкина Н. П. ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ ХВОИ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СВЯЗИ С ОБЕСПЕЧЕННОСТЬЮ БОРОМ .....                                                                                                        | 144 |
| Шереметьев С.Н. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ КОРРЕЛЯЦИИ В ЛИСТЯХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ .....                                                                                                                                                 | 147 |
| Шерстнёва О.А., Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Буболо Л.С. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА У ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ В ХОДЕ КРУГЛОДИЧНОГО ЦИКЛА .....                                        | 149 |
| Шихова Н. С. ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТЬ В НАКОПЛЕНИИ СВИНЦА ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ В ПРИРОДНЫХ И ТЕХНОГЕННЫХ УСЛОВИЯХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ .....                                                                                                          | 152 |
| Шмакова Н.Ю., Марковская Е.Ф. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ И ЛИШАЙНИКОВ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ АРКТИКИ И СУБАРКТИКИ .....                                                                                       | 155 |
| Шпак О.В., Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М. СО <sub>2</sub> -ГАЗООБМЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЕЛЕННЫХ МХОВ В ХИБИНАХ .....                                                                                                                         | 157 |
| Ялынская Е.Е. УСТОЙЧИВОСТЬ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ К СНЕЖНОМУ ШОТТЕ, КАК ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ДИАГНОСТИКИ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ РАСТЕНИЙ БОРОМ .....                                                                       | 160 |

#### СЕКЦИЯ ИНТРОДУКЦИЯ

|                                                                                                                                                               |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Абакарова Б.А. ИНТРОДУКЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>ROSA</i> L. СЕКЦИИ <i>CINNAMOMEAE</i> DC. НА ГУНИБСКОМ ПЛАТО .....                                          | 167 |
| Ажиев А.Б., Юлдашева А.К., Абатова Ф.Р. МОРФОГЕНЕЗ <i>DISTICHLIS SPICATA</i> (L.) GREENE ИНТРОДУЦИРОВАННОГО В ЮЖНОМ ПРИАРАЛЬЕ .....                           | 168 |
| Алексеева Н.Б. РЕДКИЕ, ОХРАНЯЕМЫЕ РАСТЕНИЯ В КОЛЛЕКЦИИ ИРИДАРИЯ БОТАНИЧЕСКОГО САДА БИН РАН .....                                                              | 170 |
| Алибегова А.Н. ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ <i>ALLIUM GUNIBICUM</i> MISCZ. EX GROSSH. ( <i>ALLIACEAE</i> ) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ .....              | 172 |
| Андриянова Е.А. О ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН ТУНДРОВЫХ ИВ СЕВЕРА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА .....                                                                                | 174 |
| Арнаутова Е.М. НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ КОМПЛЕКТОВАНИЯ И ЭКСПОНИРОВАНИЯ ОРАНЖЕРЕЙНЫХ КОЛЛЕКЦИЙ (НА ПРИМЕРЕ КОЛЛЕКЦИЙ БОТАНИЧЕСКОГО САДА БИН ИМ. В.Л. КОМАРОВА РАН) .... | 176 |
| Арнаутов М.Н. ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЕ ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ .....                                                                                     | 179 |
| Баранова М.В. РИТМЫ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ЛУКОВИЧНЫХ РАСТЕНИЙ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ БИН ИМ. В.Л. КОМАРОВА РАН ПРИ ИНТРОДУКЦИИ .....                                | 181 |
| Башинская О.С., Маевский В.В., Субботин А.Г. ИНТРОДУКЦИЯ ОДНОЛЕТНИХ КОРМОВЫХ ТРАВ В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ .....                                  | 183 |
| Бегия С.М. ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЛЕСНОЙ ИНТРОДУКЦИИ В КОЛХИДСКОМ ФЛОРИСТИЧЕСКОМ РЕФУГИУМЕ (НА ПРИМЕРЕ АБХАЗИИ) .....                                         | 185 |

|                                                                                                                                                                  |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Белоусова Т.П. ОБ ИНТРОДУКЦИИ СУБТРОПИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ ФОНДОВОЙ ОРАНЖЕРЕИ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН .....                                   | 187 |
| Борисова Е.А., Фролова О.В. АНАЛИЗ ДЕНДРОФЛОРЫ ГОРОДА ИВАНОВО .....                                                                                              | 190 |
| Бурменко Ю.В., Сорокопудов В.Н., Резанова Т.А. ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ <i>RIBES AUREUM</i> PUSCH .....                                                          | 192 |
| Васильев С.В., Чепик Ф.А. РОСТ И СОСТОЯНИЕ САМОСЕВА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ГОРОДСКИХ УСЛОВИЯХ .....                                                                | 194 |
| Васильева И.М. РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ В КОЛЛЕКЦИИ АРИДНЫХ ОБЛАСТЕЙ ЗЕМЛИ БОТАНИЧЕСКОГО САДА БИН РАН .....                                                               | 196 |
| Васильев Н.П., Ольшевская Е.В., Смирнов Ю.С. БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ РОДА <i>ASTILBE</i> .....                                 | 199 |
| Виравчева Л.Л., Кудрявцева О.В. АНАЛИЗ КОЛЛЕКЦИОННОГО ФОНДА ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ МНОГОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ ОТКРЫТОГО ГРУНТА ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ..... | 200 |
| Волкова Г.А. РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИИ МАЛОРАСПРОСТРАНЕННЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ .....                                      | 203 |
| Габиева А.Р., Асадулаев З.М., Абдуллаева Э.А. ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЮВЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ РОДА <i>LONICERA</i> L. В УСЛОВИЯХ ГУНИБСКОГО ПЛАТО .....         | 206 |
| Гавриленко И.Г. БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ <i>RANUNCULACEAE</i> .....                                                   | 208 |
| Гонтарь О.Б., Ильина Л.П., Польшина Т.Н. ПЕРСПЕКТИВЫ ИНТРОДУКЦИИ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ НА КОЛЬСКОМ СЕВЕРЕ .....                           | 211 |
| Горницкая И.П., Ткачук Л.П. ИНТРОДУКЦИЯ ВИДОВ ТРОПИЧЕСКОЙ И СУБТРОПИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ ПОРЯДКА <i>ASPARAGALES</i> В ДОНЕЦКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД НАН УКРАИНЫ .....        | 213 |
| Горохова С.В. РАЗВИТИЕ САЖЕНЦЕВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>JUGLANS</i> L. В УСЛОВИЯХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ .....                                                          | 215 |
| Грудзинская Л.М., Тажкулова Н. ИНТРОДУКЦИОННАЯ ОЦЕНКА РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА <i>APIACEAE</i> LINDL. ....                                                             | 217 |
| Дарман Г.Ф. ИНТРОДУКЦИЯ УЗКОЛОКАЛЬНОГО ЭНДЕМА Р. БУРЕЯ – <i>TARAXACUM LINEARE</i> .....                                                                          | 220 |
| Демидов А.С., Потапова С.А. ВОПРОСЫ ТЕОРИИ И МЕТОДЫ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ, РАЗРАБОТАННЫЕ В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН .....                    | 222 |
| Денисов Н.И. ИНТРОДУКЦИЯ ДЕРЕВЯНИСТЫХ ЛИАН В УМЕРЕННОМ ПОЯСЕ ЕВРАЗИИ .....                                                                                       | 224 |
| Дорофеева Л.М. КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА КОЛЛЕКЦИИ РОДА <i>ACER</i> L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ НА УРАЛЕ ..                                                                      | 227 |
| Дубенская Г.И. ФЛОРА ГРАНИТНЫХ НАБЕРЕЖНЫХ (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, КАНАЛ ГРИБОЕДОВА, РЕКА МОЙКА) .....                                                                  | 229 |
| Елисафенко Т.В. ПЕРВИЧНАЯ ОЦЕНКА ИНТРОДУКЦИИ ВИДОВ РОДА <i>VIOLA</i> L. В ЦСБС СО РАН (Г. НОВОСИБИРСК) .....                                                     | 230 |
| Жавкина Т.М. ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ ЛИАНОВЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА САМАРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА И В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ .....               | 233 |
| Залибеков М.Д., Хасеева З.Б. КРАТКИЕ ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ РОДА <i>SORBUS</i> L. В ГОРНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ДНЦ РАН .....                                            | 234 |
| Золкин С.Ю. ЭКСПОЗИЦИИ И КОЛЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ ФОНДОВОЙ ОРАНЖЕРЕИ ГБС РАН: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ .....                                       | 237 |
| Калугин Ю.Г. СОПРЯЖЕННОСТЬ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>ACER</i> L. С ФЕНОЛОГИЧЕСКИМ КАЛЕНДАРЕМ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА .....                               | 240 |
| Катомина А.П., Новикова Л.А. ПОВЕДЕНИЕ ОСЕННЕЦВЕТУЩИХ ГЕОФИТОВ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ .....                                                           | 243 |
| Кин Н.О. ИНТРОДУЦЕНТЫ БУЗУЛУКСКОГО БОРА .....                                                                                                                    | 246 |
| Коломейцева Г.Л., Кузнецов А.Н. ЗАВИСИМОСТЬ СПЕКТРОВ ЦВЕТЕНИЯ ОРХИДНЫХ ОТ ТЕМПЕРАТУРНЫХ РЕЖИМОВ ЗАЩИЩЕННОГО ГРУНТА .....                                         | 247 |
| Коляда Н.А. СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА ГОРТЕНЗИЕВЫЕ В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ДВО РАН .....                                                | 250 |
| Коротков О.И. ФОРМИРОВАНИЕ И КОМПЛЕКСНОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ КЛЕМАТИСОВ (РОД <i>CLEMATIS</i> L.) .....                                                            | 252 |
| Кочетов А.А. НОВЫЙ ПОДХОД К ПОСТРОЕНИЮ ТЕОРИИ И СОЗДАНИЮ МЕТОДОЛОГИИ УСКОРЕННОЙ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ .....                                                       | 254 |

|                                                                                                                                                                                                                                                  |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Кудрявцева О.В., Виравцева Л.Л. ПЕРСПЕКТИВЫ ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МНОГОЛЕТНИХ ТРАВЯНИСТЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ ОТКРЫТОГО ГРУНТА ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОГО САДА .....                                                                                    | 257 |
| Лантратова А.С., Егличева А.В. ИНТРОДУКЦИОННЫЕ РЕЗЕРВАТЫ – ИСТОЧНИКИ ОБОГАЩЕНИЯ ГЕНО-ФОНДА ДЕНДРОФЛОРЫ СЕВЕРНЫХ РЕГИОНОВ РОССИИ .....                                                                                                            | 260 |
| Лещанкина В.В., Кудашкина З.П. ОБ ИНТРОДУКЦИИ РАСТОРОПШИ ПЯТНИСТОЙ ( <i>SILYBUM MARIANUM</i> (L.) GAERTN. ( <i>ASTERACEAE</i> )) В МОРДОВИИ .....                                                                                                | 262 |
| Ломоносова М.Н. ЗНАЧЕНИЕ ИНТРОДУКЦИОННОГО ЭКСПЕРИМЕНТА ПРИ ИЗУЧЕНИИ СИСТЕМАТИКИ И ТАКСОНОМИИ РОДА <i>SUAEDA</i> ( <i>CHENOPODIACEAE</i> ) .....                                                                                                  | 264 |
| Магомедов М.А., Магомедова М.М., Дибиров М.Д. РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИОННОГО АНАЛИЗА ВИДОВ РОДА <i>Iris</i> L. В ГОРНЫХ УСЛОВИЯХ ДАГЕСТАНА .....                                                                                                    | 266 |
| Мальшова С.К. ОЦЕНКА ЗИМОСТОЙКОСТИ ВИДОВ РОДА <i>LONICERA</i> L., ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ДВО РАН .....                                                                                                               | 268 |
| Минеева Л.Ю., Борисова Е.А., Хитерман И.Б. РАСТЕНИЯ КРАСНОЙ КНИГИ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ИВАНОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА .....                                                                               | 270 |
| Молчанова О.И. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ МЕТОДОВ ДЛЯ СОХРАНЕНИЯ ГЕНОФОНДА РАСТЕНИЙ <i>EX SITU</i> .....                                                                                                                                   | 271 |
| Морозова Г.Ю. К ОЦЕНКЕ ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ УРБОПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ...                                                                                                                                                                 | 274 |
| Мулдашев А.А., Галеева А.Х., Маслова Н.В. О СОЗДАНИИ «ПРИРОДНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА» В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН .....                                                                                                                             | 277 |
| Нездийминова О.В. СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ МЕСТНЫХ ДИКОРАСТУЩИХ ТРАВ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В ПОЙМЕ Р. ЛЕНА .....                                                                                                                                 | 280 |
| Нестерова С.В., Вржосек Э.В., Олишевская Г.А. ПОКОЙ И ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН С НЕДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫМ ЗАРОДЫШЕМ (СЕМ. <i>ARISTOLOCHIACEAE</i> , <i>BERBERIDACEAE</i> , <i>PAPAVERACEAE</i> , <i>RANUNCULACEAE</i> , <i>VITACEAE</i> ) ..... | 282 |
| Одегова М. А., Кривошапкина Н.П., Рожина Е.Д. ВЕРТИКАЛЬНОЕ ОЗЕЛЕНЕНИЕ ИНТЕРЬЕРОВ ОБЩЕСТВЕННЫХ ЗДАНИЙ В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ .....                                                                                                         | 285 |
| Остроградский П.Г. ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ЗА ПЕРИОД С 1936 ПО 2007 ГГ. ....                                                                                                                                       | 287 |
| Павлова Е.О., Коробкова Т.С., Сабарайкина С.М. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ РОДА <i>CRATAEGUS</i> L. В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ .....                                                                                             | 289 |
| Павлова П.А., Перк А.А., Егорова М.С. ВЛИЯНИЕ БИОСТИМУЛЯТОРА ИЗ САПРОПЕЛЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ИНТРОДУЦЕНТОВ В УСЛОВИЯХ МНОГОЛЕТНЕЙ МЕРЗЛОТЫ .....                                                                                                 | 291 |
| Паутова И.А. ИТОГИ ИНТРОДУКЦИОННЫХ РАБОТ НА ПИТОМНИКЕ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ БИН РАН .                                                                                                                                                                | 294 |
| Полетаева И.И. АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОГО МНОГООБРАЗИЯ <i>RHODIOLA ROSEA</i> L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ .....                                                                                                                                                 | 296 |
| Попова О.С., Григорьевская А.Я. ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫЙ ВИДОВОЙ И ФОРМОВОЙ СОСТАВ ИНТРОДУЦЕНТОВ ОТДЕЛА <i>MAGNOLIOPHYTES</i> В ОЗЕЛЕНЕНИИ Г. ВОРОНЕЖА .....                                                                                       | 298 |
| Потапов А.А. ИНТРОДУКЦИЯ ЛЮПИНА ЖЕЛТОГО ( <i>LUPINUS LUTEUS</i> L.) И ЛЮПИНА УЗКОЛИСТНОГО ( <i>LUPINUS ANGUSTIFOLIUS</i> L.) В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ .....                                                                                             | 301 |
| Прохоров А.А. РОЛЬ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ В СОХРАНЕНИИ И МОБИЛИЗАЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ .....                                                                                                                                     | 302 |
| Путенихин В.П., Фарукинина Г.Г. ИНТРОДУКЦИЯ КЕДРА СИБИРСКОГО ( <i>PINUS SIBIRICA</i> DU TOUR) В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ .....                                                                                                                      | 305 |
| Рогожина Т.Ю., Борисова С.З. ИНТРОДУКЦИОННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ СЕМ. <i>RANUNCULACEAE</i> JUSS. В ЯКУТИИ .....                                                                                                                   | 307 |
| Розно С.А., Кавеленова Л.М. К ВОПРОСУ О БИОЛОГИЧЕСКОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЛЕСОСТЕПНОГО ПОВОЛЖЬЯ ДРЕВЕСНЫМИ ИНТРОДУЦЕНТАМИ .....                                                                                                      | 309 |
| Саодатова Р.З. РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА ЭКСПОЗИЦИИ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ ГЭС РАН ..                                                                                                                                                              | 311 |
| Сафаров А.К. ИНТРОДУКЦИЯ ПЕРСПЕКТИВНЫХ КОРМОВЫХ КУЛЬТУР В УЗБЕКИСТАНЕ .....                                                                                                                                                                      | 313 |
| Сафаров К.С. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ИНТРОДУКЦИЯ СОЛЕУСТОЙЧИВЫХ РАСТЕНИЙ В ЮЖНОМ ПРИАРАЛЬЕ. ....                                                                                                                                   | 316 |
| Святковская Е.А., Тростенюк Н.Н. ИНТРОДУКЦИЯ ОДНОЛЕТНИХ И ДВУЛЕТНИХ ТРАВЯНИСТЫХ ЦВЕТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ В ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ-ИНСТИТУТЕ .....                                                                                        | 318 |
| Седельникова Л.Л. ИНТРОДУКЦИЯ КОРНЕВИЩНЫХ, ЛУКОВИЧНЫХ И КЛУБНЕЛУКОВИЧНЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ В ЦЕНТРАЛЬНОМ СИБИРСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ .....                                                                                              | 320 |

|                                                                                                                                                                                                                      |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Сиротин А.А., Дейнека В.И., Сиротина С.С. О ВОЗМОЖНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ АДОНИСА ЛЕТНЕГО ( <i>ADONIS AESTIVALIS</i> ) КАК ИСТОЧНИКА АСТАКСАНТИНА .....                                                                    | 323 |
| Скупченко Л.А. ОПЫТ ИНТРОДУКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ В СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ .....                                                                                       | 325 |
| Соболева М.Н. ИНТРОДУКЦИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПАПОРОТНИКОВ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ САМ ГУ ..                                                                                                                                 | 328 |
| Соколова Е.А., Горина В.М., Тульчий М.С. БИОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЛИВЫ АЛЬПИЙСКОЙ ( <i>PRUNUS BRIGANTICA</i> ) И ЕЕ ГИБРИДОВ С АБРИКОСОМ ОБЫКНОВЕННЫМ И АЛЫЧОЙ ( <i>ROSACEAE</i> ) ..... | 330 |
| Супрун Н.А., Филимонова Е.С. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЦВЕТКА <i>HEDYSARUM GRANDIFLORUM</i> PALL. ( <i>FABACEAE</i> ) .....                                                                             | 332 |
| Сысолятина А.Е., Коробкова Т.С. ЛИАНЫ СЕМЕЙСТВА <i>RANUNCULACEAE</i> JUSS. В ЯКУТСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ .....                                                                                                        | 333 |
| Таран А.А. РАЗВИТИЕ ОДНОЛЕТНЕГО СТЕБЛЯ <i>ROBINIA PSEUDOACACIA</i> L. В УСЛОВИЯХ САХАЛИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ДВО РАН .....                                                                                       | 335 |
| Тетеря О.П., Наврошь Е.Н. РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ, КУЛЬТИВИРУЕМЫЕ В ОРАНЖЕРЕЕ БОТАНИЧЕСКОГО САДА – ИНСТИТУТА ДВО РАН .....                                                                                 | 336 |
| Ткаченко К.Т. ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ – КАК КРИТЕРИЙ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ДИАСПОР .....                                                                                                                                      | 339 |
| Трулевич Н.В. СОЗДАНИЕ МНОГОЛЕТНИХ УСТОЙЧИВЫХ СОЧЕТАНИЙ РАСТЕНИЙ ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ ...                                                                                                                                 | 341 |
| Тукачев С.Н., Шишов А.Д. СИСТЕМНЫЙ (ГЕНОМНО-АДАПТИВНЫЙ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ) ПОДХОДЫ К ИНТРОДУКЦИИ РАЗЛИЧНЫХ ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ГРУПП РАСТЕНИЙ .....                                                               | 343 |
| Тхазаплижева Л.Х., Шхагапсоев С.Х. ОЦЕНКА ИНТРОДУКЦИИ НЕКОТОРЫХ ЛУКОВИЧНЫХ В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА КБГУ .....                                                                                                  | 344 |
| Урусов В.М., Чипизубова М.Н., Варченко Л.И., Лобанова И.И. О ВОЗМОЖНОСТЯХ ИНТРОДУКЦИИ ХВОЙНЫХ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА .....                                                                                     | 347 |
| Фадеева И.В., Егоров А.А. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЗИМНЕГО ПОКОЯ У <i>TILIA CORDATA</i> MILL. И <i>T. PLATYPHYLLOS</i> SCOP. В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ .....                                                                       | 350 |
| Федоров И.А., Павлова П.А. ЯКУТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД И ОХРАНА РЕДКИХ РАСТЕНИЙ ЯКУТИИ                                                                                                                                 | 353 |
| Федосеева Г.П., Халатян О.В., Оконешникова Т.Ф. ИНТРОДУКЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>AMARANTHACEAE</i> НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ .....                                                                                     | 355 |
| Федотова И.Э., Ефремова О.В., Колесникова А.Ф. ИЗУЧЕНИЕ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ВИДОВ РОДА <i>PRUNUS</i> В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОГО РАЙОНА РОССИИ .....                                                                  | 357 |
| Фирсов Г.А., Орлова Л.В. НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ ХВОЙНЫХ В РОССИИ .                                                                                                                                | 360 |
| Хабибов А.Д., Кумаева У.Х., Шахбанова С.Ш. ИНТРОДУКЦИОННЫЙ АНАЛИЗ <i>NIGELLA SATIVA</i> L. ВО ВНУТРЕННЕГОРНОМ ДАГЕСТАНЕ .....                                                                                        | 363 |
| Цейтин Н.Г., Васильев Н.П. ИНТРОДУКЦИЯ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ УЧАСТКЕ В ВОЛХОВСКОМ РАЙОНЕ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ .....                                                     | 366 |
| Чепик Ф.А. ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ .....                                                                                                                         | 368 |
| Чубатова Н.В. ОНТОГЕНЕЗ И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ <i>SILENE DICHOTOMA</i> ENRH. ( <i>CARYOPHYLLACEAE</i> )                                                                                                                 | 371 |
| Шевчук С.В. СОЗДАНИЕ ЭКСПОЗИЦИОННОГО УЧАСТКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ВЕРЕСКОВЫХ ( <i>ERICACEAE</i> ) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ 1–3 ЛЕТНИХ МАЛООБЪЕМНЫХ КОНТЕЙНЕРИЗИРОВАННЫХ САЖЕНЦЕВ .....                                   | 373 |
| Шелехова О.М. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ КОЛЛЕКЦИИ АСТИЛЬБЫ БОТАНИЧЕСКОГО САДА-ИНСТИТУТА ДВОРАН .....                                                                                                                     | 375 |
| Шилова И.В., Машурчак Н.В. ФЕНОРИТМ КРОВОХЛЕБКИ ЛЕКАРСТВЕННОЙ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В УСЛОВИЯХ Г. САРАТОВА .....                                                                                                           | 377 |
| Шумихин С.А., Плюснина М.А. СУТОЧНАЯ РИТМИКА ЦВЕТЕНИЯ ГЛАДИОЛУСА ГИБРИДНОГО В УСЛОВИЯХ ПРЕДУРАЛЬЯ .....                                                                                                              | 380 |
| Юдин С.И. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ ГОРНОГО АЛТАЯ В УСЛОВИЯХ КОЛЬСКОГО ЗАПОЛЯРЬЯ .....                                                                                                              | 382 |



Научное издание

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ  
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ  
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

*Материалы всероссийской конференции*

**ЧАСТЬ 6**

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ  
ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ**

*Материалы публикуются в авторской редакции*

Ответственные за выпуск:

*Крышень А.М.*

*Сысоева М.И.*

*Тимофеева В.В.*

*Фото И. Георгиевского*

*Рисунок на обложке Т. Анненкова*

Сдано в печать 14.08.08 г. Формат 60х84<sup>1</sup>/<sub>8</sub>. Гарнитура Times New Roman.

Печать офсетная. Уч.-изд. л. 45,0. Усл. печ. л. 45,5. Тираж 400 экз.

Изд. № 107. Заказ № 741.

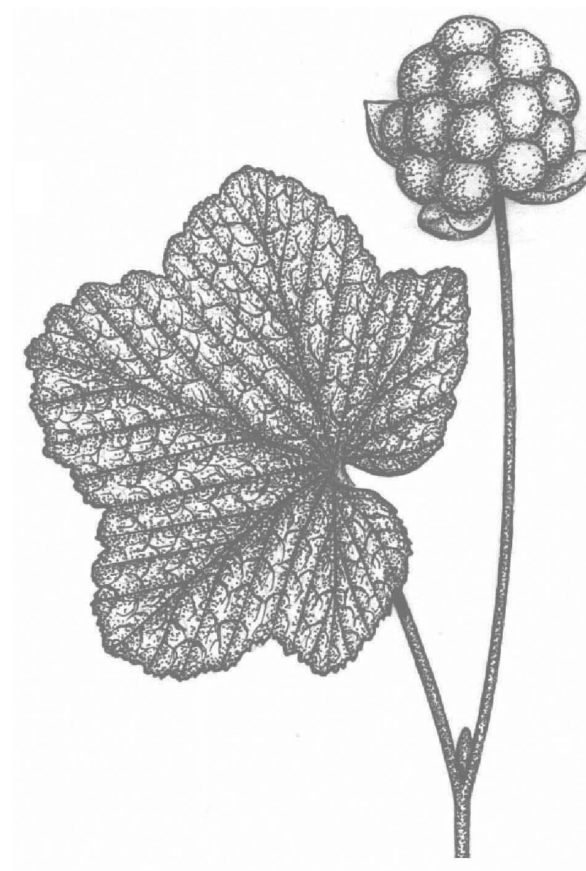
Карельский научный центр РАН  
Редакционно-издательский отдел  
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50





РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

**XII съезд**



**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ  
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ  
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

ЧАСТЬ 6

Петрозаводск  
2008

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО  
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК  
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН  
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН  
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ



**XII** съезд  
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ  
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ  
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

**МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ  
(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)**

**Часть 6**

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ  
ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ**

ПЕТРОЗАВОДСК  
2008

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА:** Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 6: Экологическая физиология и биохимия растений. Интродукция растений. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 392 с.

ISBN 978-5-9274-0329-5

В 6 книгах представлены материалы Всероссийской научной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века», проведенной в рамках XII съезда Русского ботанического общества. Их содержание отражает состояние современной ботанической науки в России. Распределение материалов по 17 секциям проведено программным комитетом с учетом мнения авторов. Материалы каждой секции являются фактически самостоятельными сборниками статей, и все они в свою очередь сгруппированы в 6 частей. Часть 1 – «Структурная ботаника», «Эмбриология и репродуктивная биология». Часть 2 – «Альгология», «Микология», «Лихенология», «Бриология». Часть 3 – «Молекулярная систематика и биосистематика», «Флора и систематика высших растений», «Палеоботаника», «Культурные и сорные растения», «Ботаническое ресурсосведение и фармакогнозия», «Охрана растительного мира». Часть 4 – «Сравнительная флористика», «Урбанофлора». Часть 5 – «Геоботаника». Часть 6 – «Экологическая физиология и биохимия растений», «Интродукция растений».

*Редакционная коллегия:*

Алексеева-Попова Н.В., Арнаутова Е.М., Гамалей Ю.В., Маслова Т.Г.,  
Марковская Е.Ф., Паутова И.А., Прохоров А.А., Семихатова О.А.,  
Слемнев Н.Н., Сысоева М.И., Тимофеева В.В., Чеботарева К.Е

*Съезд и Конференция проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Президиума РАН, Отделения биологических наук РАН, Санкт-Петербургского научного центра РАН, Карельского научного центра РАН*

ISBN 978-5-9274-0329-5

**СЕКЦИЯ**  
**ИНТРОДУКЦИЯ**



ИНТРОДУКЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *ROSA* L. СЕКЦИИ *CINNAMOMEAE* DC.  
НА ГУНИБСКОМ ПЛАТО

Абакарова Б. А.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Секция *Cinnamomeae* DC. имеет большое практическое значение благодаря тому, что ее представители дают высококачественное сырье для получения витамина С, являются прекрасными витаминными. Ни один из видов, относящихся к другим секциям рода, не дает подобных результатов (Юзепчук, 1941).

На Кавказе секция *Cinnamomeae* представлена 8 видами: *R. oxyodon* Boiss., *R. prokhanovii* Galushko, *R. sosnovskjana* Tamamsch., *R. majalis* Herrm., *R. glabrifolia* C.A. Mey ex Rupr., *R. adenophylla* Galushko, *R. balcarica* Galushko, *R. obtegens* Galushko (Бузунова, Камелин, 2004).

По совокупности морфологических признаков виды этой секции можно объединить в несколько групп. Эти группы независимо обособились в процессе эволюции и некоторые из них вне пределов Кавказа, а проникли они на Кавказ в результате неоднократного изменения климата разными путями и в разное время (Бузунова, Камелин, 2004).

В Дагестане произрастает 4 вида этой секции: *R. oxyodon*, *R. prokhanovii*, *R. sosnovskjana*, *R. glabrifolia*.

Цикл *Pendulinae* Juz. представлен тремя видами: *R. oxyodon*, *R. prokhanovii*, *R. sosnovskjana*.

В Дагестане *Rosa oxyodon* Boiss. произрастает, как правило, на остепненных лугах, в мезофитных кустарниковых формациях, по опушкам лесов на высоте 1400 м и выше – Кайтагский район (с. Маджалис), Ботлихский район (с. Анди), Гунибский район (с. В. Гуниб, Куяда), Гергебильский район (с. Кикунь), Кулинский район (с. Кули, Вачи, Хосрех), Чародинский район (Гочоб, Гачода), Тляротинский район (с. Кутлаб, Хибда), Рутульский район (с. Рутул), Ахтынский район (с. Мудисах, долина р. Ахты-чай, с. Текиперкент), Агульский район (с. Чираг), Левашинский район (с. Цудахар), Шамильский район (с. Телетль), Цунтинский район (с. Кидеро, Бежта), Хивский район (с. Хоредж). Кавказский эндемик. Цветет в июне-июле. В пределах Дагестана проявляет сильную изменчивость почти по всем морфологическим признакам.

*R. sosnovskjana* – встречается по опушкам сосновых лесов, мелкотравных мезофитных лугах. – Чародинский район (Карахская дача), Кулинский район (с. Кули). Кавказский эндемик. Цветет в июне-июле. Встречается редко. Вид малоизучен.

*R. prokhanovii* – произрастает на сухих склонах, в кустарниковых зарослях. – Лакский район (с. Куркли). Кавказский эндемик. Цветет в июне-июле.

Цикл *Majalis* Juz. в Дагестане представлен видом *R. glabrifolia* (var. *R. glabrifolia* C.A. Mey ex Rupr., var. *pubescens* Buzunova et Kamelin), который встречается на луговых степях, среди кустарников на высоте 1800 м. – Рутульский район (с. Аракул). Цветет в июне-июле. Вид впервые приводит для Дагестана Е.С. Колобов (1985).

Типичный представитель этого цикла *R. majalis* в Дагестане не встречается, хотя А.А. Лепехина отмечает его для Махачкалы в качестве интродукта («изредка встречается в Махачкале»).

С целью расширения родовой коллекции *Rosa* в ГорБС была начата работа по интродукции видов секции *Cinnamomeae* DC. На сегодняшний день в коллекции представлены молодые растения (до 10 лет) семенного происхождения. Этот способ размножения позволяет с момента прорастания поставить растение в те условия окружающей среды, в которых им придется расти и развиваться.

В настоящем сообщении приводятся данные по интродукции некоторых видов рода *Rosa* (*R. rugosa* Thunb., *R. majalis* Herrm., *R. beggeriana* Shrenk, *R. acicularis* Lindl., *R. amblyotis* C.A. Mey, *R. glabrifolia* C.A. Mey. ex Rupr., *R. marretii* Lev.), относящихся к секции *Cinnamomeae*, на Гунибском плато (1650–2000 м над ур.м.).

*R. rugosa* – кустарник высотой до 2-х м. Естественный ареал находится на Тихоокеанском побережье российского Дальнего Востока, в Корее, Японии.

Экземпляры ГорБС выращены из семян, полученных из Молдавского ботанического сада. В настоящее время кусты достигли высоты 80–110 см. Vegetирует со второй половины апреля до первой половины ноября. Цветение начинается в первой декаде июня и продолжается до созревания плодов. Цветение обильное. Вид самостерильный. Созревание плодов начинается в третьей декаде августа. Плодоношение среднее. Средняя масса плода 4,5 г. Декоративность 6–7 баллов. Зимостойкость отличная, подмерзания ветвей и обрастающих веточек нет.

*R. majalis* – кустарник высотой до 2-х м. В естественном виде распространена на севере Европейской части России, на Урале, в Западной и Восточной Сибири.

Экземпляры ГорБС семенного происхождения. Кусты высотой 130–155 см. Vegetирует со второй половины апреля по начало ноября. Цветет с 13.06 по 30.06. Цветки душистые, розовые, одиночные, около 5,5–6,5 см в диаметре. Плоды созревают в конце августа. Плодоношение среднее. Форма плодов различная – от сильно выгнутых до округлых. Средняя масса плода 1,0 г. Вид самофертильный. Характеризуется повышенным образованием корневых отпрысков. Декоративность 6 баллов. Зимостойкость отличная.

*R. beggeriana* – кустарник высотой до 2,5 м. Область распространения – Средняя Азия.

Экземпляры ГорБС (2 растения) выращены из семян, полученных из ЦСБС. Высота кустов 110 см. Начало вегетации во второй половине апреля, завершает вегетацию в последних числах октября. В текущем году не цвела. Зимостойкость хорошая, подмерзают концы однолетних ветвей и обрастающих веточек не более 5% от их длины.

*R. acicularis* – кустарник высотой до 2-х м. Широко распространена в лесных и лесостепных зонах северных областей европейской части России, Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Средней Азии и в лесах Тянь-Шаня.

Экземпляры ГорБС (4 растения) выращены из семян, полученных из дендрария г. Архангельска. В возрасте 3-х лет достигли высоты 28–31 см. Начало вегетации во второй декаде апреля, конец вегетации – в начале ноября. Не цветет. Зимостойкость отличная.

*R. amblyotis* – кустарник высотой до 2-х м. Широко распространена в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке.

Экземпляры ГорБС (4 растения) выращены из семян, полученных из дендрария г. Архангельска. В возрасте 3-х лет достигли высоты 28–30 см. Начало вегетации во второй декаде апреля, конец – в начале ноября. Не цветет. Зимостойкость отличная.

*R. glabrifolia* – кустарник высотой до 2-х м. Широко распространена в Восточной Европе и Западной Сибири.

Экземпляр ГорБС семенного происхождения. Семена получены из Южносахалинского ботанического сада г. Южносахалинска. В возрасте 3-х лет достигает высоты 27 см. Вегетирует со второй половины апреля до конца октября. Цветение не наблюдалось. Зимостойкость хорошая.

*R. marrettii* – прямостоячий кустарник. Область естественного распространения – Дальний Восток, Сахалин.

Экземпляр ГорБС семенного происхождения. Семена получены из Южно-Сахалинского ботанического сада г. Южно-Сахалинска. В возрасте 3-х лет достигает высоты 30 см. Вегетирует со второй половины апреля до конца октября. Цветение не наблюдалось. Зимостойкость хорошая.

Все вышеперечисленные виды в условиях Гунибского плато характеризуются хорошей зимостойкостью, обладают неплохой адаптивной способностью и могут пополнить флору горного Дагестана как перспективные высоковитаминные виды.

#### Литература

Бузунова И.О., Камелин Р.В. Виды рода *Rosa* L. (*Rosaceae*) секции *Cinnamomeae* DC. во флоре Кавказа // Новости систем. высших растений. 2004. Т. 36. С.112–124.

Лепехина А.А. Определитель деревьев и кустарников Дагестана // Махачкала, 1971. 243 с.

Юзенчук С.В. Род роза (шиповник) – *Rosa* L. // Флора СССР. М.-Л., 1941. Т. 10. С. 341–506.

### МОРФОГЕНЕЗ *DISTICHLIS SPICATA* (L.) GREENE ИНТРОДУЦИРОВАННОГО В ЮЖНОМ ПРИАРАЛЬЕ

Ажиев А.Б., Юлдашева А.К., Абатова Ф.Р.

Нукус, Республика Каракалпакстан, Нукусский Государственный педагогический институт им. Ажинияза

Естественный растительный покров Средней Азии и в частности Каракалпакстана разнообразен. Интенсивное развитие орошаемого земледелия на экстенсивной основе, особенно в последнее 30–40 лет привело к снижению уровня Аральского моря, а в последние годы – к катастрофическим изменениям. Величина площади осушки за период 1962–2000 гг. составляет 8654 км<sup>2</sup> (южной части моря). В настоящее время более 50% орошаемых земель подвержены засолению.

Ежегодно потери, вызываемые засолением, ориентировочно оцениваются в 2 млрд. долл. США.

В результате длительного неправильного использования пастбищ (перевыпас, вырубка пастбищных кустарников, полукустарников, распашка под культуры, а потом забрасывание пахотных земель и т.д.) заросли многих ценных кормовых растений изрежены или выпали из травостоя.

Значительные массивы ценных природных пастбищ превратились в малопродуктивные, непригодные для хозяйственного пользования. Для развития животноводства необходимо проведение комплекса мероприятий, направленных на повышение урожайности существующих и создание искусственных пастбищ и сенокосов.

В аридных условиях по своей урожайности, жизнеспособности почвозащитным свойствам и качеству кормов выделяются виды с многолетним корневищем. В этом отношении перспективна интродукция длиннокорневищного вида *Distichlis spicata* (L.) Greene (сем. *Poaceae*) выдерживающего засоление более 2% и используемого для зарастания дна осушенного озера Текскоко в Мексике.

Правительство Мексики разработало программу по ликвидации последствий усыхания озера Текскоко. В 1971 г. был утвержден «Проект озера Текскоко», цель которого защитить водные и земельные ресурсы долины, окружающей Мехико. Проект предусматривал высадку на дне усохшего озера адаптированного галофита – дистихлиса колосовидного. В течении 15 лет экспериментальных работ им удалось закрепить свыше 12 тыс. га осушенной территории Текскоко. И, самое главное, что с помощью дистихлиса удалось защитить население Мехико и окраины посёлков от вредоносной соли и пыли.

В 1994 г. из Мексики учеными – ботаниками НГПИ им. Ажинияза было получено 379 растений *Distichlis spicata*.

Для создания устойчивой кормовой базы проводятся работы по повышению урожайности существующих и созданию искусственных пастбищ и сенокосов, включающие комплексное изучение перспективных кормовых растений в различных природных зонах Узбекистана. В связи с этим целенаправленный поиск в природной флоре ценных в кормовом отношении и обладающих широким диапазоном адаптаций к новым условиям существования многолетних трав, приобретает особую актуальность (Kamalov, Ashurmetov, 1998).

В аридных условиях по своей урожайности, жизнеспособности, почвозащитным свойствам и качеству кормов выделяются виды с многолетним корневищем. В этом отношении перспективна интродукция длиннокорневищного вида *Distichlis spicata*, выдерживающего засоление до 2% и используемого для зарастания осушенного дна озера Текскоко в Мексике (Llerena et al., 1988).

Интродукционное изучение нового для Узбекистана кормового растения *Distichlis spicata* для закрепления осушенного дна Аральского моря и засоленных бросовых земель имеет как научное, так и большое практическое значение в условиях Южного Приаралья (ЮПА). В частности изучение морфогенеза данного вида является одним из важных моментов.

Целью работы явилось исследование морфогенеза вегетативных и генеративных органов *D. spicata* в условиях интродукции ЮПА.

Опыты по интродукции *D. spicata* в Каракалпакстан начаты в 1994 г. Рассадку размножили в Ботсаду Нукусского государственного педагогического института имени Ажинияза (НГПИ), расположенного в районе Грачевой рощи на окраине г. Нукуса. Посадку проводили на опытном участке (30 м<sup>2</sup>) в шахматном порядке по схеме 2×2 м. Биоморфологические признаки растения изучались в 2-х периодах онтогенеза (виргинильном и генеративном) по И.Г. Серебрякову (1964), классификация диагностических признаков проводилась по методу А.Г. Еленевского (1997).

В условиях ЮПА *D. spicata* – многолетний, поликарпический, длиннокорневищно-безрозеточный, столонобразующий, плотнодерновинный злак с внутривлагалищным типом возобновления побегов. Вегетативные побеги удлинённые корневищно-безрозеточные. Стебель при основании ветвистый, прямой, гладкий, прямостоячий. Достигнув 70–80 см высоты, он растёт плагиотропно, достигая 200–226 см длины, приподнимаясь вверх, с ветвлением до 5–6 порядка.

Генеративные побеги безрозеточные и корневищно-безрозеточные. Корневая система представлена придаточными корнями, формирующимися как в узлах корневища, так и у основания ортотропных надземных побегов. Корень белый, заострённый, способный быстро проникать в почву. Основная масса корней располагается на глубине 20–40 см. Ветвление корней доходит до третьего порядка, корни третьего порядка 0,5–1,0 см длины. Размножается в основном вегетативным путём.

Виргинильные растения представлены системой из 2–3 парциальных кустов, соединённых подземными коммуникационными корневищами. Парциальные кусты возникают из верхушечных почек молодых корневищ-отбегов<sup>1</sup>, когда они, загибаясь вверх, выходят на поверхность почвы и дают начало побегам III–IV порядка. Каждый парциальный куст имеет 4–18 отбегов и 3–7 коммуникационных корневища. Отбеги формируются из пазушных почек нижних узлов надземных побегов.

Виргинильные особи (вегетативного происхождения) представляют собой систему парциальных кустов, в которой имеется, по крайней мере, один трёхлетний куст и несколько молодых парциальных кустов. Особи не имеют чётких границ. Побеги I порядка достигают 15–210 см, на них развивается 7–23 листьев длиной 21–30 см. Это вполне развитый стolon с удлинёнными междоузлиями 15–17 см.

Молодые генеративные растения, зацветающие в год посадки (растения представлены первичным маточным кустом и парциальными кустами II порядка), образуют систему из 4–6 парциальных кустов. Корневищно-безрозеточные генеративные побеги возникают на маточном кусте и ранних парциальных кустах I порядка. Генеративный побег достигает 147–226 см длины, имеет 11–23 листьев длиной 21–29 см. Соцветие – сложный колос или колосовидная метёлка, число колосьев от 75 до 518. У молодых генеративных растений возрастает число коммуникационных корневищ, однако, их в 2–3 раза меньше числа отбегов. Диаметр корневищ 0,5–0,8 см. Корневая система представлена корнями двух типов: многочисленные тонкие 0,09–0,1 см в

<sup>1</sup> Отбеги – молодые, активно растущие корневища, обеспечивающие захват территории (Еленевский, 1997).



диаметре, развивающиеся на орто- и плагиотропных побегах, и малочисленные толстые (0,2–0,3 см в диаметре), шнуровидные, длинные, прямые и спирально-закрученные 70–105 см, отходящие от корневищ и отбегов.

Средневозрастные генеративные растения образуют систему из многих 1–3 летних парциальных кустов. Каждый парциальный куст в среднем формирует 70–250 генеративных побегов. Длина плагиотропной части корневища 200–300 см, диаметр 1,5–2,2 см. Благодаря прочности коммуникационных корневищ связь между парциальными кустами сохраняется. Число генеративных побегов возрастает. Корневая система представлена многочисленными молодыми и старыми придаточными корнями.

Плагиотропные столоны в свою очередь образуют надземную коммуникацию парциальных кустов.

Однодольные травы, к которым относятся представители семейства *Poaceae*, в том числе и *D. spicata*, обладают специфическими приспособительными признаками. Их побеги и корневая система часто претерпевают глубокие метаморфозы (Kova'ch, 1987).

*D. spicata* по классификации И.О. Байтулина (1977) относится к 4-мочковато-диффузному типу, корневая система представлена придаточными корнями I, II, и III порядков, развивающихся на вегетативных органах и в основном на корневищах. Корневище состоит из нескольких укороченных (1,0–4,8 см) и удлинённых (5,0–7,3 см) междоузлий, от которых отходят придаточные корни I порядка, густо покрытые всасывающими эфемерными корнями. От корней I порядка отходят корни II и III порядков. На опытном участке основная масса корней (65%) располагается на глубине 20–40 см в горизонте с засолением 0,236 г/л.

Придаточные корни I порядка в первый год вегетации достигают 40–45 см в длину, имеют шнуровидную форму. На третий-четвертый год вегетации достигают 90–105 см длины, и 0,2–0,35 см в диаметре. Цвет – от темного до светло-коричневого. Корень может быть прямым геотропным или спирально-закрученным, это зависит в основном от степени засоленности и влагообеспеченности почвы. Корни I порядка по всей длине густо покрыты эфемерными корнями (35–40 на 1 мм<sup>2</sup>), длина которых в среднем равна 0,3 мм. По всей длине на расстоянии 1,5–2,5 см формируются короткие (0,3–0,7 см) корешки II порядка толщиной 0,2 см, отличающиеся от остальных корней II порядка шнуровидной формой, и тем, что при отмирании корней I порядка, они трогаются в рост.

Большинство корней, скручиваясь и переплетаясь между собой, образуют густые сплетения на глубине 15–40 см. При достаточном увлажнении корни II порядка достигают 7–10 см в длину.

Корни III порядка, густо расположенные на корнях II порядка, почти прозрачные, достигают 1,5–3,0 см длины, и 0,08 см диаметра.

В наших опытах признаки старения растений: старая генеративная, субсенильная и сенильная фазы – не наблюдались.

#### Литература

- Байтуллин И.О. Экоморфоз корневой и системы растений в аридной зоне Казахстана: Автореф. дис. ...д-ра. биол. наук. Ташкент, 1977. 58 с.
- Досбергенов С.Н. Изменение гидрохимического режима морских грунтовых вод осушенного дна Аральского моря // Проблемы освоения пустынь. 2001. № 4. С. 59–63.
- Еленевский А.Г. Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков. М., 1997. 141 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1983. 292 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.-Л., 1964. Т. 3. С. 154–170.
- Шальт М.С. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.-Л., 1960. Т. 2. С. 369–445.
- Kamalov Sh., Ashurmetov O.A. Phytomelioration of Aral Sea dried bottom and Amudarya delta // Journal of arid land studies. 1998. Vol. 7. P. 311–314.
- Llerena F.V.A., Tarin V.M. Una alternativa para integrar ala productividad altunos de las areas altamente salino sodicos del pais // 2da conferencia interamericana-sobre tecnologia de la salinidad y manejo del agua. Cd. Juarez. Chih. Mexico. 1988. P. 17–54.

## РЕДКИЕ, ОХРАНЯЕМЫЕ РАСТЕНИЯ В КОЛЛЕКЦИИ ИРИДАРИЯ БОТАНИЧЕСКОГО САДА БИН РАН

Алексеева Н.Б.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

45 лет существует Иридарий в Ботаническом саду БИН РАН, на котором располагается одна из богатейших коллекций сем. *Iridaceae*. Здесь прошли испытание более 120 видов из 37 родов сем. *Iridaceae*, среди них ведущие многолетники из родов *Acidanthera*, *Belamcanda*, *Crocus*, *Gynandris*, *Gladiolus*, *Iridodictium*, *Iris*, *Juno*, *Pardanthopsis*, *Sisyrinchium*, *Tigridia*, *Tritonia*, *Xiphium* и др. Собственно поэтому экспозиционный участок и получил свое название – Иридарий. Однако, основное внимание уделено типовому роду сем. *Iridaceae* – роду *Iris*

(Касатик). Этот удивительный многолетник издавна привлекает внимание и профессионалов, и любителей. В настоящее время в коллекции представлено около 100 видов и разновидностей представителей природной флоры, более 450 культиваров рода Касатик и виды 11 других родов сем. *Iridaceae*.

На территории России сем. *Iridaceae* представлено 6 родами – *Belamcanda*, *Crocus*, *Gladiolus*, *Iris*, *Pardanthopsis* и *Sisyrinchium* (Доронькин, 1987; Михеев, 2006; Павлова, 1987, 2006; Введенский, Федченко, Черняковская, 1935; Цвелев, 1979). Около 40 видов включает род *Iris*, остальные роды представлены 1–3 видами. Согласно Красной книге РСФСР (Красная книга РСФСР, 1988), ту или иную категорию качественной оценки объектов охраны, действующую в рамках Международного союза охраны природы (МСОП) для России имеют: *Belamcanda chinensis*, *Crocus biflorus*, *C. speciosus*, *C. vallicola*, *Gladiolus palustris* и 10 видов рода *Iris*, а именно: *Iris acutiloba*, *I. ensata*, *I. ludwigii*, *I. vorobievii* (как *I. mandshurica*), *I. notha*, *I. pumila*, *I. scariosa*, *I. tigridia*, *I. timofejewii*, *I. ventricosa*.

Создание экспозиционных модулей на территории Иридария с видами, собранными в природе в различных областях России – в Европейской части, на Северном Кавказе, в Сибири и в Приморском крае, позволило продемонстрировать широкому кругу посетителей: специалистам и любителям около 30 видов рода *Iris*, в том числе 7 редких: *I. ensata*, *I. ludwigii*, *I. vorobievii*, *I. notha*, *I. pumila*, *I. scariosa*, *I. ventricosa*. Все виды выращиваются на открытом участке, без каких-либо укрытий на зимний период. *I. ensata*, *I. notha* и *I. pumila* легко адаптировались на Иридарии, ежегодно цветут и плодоносят. В 2001 году цвел *I. ludwigii*, однако семян не завязал. С 2002 года в коллекции выращиваются две популяции *I. ventricosa* – одна из Забайкалья, другая – из Приморского края, цветения не наблюдалось. Два редких вида *I. scariosa* и *I. vorobievii* цвели в 2007 году, семян не завязали. Из других родов сем. *Iridaceae*, вызывающих трудности при выращивании, является вид *Belamcanda chinensis*. Следует продолжить наблюдение. Редкий вид *Crocus speciosus* легко адаптировался в Ботаническом саду. Он выращивается на четырех коллекционных участках: Сад непрерывного цветения, коллекция луковичных растений, альпинарий, иридарий. Размещение растений таким образом поможет в дальнейшем подготовить материал для реинтродукции редких видов. За счет растений из других семейств, а их на Иридарии около 7, удалось расширить ассортимент декоративных растений на экспозиционном участке, среди них есть и редкие виды, занесенные в Красную книгу РСФСР: *Allium altaicum*, *A. pumilum*, *Colchicum autumnale*, *Paenonia tenuifolia*. Они легко адаптировались на участке, ежегодно цветут и плодоносят.

Важным аспектом является использование коллекционного фонда в учебной и просветительской работе. Посетители Иридария могут познакомиться с видовым разнообразием сем. *Iridaceae* природной флоры, в т. ч. произрастающих на территории России. На информационных табличках (в дальнейшем планируется создать красочные информационные стенды) посетители сада могут почерпнуть информацию о редких видах, занесенных в различные региональные Красные книги (таковых на Иридарии – 16), познакомиться с группами луковичных, клубнелуковичных и корневищных растений этого семейства. Несомненно, сорта подрода *Iris* обладают особенной декоративностью, и именно они привлекают в сад в июне наибольшее количество посетителей, однако, цветение представителей сем. *Iridaceae* на Иридарии можно наблюдать с апреля по октябрь. С середины апреля зацветают мелколуковичные «ирисы» – *Iridodictium*. Виды *Crocus* цветут и весной, и осенью. В мае-июне цветут касатики из подродов *Ioniris*, *Eremiris* и подрода *Iris*. В середине лета радуют цветением «английские ирисы» – *Xiphium* и касатики подрода *Limniris*. Чуть позже зацветают ирисы из подрода *Xyridion*, а в конце лета – виды рода *Gladiolus*. До октября-ноября цветут *Acidanthera* и *Tigridia*. В феврале-апреле 2008 года на фотовыставке, посвященной 45-летию Иридария, в Музее Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН посетители сада смогли увидеть всю палитру красок представителей сем. *Iridaceae*. Многие, впервые узнали об истории создания Иридария, ознакомились с отечественной и зарубежной литературой, увидели редкие и охраняемые виды, занесенные в Красную книгу РСФСР, познакомились с отдельными группами как ботанической, так и садоводческой классификацией ирисов.

Таким образом, на Иридарии выращиваются, изучаются и демонстрируются широкому кругу посетителей различные представители сем. *Iridaceae*. Среди них редкие растения (около 16), занесенные в различные региональные Красные книги или списки охраняемых растений, а также представители других семейств, виды которых также являются редкими. Из растений, занесенных в Красную книгу РСФСР, на Иридарии выращиваются 13 видов, из 6 родов: *Allium altaicum*, *A. pumilum*, *Belamcanda chinensis*, *Colchicum autumnale*, *Crocus speciosus*, *Iris ensata*, *I. ludwigii*, *I. vorobievii*, *I. notha*, *I. pumila*, *I. scariosa*, *I. ventricosa*, *Paenonia tenuifolia*.

#### Литература

- Доронькин В.М. Семейство *Iridaceae* – Касатиковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 114–124.  
Красная книга РСФСР. М., 1988. 390 с.  
Михеев А.Д. *Iridaceae* Juss. // Конспект флоры Кавказа. СПб, 2006. Т. 2. С. 102–114.  
Павлова Н.С. Касатиковые – *Iridaceae* Juss. // Сосуд. раст. советск. Дальн. Вост. Л., 1987. Т. 2. С. 414–426.

Павлова Н.С. Касатиковые – *Iridaceae* Juss. // Флора Российского Дальн. Вост. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» Т. 1–8 (1985–1996). Владивосток, 2006. С. 415–425.

Введенский А.И., Федченко Б.А., Черняковская Е.Г. Сем. Касатиковые – *Iridaceae* Lindl. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 498–588.

Цвелев Н.Н. *Iridaceae* Juss. – Касатиковые // Флора Европейской Части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 292–311.

## ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ *ALLIUM GUNIBICUM* MISCZ. EX GROSSH. (*ALLIACEAE*) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

Алибегова А.Н.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Нарушение экологических условий местообитаний при освоении горных районов (выпас скота, рубка лесов, загрязнение атмосферы, эрозия почв) приводит к заметному сокращению биологического разнообразия природной флоры. Интродукция растений позволит решить проблему охраны, воссоздания и использования популяций (Некрасов, 1993). Особое значение имеет охрана эндемичных видов, так как они могут быть изучены только в их классических местонахождениях.

Одним из таких видов является узкоэндемичный дагестанский вид из ксерофитного известнякового Дагестана – лук гунибский (*Allium gunibicum* Misch. ex Grossh). *A. gunibicum* – корневищно-луковичный многолетник, произрастает в среднем горном поясе, на сухих известняковых и травянистых склонах, на скалах. Locus classicus «Гуниб». Занесен в Красные книги Дагестана и РСФСР (3 категория) (Растительные ресурсы, 1986; Красная книга РСФСР, 1988; Красная книга Республики Дагестан, 1998). Декоративное растение.

В задачу исследований входило изучение фенологических особенностей и морфологической изменчивости *A. gunibicum* в условиях интродукции.

На Гунибскую экспериментальную базу Горного ботанического сада (1750 м над ур. моря) были пересажены луковичи *A. gunibicum*, собранные из удаленных друг от друга природных местообитаний с различных высот – Могох (720 м), Кудутль (1330 м), Гуниб (1750 м), Седло-гора (2000 м), Гуниб (гора Маяк) (2100 м).

Чтобы исключить влияние экологических условий на дифференциацию популяций исследуемые виды выращивались в одинаковых условиях. По Грайму, сравнительное изучение большого числа видов и популяций с контрастной экологией при выравненных экспериментальных условиях прорастания, роста и размножения позволяет познать основные пути адаптивной специализации растений и идентифицировать характеристики истории развития и физиологии, определяющие пригодность или недостаточную годность отдельных местообитаний (Grime, 1979; Магомедмирзаев, Магомедмирзаев, 1996).

Фенологические наблюдения проводились с апреля по октябрь по методике изучения фенологии многолетних растений (Зайцев, 1978). Внутри- и межпопуляционную изменчивость изучали путем морфометрических исследований репрезентативной выборки из каждой популяции у 30 модельных растений в генеративном состоянии, у которых измерялись 24 морфологических параметра вегетативных и репродуктивных органов. Полученные данные обрабатывались статистически: определялись среднеарифметическое и его ошибка ( $\bar{x} \pm S\bar{x}$ ), коэффициент вариации  $CV$  (Лакин, 1980; Зайцев, 1984). Статистические характеристики получены при помощи пакетов программ «EXCELL» и «STATISTICA». Уровни варьирования приняты по Г.Н. Зайцеву (1984):  $CV > 20\%$  – высокий,  $CV = 11–20\%$  – средний,  $CV < 10\%$  – низкий.

Все исследованные растения полностью проходят жизненный цикл в условиях Гуниба. Растения *A. gunibicum*, взятые для интродукции из разных мест, имеют неодинаковую фенологию. В 2003 г. бутонизация и начало выхода цветков из чехла наблюдалась у популяций на высоте 2100 и 2000 м над ур.м. – во второй декаде июля, на 1750 и 1330 м – в третьей декаде июля, а на 720 м – в третьей декаде августа. Полное цветение у растений отмечалось в третьей декаде августа, первой декаде сентября и во второй декаде сентября у популяций на разных высотах соответственно.

У растений с больших высот вегетативный период короче и все стадии онтогенеза они проходят быстрее, чем растения с меньших. Расовые различия по срокам цветения, вероятно, являются отражением результатов селективного воздействия климата, меняющегося по высотным уровням. В пределах высотного градиента значительно меняется время вегетации и обеспеченность вещественно-энергетическими ресурсами для воспроизводства поколений.

По декоративным качествам особи исследованных популяций *A. gunibicum* можно охарактеризовать как низкорослые (высота репродуктивного побега менее 40 см), мелкоцветковые (по диаметру цветка). Окраска цветков – розовая, с фиолетовым оттенком, сроки цветения – летне-осеннецветущие.

Анализ изменчивости морфологических параметров *A. gunibicum*, выращенных в равных условиях на Гунибском плато показал их зависимость от происхождения материала. С ростом высоты над уровнем моря уменьшаются средние значения всех морфологических параметров. Некоторые из них представлены в таблице.

На большой высоте происходит уменьшение числа цветков и репродуктивного усилия, но не фотосинтетических структур, которые поддерживают функционирование генеративных органов: такая пластичность позволяет растениям в лучшие годы переходить на семенную продуктивность (Jolls, 1980; Магомедмирзаев, Магомедмирзаев, 1996).

Известно, что популяции, обитающие в удаленных частях ареалов и в несходных условиях среды, обладают различными генофондами и разными признаками вследствие адаптации их к специфическим экотопам. Чем больше географическая разобщенность локальных популяций, тем больше различие между ними. При сравнении признаков: длины и ширины луковички, высоты цветочной стрелки, числа цветков в соцветии у популяций с высот 2100 и 2000, 1750 и 1330 установлено, что различия их незначительны, а между популяциями с 2100 и 720 – значительны. Широкий спектр микроклиматов и почвенное разнообразие горных районов ставят растения в различные условия, способствуя ускорению микроэволюционных процессов на уровне вида.

Морфометрические показатели *A. gunibicum* в условиях интродукции (данные 2003 г.)

| Показатель               |                        | Популяции, происхождение, м н.ур.м. |              |             |             |             |
|--------------------------|------------------------|-------------------------------------|--------------|-------------|-------------|-------------|
|                          |                        | Могох, 720                          | Кудуть, 1330 | Гуниб, 1750 | Седло, 2000 | Маяк, 2100  |
| Диаметр лук-цы, мм       | $\bar{x} \pm S\bar{x}$ | 7,37±0,12                           | 6,34±0,20    | 6,02±0,18   | 5,92±0,16   | 4,57±0,14   |
|                          | CV, %                  | 9,17                                | 17,31        | 16,52       | 14,88       | 16,95       |
| Высота лук-цы, мм        | $\bar{x} \pm S\bar{x}$ | 35,40±0,78                          | 29,83±0,80   | 27,67±0,85  | 21,57±0,66  | 19,30±0,46  |
|                          | CV, %                  | 12,02                               | 14,73        | 16,83       | 16,73       | 13,13       |
| Высота цвет. стрелки, мм | $\bar{x} \pm S\bar{x}$ | 271,07±7,18                         | 245,27±7,33  | 242,83±6,42 | 240,17±5,52 | 203,27±3,67 |
|                          | CV, %                  | 14,52                               | 16,38        | 14,49       | 12,58       | 9,89        |
| Длина максим. листа, мм  | $\bar{x} \pm S\bar{x}$ | 135,73±2,69                         | 119,23±1,77  | 114,83±2,32 | 114,67±2,66 | 102,27±2,89 |
|                          | CV, %                  | 10,87                               | 8,15         | 11,08       | 12,70       | 15,46       |
| Ширина макс. листа, мм   | $\bar{x} \pm S\bar{x}$ | 1,96±0,03                           | 2,00±0,02    | 2,28±0,08   | 1,32±0,05   | 1,18±0,03   |
|                          | CV, %                  | 7,29                                | 4,81         | 19,56       | 20,93       | 15,39       |
| Число цвет. в соцв., шт. | $\bar{x} \pm S\bar{x}$ | 21,83±0,98                          | 18,67±1,13   | 18,10±0,93  | 14,67±0,70  | 13,80±0,43  |
|                          | CV, %                  | 24,59                               | 33,21        | 28,03       | 26,15       | 16,96       |

Наибольшей изменчивостью характеризуется число цветков в соцветии ( $CV > 20\%$ ) (см. табл.). Наименьшая изменчивость характерна для числа тычинок ( $CV = 4,28-7,4\%$ ) и размеров лепестков: длина лепестка наружного круга ( $CV = 8,49-12,39\%$ ) и внутреннего круга ( $CV = 5,28-10,16\%$ ), что свидетельствует о стабильности признаков репродуктивных органов независимо от условий обитания.

Обычно признаки систем размножения редко проявляют эколого-географический градиент в изменчивости (Магомедмирзаев, 1978). Эволюционный процесс выработал механизмы, защищающие репродуктивные органы от флуктуаций, которые неизбежны в экологической среде (Злобин, 1981).

Низкая численность популяций, нарушение экологических условий местообитаний при освоении горных районов ставят под угрозу существование этого вида. Необходимыми мерами охраны являются контроль за состоянием популяций, сбор семян и интродукция в ботанических садах, организация специальных участков для охраны (в первую очередь в Верхнем Гунибе, откуда вид описан) (Гроссгейм, 1940; Раджи, 1987).

Получение жизнеспособных семян и вегетативного потомства при успешной интродукции позволит в дальнейшем увеличить численность редких видов в культуре и реинтродуцировать их в природные условия для восстановления популяций.

#### Литература

- Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.  
 Зайцев Г.Н. Фенология травянистых многолетников. М., 1978. 150 с.  
 Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.  
 Злобин Ю.А. Об уровнях жизнеспособности растений // Журн. общ. биологии 1981. Т. 42. № 4. С. 492–505.  
 Красная книга РСФСР (Растения). М., 1988. 590 с.  
 Красная книга Республики Дагестан. Редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Махачкала, 1998. 338 с.  
 Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1980. 293 с.

- Магомедмирзаев М.М. Пути выявления и использования генетических ресурсов высших растений // Общая генетика. 1978. Т. 3. С. 130–168.
- Магомедмирзаев А.М., Магомедмирзаев М.М. Некоторые аспекты изучения адаптивных стратегий в связи с интродукцией растений // Интродукционные ресурсы горного растениеводства. Махачкала, 1996. С. 111–119.
- Некрасов В.И. Генетические аспекты естественного и искусственного отбора в интродукции растений. // Журн. общ. биологии., 1993. Т. 54, № 3. С. 333–340.
- Раджи А.Д. Дикорастущие луки Дагестана и их охрана // Тез. IX научно-практической конференции по охране природы. Махачкала, 1987. С. 63–65.
- Растительные ресурсы. Часть 3. Редкие и исчезающие растения и растительные сообщества Северного Кавказа. Ростов, 1986. С. 297–298.
- Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y., 1979. 371 p.
- Jolls C.L. Phenotypic patterns of variation in biomass allocation in *Sedum lanceolatum* Torr. at four elevational sites in the Front Range, Rocky Mountains, Colorado. // Bull. Torrey Bot. Club, 1980. Vol. 107. № 1. P. 65–70.

## О ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН ТУНДРОВЫХ ИВ СЕВЕРА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Андриянова Е.А.

Магадан, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН

Семена большинства видов семейства ивовых (*Salicaceae*) при наличии благоприятных условий прорастают в течение нескольких дней и быстро теряют жизнеспособность при хранении (Буч, 1961; Скворцов, 1968). Разные виды ивовых различаются по глубине покоя и длительности сохранения жизнеспособности семян в зависимости от срока их созревания (Densmore, Zasada, 1983; Валягина-Малюткина, 2004). Для семян многих горнотундровых видов ив характерно состояние неглубокого физиологического покоя и сравнительно долгое сохранение жизнеспособности. Семена этих видов созревают в конце вегетационного сезона и прорастают весной следующего года (Juntilla, 1976; Беляева и др., 2003; Андриянова, 2007).

В опытах использовались семена, собранные в пушицево-кустарничковой приморской тундре к востоку от п. Северо-Эвенск, в горных тундрах западной части полуострова Пьягина, и основная часть сборов была сделана на Ольском базальтовом плато (Охотско-Колымский водораздел). Ольское плато представляет собой массивное поднятие с абсолютными отметками вершин от 1100 до 1600 м., большую часть территории которого занимают влажные мохово-кустарничковые тундры.

Целью данной работы является изучение особенностей прорастания и длительности сохранения жизнеспособности семян тундровых ив, созревающих и рассыпающихся из коробочек в середине вегетационного сезона.

Семена проращивались по стандартной методике, в чашках Петри на фильтровальной бумаге при комнатной температуре (+18°...+20°C).

Семена некоторых видов *Salix*, произрастающих в горных и приморских тундрах Севера Дальнего Востока, созревают и рассыпаются из коробочек в середине вегетационного сезона (в начале – середине июля в условиях Магаданской области). Среди них встречаются как широко распространенные виды, обычные и в тундровой, и в лесной зоне: *Salix hastata*, *S. pulchra*, *S. fuscescens* Anderss., так и виды, произрастающие только в горных тундрах: *Salix chamissonis*, *S. khokhrjakovii*, *S. recurvigemmis*.

Свежие семена всех изученных видов не имеют покоя и быстро прорастают с высокой всхожестью. При T +18°...+20°C всхожесть семян заметно снижается уже через 20 дней, и все семена погибают через 2 месяца (табл. 1).

Таблица 1

Всхожесть семян ив после разных сроков хранения при T +18°...+20°C, в %

| Вид / Срок хранения (дни)           | 2    | 6    | 9    | 20   | 52  |
|-------------------------------------|------|------|------|------|-----|
| <i>Salix chamissonis</i> Anderss.   |      |      | 88±2 | 34±2 | 1±1 |
| <i>S. fuscescens</i> Anderss.       |      | 34±5 | 21±5 | 2±1  | 0   |
| <i>S. hastata</i> L.                | 94±2 |      |      | 59±5 | 0   |
| <i>S. khokhrjakovii</i> A. Skvortz. | 94±2 |      | 73±4 | 25±4 | 0   |
| <i>S. pulchra</i> Cham.             |      | 58±8 |      | 15±4 | 0   |
| <i>S. recurvigemmis</i> A. Skvortz. | 97±1 |      |      | 60±4 | 0   |

При температуре хранения +5°C всхожесть семян сохраняется несколько дольше, однако уже через 52 дня хранения всхожесть семян падает ниже 50% (кроме семян *S. recurvigemmis*, всхожесть которых составила 54%). Небольшая часть семян сохраняет жизнеспособность в течение 4 месяцев (табл. 2).

Таблица 2

Всхожесть семян ив после разных сроков хранения при T +5° C в процентах

| Вид / Срок хранения (дни) | 52   | 80    | 98   | 127  | 184  |
|---------------------------|------|-------|------|------|------|
| <i>Salix chamissonis</i>  | 9+3  | 10+4  | 1+1  | 1+1  | 1+1  |
| <i>S. fuscescens</i>      | 32+4 | 31+8  |      | 43+4 |      |
| <i>S. hastata</i>         | 45+3 | 20+6  | 8+2  | 6+2  | 6+2  |
| <i>S. khokhrjakovii</i>   | 38+4 | 42+10 | 18+2 | 14+2 | 18+4 |
| <i>S. pulchra</i>         | 4+2  | 1+1   | 1+1  | 0    | 1+1  |
| <i>S. recurvigemmis</i>   | 54+3 | 19+2  | 14+5 | 6+1  |      |

Из изученных нами видов два – *S. fuscescens* и *S. hastata* произрастают от лесного пояса до горнотундрового, встречаясь в приморских тундрах. При сравнении длительности сохранения жизнеспособности семян этих видов из разных местообитаний обнаруживается, что семена растений из горнотундровых ценозов сохраняют всхожесть дольше, чем семена растений, произрастающих в местообитаниях лесного пояса. Всхожесть семян *S. hastata*, собранных в горной тундре, через 20 дней хранения при T +18°...+20° C составила 59% (см. табл. 1), а всхожесть семян этого же вида, собранных в пойменном лиственничнике в окрестностях г. Магадана, через 18 дней – 1%. При T +5° C семена *S. hastata*, собранные в пойменном лиственничнике, через 44 дня хранения при T +5° C показали всхожесть 17%, через 62 дня – 10%, в то время как семена этого же вида, собранные в приморской тундре в окр. п. Северо-Эвенск, через 46 дней хранения прорастали на 88%, через 77 дней – на 79%. Семена *S. hastata*, собранные в горных тундрах Ольского плато, по длительности сохранения жизнеспособности занимают промежуточное положение (см. табл. 2). Всхожесть свежих семян *S. fuscescens* была низкой, независимо от места сбора (от 34 до 55%). При T +18°...+20° C семена этого вида полностью теряют жизнеспособность в течение 3–4 недель. При T +5° C всхожесть семян *S. fuscescens*, собранных в горной тундре в окрестностях Магадана через 14 дней составила 16%, через 62 дня – 9%. В то же время семена из тундровой зоны (окр. п. Северо-Эвенск) сохраняли постоянную всхожесть в пределах 32–43% в течение 4 месяцев, через 10 месяцев взошло 16% семян.

При отрицательной температуре (-18° C) семена *S. hastata*, *S. khokhrjakovii*, *S. pulchra* и *S. recurvigemmis* сохраняют высокую всхожесть (от 87 до 99%) в течение 6 месяцев. Семена *S. fuscescens* после хранения при T -18° C показывали низкую всхожесть (20–25%), холодная стратификация не стимулировала их прорастание.

Семена 2 видов: *S. khokhrjakovii* и *S. recurvigemmis* – через 2 дня после сбора были заложены в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу при T +5° C. Отдельные семена начали прорастать при этой температуре приблизительно через 45 дней. Спустя 52 дня от начала опыта семена были помещены в условия комнатной температуры T +18...+20° C. Всхожесть семян *S. khokhrjakovii* достигла 93%, все проростки были нормальными, *S. recurvigemmis* – 54%, и 38% семян *S. recurvigemmis* дали ненормальные проростки – с недоразвитыми корешком или семядолями и т.п. Следовательно, в течение 1,5–2 мес. семена *S. khokhrjakovii* при низкой положительной температуре во влажной среде сохраняют жизнеспособность лучше, чем в сухом состоянии.

Холодная стратификация указывается как способ повышения всхожести для семян некоторых горнотундровых видов ив (Juntilla, 1976). В наших опытах, результаты которых опубликованы ранее (Андриянова, 2007), после стратификации повышалась всхожесть семян *S. sphenophylla*, *S. magadanensis*, *S. reticulata* и *S. tschuktschorum*, созревающих в конце вегетационного сезона и находящихся в состоянии неглубокого покоя.

После стратификации при T +5° C в течение 2 недель всхожесть семян *S. recurvigemmis*, *S. khokhrjakovii*, *S. fuscescens* и *S. pulchra* не повышалась, все непроросшие семена загнивали (табл. 3). Продолжительность стратификации 2 недели была выбрана в связи с тем, что семена *S. khokhrjakovii* после стратификации в течение 1 месяца показали более низкую всхожесть, чем после стратификации в течение 2 недель (9% и 2% соответственно, все непроросшие семена загнивали). Видимо, состояние покоя не характерно для семян этих видов.

Таблица 3

Всхожесть семян ив после стратификации при +5° C в процентах

| Вид                     | Всхожесть семян без стратификации | Всхожесть семян после стратификации |
|-------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------|
| <i>S. chamissonis</i>   | 1+1                               | 0                                   |
| <i>S. fuscescens</i>    | 19+3                              | 21+3                                |
| <i>S. hastata</i>       | 6+2                               | 1+1                                 |
| <i>S. khokhrjakovii</i> | 14+2                              | 9+3                                 |
| <i>S. pulchra</i>       | 1+1                               | 1+1                                 |
| <i>S. recurvigemmis</i> | 6+2                               | 6+1                                 |

Большое значение имеет степень раскрытия коробочек при сборе семян и условия сушки. Нами несколько раз собирались семена *S. khokhrjakovii* в наполовину или полностью раскрывшихся коробочках, их всхожесть составляла от 5 до 34%. В то же время семена, собранные в 2007 г. в полностью закрытых коробочках и высушенные при  $T + 18^{\circ} \dots + 20^{\circ} \text{C}$ , показали всхожесть 94% (см. табл. 1). Семена *S. pulchra* были собраны в полураскрытых коробочках. Семена *S. chamissonis* были помещены в герметичную упаковку при  $T + 5^{\circ} \text{C}$  лишь на 9 день после сбора. Возможно, именно этим объясняется их низкая всхожесть (см. табл. 1, 2).

Рассмотренные нами семена ив, созревающие в середине вегетационного сезона, сравнительно быстро теряют жизнеспособность по сравнению с семенами ив, созревающими в конце вегетационного сезона (Андриянова, 2007). Таким образом, среди тундровых ив заметна зависимость длительности жизнеспособности семян от сроков их созревания.

Семена растений *S. hastata* и *S. fuscescens*, произрастающих в тундровой зоне (Северо-Эвенский район), характеризуются более длительными сроками сохранения всхожести по сравнению с семенами тех же видов из горных тундр, расположенных в зоне лиственничной тайги. Для семян этих видов из лесных местообитаний отмечена наименьшая длительность сохранения жизнеспособности.

В заключение хотелось бы выразить признательность О.А. Мочаловой и Д.С. Лысенко за сбор некоторых образцов семян.

#### Литература

- Андриянова Е.А. Жизнеспособность семян ивовых (Salicaceae), произрастающих на Севере Дальнего Востока // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 1023–1035.
- Беляева И.В., Семкина Л.А., Епанчинцева О.В. Аркто-монтанные ивы в культуре на Среднем Урале. Екатеринбург, 2003. 87 с.
- Буч Т.Г. Режим хранения семян ивовых в связи с их биологическими особенностями: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1961. 18 с.
- Валягина-Малюткина Е.Т. Ивы Европейской части России. М., 2004. 217 с.
- Скворцов А.К. Ивы СССР. М., 1968. 262 с.
- Densmore R., Zasada J. Seed dispersal and dormancy patterns in northern willow: ecological and evolutionary significance // C. J. of Botany. 1983. № 12. P. 3207–3216.
- Juntilla O. Seed germination and viability in five *Salix* species // Astarte. 1976. Vol. 6. P. 19–24.

## НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ КОМПЛЕКТОВАНИЯ И ЭКСПОНИРОВАНИЯ ОРАНЖЕРЕЙНЫХ КОЛЛЕКЦИЙ (НА ПРИМЕРЕ КОЛЛЕКЦИЙ БОТАНИЧЕСКОГО САДА БИН ИМ. В.Л. КОМАРОВА РАН)

Арнаутова Е.М.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Ботанический сад БИН им. В.Л. Комарова – один из старейших в России, готовится в 2013 году праздновать трехсотлетие со дня основания. К юбилею должна полностью завершиться многолетняя реконструкция оранжерейного комплекса. Уникальный оранжерейный комплекс, созданный в 19 веке, сохранился в основе до наших дней и занимает площадь около 1 га. Это самый крупный оранжерейный комплекс в России. С 1996 года Ботанический сад был включен в число объектов Программы «Сохранение и развитие исторического центра Санкт-Петербурга» и началась планомерная реконструкция парка и оранжерей. В настоящее время под коллекции оранжерейных растений занято 24 оранжереи: 13 из них отведено под коллекцию тропических растений, 7 – под субтропическую, 2 – под коллекцию аридных областей и 2 оранжереи – разводочные, где выращиваются сеянцы для пополнения коллекционных фондов. Большая часть оранжерей – экспозиционные, соединены в «каре» и очень удобны для проведения экскурсий. Две оранжереи предназначены для крупномерных растений (Большая Субтропическая и Большая Пальмовая), имеется специальная оранжерея для водных растений, построенная в 1899 год. Ее бассейн остается уникальным до сегодняшнего времени, самый крупный оранжерейный бассейн в Европе – 13 м в диаметре, зеркало воды 113 м<sup>2</sup>, уже более ста лет каждый год в этом бассейне цветет Виктория амазонская. В декабре 2003 года завершена реконструкция Большой Пальмовой оранжереи, в 2007 году закончено восстановление Большой субтропической оранжереи – редкой по красоте оранжереи шатрового типа (арх. А.Р. Бах, 1897). Оранжерейные коллекции составляют более 9 тысяч таксонов (видов, разновидностей и культиваров) и нынешняя их численность почти предельна для занимаемых площадей. Большая часть коллекции выращена из семян, полученных из других ботанических садов, примерно треть коллекции составляют виды, привезенные из мест естественного произрастания. Ежегодно оранжереи Сада посещают около 100 000 экскурсантов, не только петербуржцы, но и многочисленные гости нашего города. Сад, как учебную базу, используют естественные и худо-

жественные ВУЗы города. Это ко многому обязывает научных кураторов и садоводов Сада. Необходимо собрать такую коллекцию, которая бы обеспечивала и научно-исследовательскую работу института, и удовлетворяла эстетические запросы экскурсантов. Ведь Сад, в сущности, музей, где собраны живые экспонаты. Сюда приходят не только отдохнуть и посмотреть на диковинные растения, но и получить какую-то информацию.

Научное назначение Сада было определено еще в 1863 году. Сложившиеся за столетия научные принципы комплектования оранжерейных коллекций не меняются, но появляются новые возможности. Основные направления деятельности оранжерей по-прежнему традиционны для ботанических садов. Во-первых, как все коллекции сада, это база для проведения научных исследований. Для этого необходимо не просто накопительно собирать растения, а целенаправленно представить растительный мир тропической и субтропической зон во всем его систематическом разнообразии, показать максимум порядков, семейств, родов, т.е. воплотить в жизнь систематический принцип. В оранжереях представлены почти все порядки споровых, голосеменных и цветковых растений, за исключением тех, которые практически не могут расти в оранжерейных условиях: паразиты, морские травы. Род, по возможности, должен быть представлен в коллекции типовым видом и видами различных секций. В оранжереях имеются представители 272 семейств и около 1800 родов. Наиболее ярко представлены *Cactaceae* (1138 таксона), *Ericaceae* (202), *Arecaceae* (124), *Crassulaceae* (279), *Araceae* (409), *Polypodiophyta* (528), *Orchidaceae* (489), *Begoniaceae* (236). Предмет особой гордости Сада – коллекция видов растений, описанных по экземплярам, выращенным в оранжереях: *Lepidozamia peroffskiana*, *Strelitzia nikolai*, *Spathiphyllum wallisii*, *Begonia echinosepala*, *B. verschaffeltii*, *Yucca elephantipes*, *Rhipsalidopsis gaertneri*, *Aspidistra locii* и т.д.

Не менее важный аспект комплектования коллекции – филогенетический. Представители примитивных семейств, играющих важную роль при решении проблем эволюции и филогении, несомненно, наиболее ценны в коллекциях. В оранжереях собрана интересная коллекция Голосеменных: *Pinophyta* (244 таксона), среди которых много редких, эндемичных родов, *Cycadales* (45 видов из 9 родов), *Gnetum* (2 вида), *Ephedra* (6), представители примитивных семейств цветковых растений (*Magnoliaceae*, *Eupomatiaceae* (2), *Annonaceae*, *Canellaceae*, *Winteraceae*, *Illiciaceae* и т.д.).

Третий аспект комплектования – географический, т.е. подбор представителей различных флористических областей Земного шара. После реконструкции оранжерей появилась возможность полнее представить тропические области, тогда как в предыдущие годы вынуждены были ограничиваться преимущественно более выносливыми субтропическими растениями. Теперь в оранжереях имеются представители всех шести флористических царств, наиболее ярко представлена Восточно-Азиатская флористическая область Голарктического царства. Большую роль в комплектовании этой коллекции сыграли экспедиции сотрудников Института в страны Юго-Восточной Азии, в частности, во Вьетнам, Индию, Китай. Флора Восточно-Азиатской области представляет особый интерес для ботаников, т.к. там сохранилось много древних и редких видов, более 70 представителей эндемичных родов этой области выращиваются в оранжереях: *Daiswa tonkinensis*, *Dysosma tonkinensis*, *Goniotalamus tonkinensis*, *Caryota gigas*, *Gnetum montanum*, *Aspidistra* (17 видов), *Tupistra grandistigma* и т.д. В тропической коллекции ярко и многообразно представлено Палеотропическое царство, несколько слабее Неотропическое. Обращает на себя внимание большой процент древесных форм, которые не столь часто выращиваются в оранжереях. Для представителей растительного мира Австралии и Новой Зеландии отдана оранжерея в субтропическом полукольце, там собрано около 600 видов растений, дающих наглядное представление о своеобразной флоре этого флористического царства. Маленькое Капское царство представлено в коллекции в основном луковичными растениями из сообщества склерофильных кустарников. В оранжереях собрано много редких, эндемичных таксонов, характерных для определенного флористического царства.

Географический принцип комплектования коллекций органично дополняется экологическим. Имея специальные оранжереи нетрудно дополнить экспозиции видами, характерными для различных растительных сообществ. Влажный тропический лес и аридные области Земли, горные дождевые субтропические леса и саванны Африки, тропические болота и ксерофитная флора Средиземноморья – все типы растительности теплых районов Земного шара представлены в оранжереях.

Морфологический принцип комплектования находит свое отражение в стремлении подобрать для коллекции растения, имеющие интересные для науки жизненные формы, экологические, и, следовательно, морфологические особенности, например: лианы и эпифиты, кактусы аридных областей и лесные кактусы, суккуленты и каудексовидные растения, болотные растения и плавающие формы. Особую группу составляют насекомоядные растения: *Nepenthes*, *Sarracenia*, *Pinguicula*, *Drosera*, *Utricularia*.

В последние годы все больше возрастает угроза уничтожения отдельных видов растительности. Возрастает роль Ботанических садов в деле сохранения генетических ресурсов. Обычно, говоря об охране и культивировании редких видов, об интродукции их в ботанические сады, имеют в виду коллекции открытого грунта. Крупные оранжерейные коллекции также могут внести свой вклад в охрану и реинтродукцию



видов, находящихся под угрозой исчезновения. Проведя мониторинг оранжерейных коллекций Ботанического сада БИН, мы установили, что в оранжереях Сада выращивается более 1000 видов редких и исчезающих растений тропических и субтропических областей Земного шара, внесенных в Красный список МСОП (Международный Союз Охраны Природы) или в региональные списки. Некоторые виды привезены из природы, и культивируются в оранжереях много лет. Уже более 25 лет в саду растет *Platanus kerrii*, редчайший вид, неизвестный в ботанических садах Европы, собрано 45 видов Саговниковых, практически все они занесены в Красный список. Ботаническим садом накоплен значительный опыт выращивания редких растений. Все эти виды адаптировались к оранжерейным условиям, многие из них постоянно цветут, образуют стробилы представители редких Хвойных и Саговниковых. Некоторые «краснокнижные» растения: *Asparagus filicinus*, *Cycas micholitzii*, *Myrmecodia echinata*, *Rauvolfia serpentina*, *Rauvolfia verticillata* в оранжереях плодоносят, образуя полноценные семена. С улучшением условий культивирования число цветущих и плодоносящих в оранжереях растений увеличивается. Уже имеется опыт по возвращению в природу сеянцев *Cycas micholitzii*, выращенных из семян, полученных в оранжерейных условиях. Сохранение редких растений в условиях защищенного грунта стало еще одним направлением комплектования оранжерейных коллекций.

Важной задачей Глобальной стратегии сохранения растений, поставленной перед Ботаническими садами, является сохранение в коллекциях лекарственных растений, диких сородичей культурных растений, и других видов растений, которые имеют важное социально-экономическое значение. При комплектовании коллекций всегда уделяется внимание полезным растениям. Под плодовые и пряные растения тропиков выделена целая оранжерея, в экспозиции, создаваемые по географическому принципу, также включены полезные растения. Экскурсантам, особенно детям, эти растения всегда интересны. Цветущие и плодоносящие Кофе, Какао, Дынное дерево, Манго, Цитрусы, Имбирь придают тропическим оранжереям своеобразный колорит.

Экологическое образование населения, которому уделяется большое внимание в последние годы, невозможно без участия Ботанических садов. Экскурсионная деятельность в оранжереях Сада началась еще в конце 19 века. И все более важным становится учебно-методический и популяризационный принцип комплектования коллекции. Под руководством опытных экскурсоводов посетители знакомятся с многообразием растительного мира теплых стран. Помимо сведений о полезных свойствах растений, о необыкновенной красоте тропических цветов, экскурсанты получают информацию о ценности растительного мира тропиков, о воздействии, которое оказывает на него человеческая деятельность и о необходимости сохранения этого удивительного мира для будущих поколений. Помимо общедоступных экскурсий для горожан и гостей города, в оранжереях проводятся занятия со студентами биологических факультетов нескольких ВУЗов, нужны растения, которые обеспечивают учебный процесс как университетских, так и школьных курсов.

Основное направление работы Сада всегда была интродукция дикорастущих видов, но основное восприятие растений посетителями – зрительное. На Северо-западе России, где более полугодом люди не видят зеленых растений, трудно переоценить эстетическое значение оранжерейных коллекций. Поэтому постоянно пополняются коллекции красивоцветущих Орхидных, Вересковых, Камелий, стало уделяться больше внимания сортовому ассортименту, собраны крупные коллекции сортовых Пеларгоний, Фуксий, Плющей. При комплектовании стали обращать особое внимание на зимнецветущие виды.

Исходя из поставленных задач, после завершения реконструкции оранжерей в каждой оранжерее восстанавливаются или заново формируются экспозиции. И в этом направлении уже сделано немало. Реконструированы экспозиции: «Азалии и рододендроны», «Папоротники и саговники», «Растения Средиземноморья и северной Африки». Созданы новые экспозиции: «Тропические бегонии», «Полезные растения тропиков», «Декоративные растения тропиков», «Лесные кактусы». Об экспозиции «Лесные кактусы» следует сказать особо. Она размещена на скале с гротом и водопадом, строительство грота профинансировал СПб Монетный Двор, сам грот тоже получил название «Монетный». Это пример удачного сотрудничества Сада с петербургскими предпринимателями.

Большой Пальмовой оранжерее после реконструкции вернули ее истинное назначение – теперь там размещена коллекция тропических пальм. Пользуется большим вниманием посетителей оранжерей новая экспозиция «Камелии и Цитрусы». В пейзажном стиле создана новая экспозиция в Большой субтропической оранжерее – Хвойные растения и Древовидные папоротники.

С коллекциями ведется постоянная работа. С целью качественного улучшения коллекций осуществляется ревизия отдельных семейств, составляются дезидератные списки видов, перспективных для интродукции. И постоянная работа кураторов – это проверка правильности определений, определение материалов, поступивших из экспедиций и внесение современных номенклатурных изменений. Без этой планомерной работы кураторов коллекция теряет свою уникальность и ценность, только благодаря точным определениям возможно проведение широкого спектра научных исследований.

Литература

- Арнаутов Н.Н., Арнаутова Е.М. Оранжерейная коллекция Ботанического сада БИН РАН // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб., 1995. С. 31–33.  
 Арнаутов Н.Н., Арнаутова Е.М., Васильева И.М. Каталог оранжерейных растений Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова. СПб., ООО «Росток». 2003. 160 С.  
 Международная программа ботанических садов по охране растений. Москва. BGCI. 2000. 57 С.

ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЕ ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ

Арнаутов М.Н.

Санкт-Петербург, Ботанический сад Санкт-Петербургского госуниверситета

Проблема расширения видового состава древесных растений в озеленении городов всегда актуальна. Российский Дальний Восток – один из наиболее перспективных природных очагов флористического разнообразия, который уже многие годы служит богатым источником материала для интродукционной работы в условиях Северо-запада европейской части России. Первые упоминания о дальневосточных древесных породах, выращиваемых и уже плодоносящих в Петербургском Ботаническом саду, относятся к 1853г. По мере проникновения русских ботаников (Максимовича в 1853–1857 гг., Маака в 1855–1859 гг.) на Дальний Восток расширились представления о богатейшем составе лесов этого края. Дальневосточные породы с этого времени появляются в питомниках и садах Петербурга и других городов России в значительно большем ассортименте.

Особая роль в пополнении коллекций принадлежит К.И. Максимовичу, который после двух своих путешествий на Дальний Восток в 1853–1857 и 1859–1864 гг. привез в Санкт-Петербургский Ботанический сад и описал множество новых видов. Много дальневосточных видов проходило первичную интродукцию в дендрарии Петербургской Лесотехнической Академии. В 1995 году для Ботанического сада БИН РАН указывается 144 дальневосточных вида (Связева, 1995), а для Лесотехнической академии – 110 (Адонина, 2000). За триста лет существования нашего города в его сады и арборетумы по нашим сведениям было интродуцировано 188 видов дальневосточных древесных и кустарниковых пород (Булыгин, Связева, Фирсов, 1991; Firsov, Buligin, Thögersen, 1994). Богатейшая дендрофлора Дальнего Востока насчитывает более 480 видов и подвидов древесных пород (Недолужко, 1995), многие из которых высокодекоративны и также заслуживают внимание озеленителей.

Большинство интродуцированных растений (53%) хорошо приспособилось к местным условиям – обильно цветут, образуют жизнеспособные семена, дают значительный годовой прирост. Некоторые виды натурализовались в Санкт-Петербурге и области. К таким можно отнести: *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Sorbaria sorbifolia*, *Lonicera tatarica*, *Rosa acicularis*, *Salix triandra*. Более половины интродуцированных видов представлены послевоенными экземплярами, растений-долгожителей в Санкт-Петербурге насчитывается немного: старше 100 лет 19 видов, старше 75 лет около 50 видов. Самые старые экземпляры, вероятно, находятся в парке ЛТА. Это: *Crataegus chlorocarpa* (1875), *Phellodendron amurense* (1891), *Acer ginnala* (1890), *Maackia amurensis* (1880), *Rosa amblyotis* (1900).

При сравнении климата Дальнего Востока и Санкт-Петербурга можно найти некоторые общие черты, но много и резких различий. Климат Дальнего Востока определяется взаимодействием континентального и океанического влияний, по климатическим особенностям южная половина Дальнего Востока России относится к Тихоокеанской муссонной области. В зимний период над территорией материковой части юга Дальнего Востока распространяется холодный воздух. Солнечного света здесь больше, чем в любом другом регионе нашей страны. Весна на Дальнем Востоке обычно затяжная и прохладная. На большей части Приморья и Приамурья дневная относительная влажность воздуха равна в среднем 40–50%. Почвы прогреваются медленно, в период распускания листьев случаются заморозки. В основном, температурный режим Дальнего Востока ниже температурного режима Санкт-Петербурга и Ленинградской области (Борисов, 1948). Так среднее из абсолютных минимумов для южной части Дальнего Востока равно – 41,5°, а для Ленинградской области – 29° (с отклонениями от –40 до –26). Продолжительность периода с температурой выше +5, принимаемого за вегетационный период, для Дальнего Востока равна в среднем 160 дней (с отклонениями от 140 до 180 дней).

Таблица 1

Среднемесячные температуры Дальнего Востока и Ленинградской области

| Районы           | I     | II    | III   | IV  | V   | VI   | VII  | VIII | IX   | X    | XI    | XII   | год  |
|------------------|-------|-------|-------|-----|-----|------|------|------|------|------|-------|-------|------|
| Нижне-Буреинский | -28,2 | -21,8 | -13,2 | 0,3 | 9,3 | 15,5 | 19,6 | 18,2 | 9,5  | -0,1 | -14,5 | -26,4 | -2,6 |
| Владивосток      | -13,3 | -9,4  | -2,8  | 4,7 | 9,8 | 14,5 | 19,0 | 21,3 | 16,7 | 9,5  | -0,8  | -9,7  | 5,0  |
| Петербург        | -7,6  | -7,7  | -4,1  | 2,8 | 9,5 | 14,6 | 17,5 | 15,5 | 10,6 | 4,7  | -0,9  | -5,5  | 3,5  |

Лимитирующими факторами среды для существования древесных растений на Северо-западе России являются низкие температуры в определенные сезоны года и сложный комплекс внешних условий, которым растения подвергаются во время перезимовки. Часто наблюдаются повреждение листьев и побегов ранними осенними заморозками; критические для многих растений понижения температуры зимой (абсолютный минимум  $-42^{\circ}$ ) ожоги и иссушение побегов в ясные солнечные дни в конце зимы и ранней весной; повреждение распускающихся почек, молодых листьев и завязей поздневесенними заморозками; выпирание растений из почвы при замерзании грунта. В последние годы к этому списку добавились резкие смены оттепелей и морозных дней неоднократно в течение зимнего периода, и как следствие – вымокание и выпревание растений. Кроме всего прочего развиваются плесени и гнили на коре и в камбии побегов. Конечно, очень неблагоприятны для дальневосточных растений аномально суровые зимы, когда на растения влияют общая сумма температур зимнего выхолаживания, длительность сильных морозов, абсолютный минимум температуры воздуха. Во второй половине XX в. такими были зимы 1955/56, 1978/79, 1986/87 гг. Неблагоприятны и зимние оттепели при недостатке или отсутствии снежного покрова, а также недостаток тепла в вегетационный сезон. Поэтому к успешной культуре в открытом грунте Санкт-Петербурга пригодны далеко не все виды растений.

Годовое количество выпадающих осадков на Дальнем Востоке колеблется от 200 мм на севере до 800 мм на юге. Среднее количество осадков в Приморском крае 580–760 мм. Выпадение осадков в течение года неравномерное. Очень много выпадает в летние месяцы и очень мало – в зимние.

Выпадение осадков в Санкт-Петербурге, напротив, отличается более равномерным распределением, как в течение вегетационного периода, так и в течение всего года.

Таблица 2

**Распределение осадков (в мм) по сезонам на Дальнем Востоке и в Санкт-Петербурге**

| Районы          | Зима | Весна | Лето | Осень | За год |
|-----------------|------|-------|------|-------|--------|
| Владивосток     | 49   | 130   | 293  | 288   | 760    |
| Нижне-Бурейский | 21   | 88    | 363  | 112   | 584    |
| Петербург       | 125  | 109   | 223  | 171   | 628    |

Как видно из табл. 2, распределение осадков по сезонам в Петербурге и на Дальнем Востоке резко различается.

Как показал опыт интродукции, важнейшим фактором в условиях Северо-запада, препятствующим разведению древесных растений, является зимостойкость растений.

Проведя анализ устойчивости древесных дальневосточных растений к низким температурам, можно считать (зимостойкость оценивалась по шкалам, предложенным Булыгиным, Фирсовым, 1994), что большинство интродуцированных видов (111) вполне зимостойкие растения, 38 видов относятся к сравнительно зимостойким растениям, еще 30 видов можно охарактеризовать как сравнительно незимостойкие, 5 видов (*Elaeagnus multiflora*, *Acer japonicum*, *Lespedeza bicolor*, *Quercus crispula*, *Q. dentata*) – как незимостойкие и 4 вида (*Magnolia obovata*, *Sambucus latipina*, *Padus ssiori*, *Vitis coignetiae*) относятся к группе промежуточной между незимостойкими и совершенно незимостойкими. Виды, относящиеся к IV и V группам зимостойкости, в коллекциях нестабильны, они или зимуют с укрытием или периодически полностью вымерзают и исчезают из коллекций.

Большое значение для успешности интродукции древесных растений имеют некоторые генетические особенности природных лесов различных районов. В лесах Дальнего Востока выявлена повышенная степень мутационной изменчивости некоторых важнейших пород, полиплоидия, наследственный гетерозис и т.д. Найдены мутанты тополя душистого и лиственницы приморской. Гибридные формы обнаружены у дальневосточных видов лиственницы, березы, липы, у многих реликтовых пород. Увеличение плоидности – один из генетических факторов естественной акклиматизации растений, т.к. полиплоидии повышает наследственную пластичность видов в приспособлении к неблагоприятным факторам среды.

За длительный период интродукции в Санкт-Петербурге было испытано более 300 видов древесных растений Дальнего Востока. От некоторых видов интродукторы отказались по причине малой зимостойкости, другие не имеют декоративной ценности и представляют интерес только для коллекций ботанических садов. В ботанических садах и арборетумах Петербурга сейчас выращивается 188 видов дальневосточных древесных и кустарниковых пород, но следует отметить, что в парках города высажено всего лишь 45 видов, все остальные известны только из коллекций ЛТА, БИНа и СПбГУ. Анализируя состав дендрофлоры Дальнего Востока можно расширить список декоративно ценных видов, которые уже прошли интродукционные испытания в ботанических садах и дендрариях и могут быть привлечены в сады и парки города. В первую очередь это рододендроны. На Дальнем Востоке встречается 13 видов (*Rhododendron adamsii* Rehd., *R. aureum* Georgi, *R. aureum* Georgi subsp. *hypopitis* (Pojark.) Worosch., *R. camtschaticum* Pall., *R. dauricum* L., *R. dauricum* L. subsp. *mucronulatum* (Turcz.) Worosch., *R. dauricum* L. subsp. *sichotense* (Pojark.) M.S. Alexandr. et P. Schmidt, *R. fauriei* Franch., *R. parviflorum* Adams.,

*R. schlippenbachii* Maxim, *R. tschonoskii* Maxim), все весьма декоративны и заслуживают введения в культуру. Практически все названные виды испытаны на питомниках ЛТА или БИНа. Дальневосточные рододендроны в условиях Петербурга не страдают от низких температур, но все виды не выносят переувлажнения и подтопления, что часто случается весной. Дальневосточные виды рододендронов более перспективны для культуры в Петербурге, чем прочие, т.к., в основном, в природе встречаются в подлеске и хорошо переносят затенение. Заслуживают внимания красивоцветущие и красивоплодные виды (*Deutzia amurensis* (Regel) Airy-Shaw, *Ligustrina amurensis* Rupr., *Crataegus dahurica* Koehne, *C. maximowiczii* C.K. Schneid., *Malus madshurica* (Maxim.) Kom., *Malus toringo* Siebold, *Ribes dikuscha* Fisch. ex Turcz., *R. procumbens* Pall., *Sorbus amurensis* Koehne, *S. sibirica* Hedl.), а также декоративные лианы (*Actinidia arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq., *Hydrangea petiolaris* Siebold et Zucc., *Atragene sibirica* L., *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold et Zucc.) Planch.).

#### Литература

- Адоина Н.П. Восточно-азиатская коллекция в дендрарии Лесотехнической Академии // Растения муссонного климата. Тезисы 2-й Международной конференции «Растения в муссонном климате», Владивосток. 2000. С. 3–4.  
 Борисов А.А. Климаты СССР. М. 1948.  
 Булыгин Н.Е., Связева О.А., Фирсов Г.А. Дендрологические фонды садов и парков Ленинграда // Л. 1991. 67 с. Деп. в ВИНТИ 18.06.91, № 2790–В91.  
 Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А. Выдающийся дендролого-интродукционный эксперимент в Санкт-Петербурге // ЛТА. Л. 1994 С. 1–142. Деп. в ВИНТИ № 1779–В94.  
 Недолужко В.А. Конспект дендрофлоры Российского Дальнего Востока. Владивосток, 1995. 208 с.  
 Связева О.А. Коллекция древесных растений парка Ботанического сада БИН РАН (Санкт-Петербург): история создания и современное состояние // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Материалы II Международной научной конференции, СПб, 1995. С. 46–48  
 Firsov G.A., Buligin N.E., Thøgersen A comparison of the assortment of broad-leaved trees and shrubs used in City Planting in NW. Russia and NE. Sweden // Rôbäcksdalen meddelar. 1994. № 2. 25 p.

## РИТМЫ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ЛУКОВИЧНЫХ РАСТЕНИЙ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ БИН ИМ. В.Л. КОМАРОВА РАН ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

Баранова М.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Луковичные растения – специализированная группа многолетних травянистых растений. Они составляют семейство *Hyacinthaceae* и *Liliaceae*, многочисленны в семействах *Alliaceae*, *Amaryllidaceae*, *Iridaceae*, *Melanthiaceae*. В коллекции Ботанического сада БИН РАН собраны луковичные представители 28 родов данных семейств, разных климатических зон и широкого спектра условий произрастания в природе. У луковичных растений в отличие от других многолетников луковица с почкой возобновления находится в почве и относительно защищена от воздействия внешних факторов. Подобное обстоятельство предполагает определенную степень успеха их интродукции в новых условиях.

В течение многих лет за луковичными растениями коллекции велись фенологические наблюдения. Большинство растений цветет, и многие плодоносят в открытом грунте. Сравнительный анализ многолетних фенологических данных позволил выделить основные феноритмотипы луковичных растений и отметить особенности каждого. При выделении феноритмотипов была учтена классификация И.В. Борисовой (1965). При оценке перспективности вида для интродукции была учтена степень сформированности почек возобновления в разные периоды года.

1. Феноритмотип – весеннезеленые (эфмероиды).

Период вегетации – 2,5–3,5 месяца (конец марта – июнь); период покоя – 9–10 месяцев (летнее-осенне-зимний). По срокам цветения растений данного феноритмотипа выделена группа ранневесенних (апрель – начало мая) – *Galanthus nivalis*, *G. alpinus*, *Chionodoxa luciliae*, *Scilla siberica*, *S. caucasica*, *Iridodictyum danfordii*, *Erythronium caucasicum*, *Puschkinia scilloides*, *Muscari azureum* и др., – и группа видов средневесенних (первая половина мая) – *Tulipa bifloriformis*, *T. tarda*, *Fritillaria collina*, *F. meleagris*, *Muscari aucheri*, *M. latifolium*, *Allium paradoxum* и др.

У весеннезеленых почка возобновления закладывается в луковицах в июне-июле за 20–22 месяца до цветения. В первый год в ней формируется вся вегетативная часть побега, а летом следующего года закладывается соцветие. В июле-августе его формирование завершается, и весной следующего года растение зацветает. В связи с завершением формирования почки возобновления, начало весенней вегетации и цветения растений-эфмероидов зависит исключительно от погодных условий. Колебания в

датах начала цветения по многолетним данным составляет до 25 дней. Все фазы короткие, за исключением фазы плодоношения. Для многих растений характерен интенсивный линейный рост надземных органов. Например, листья *Iridodictyum reticulatum* к концу вегетации достигают 45–48 см выс., а цветочная стрелка *Muscari latifolium* – 30–32 см. В коллекции сада растения-эфемероиды регулярно цветут и плодоносят. Сформированность почки и краткость надземной вегетации определяет высокую степень успеха интродукции этой группы растений.

В период покоя у некоторых из них (*Scilla siberica*, *Muscari azureum*, *Tulipa tarda*) начинают отрастать корни, а из шейки луковицы появляются листья. Их высота не превышает 1,5–4 см, и они не достигают поверхности почвы. Вскоре их рост прекращается.

Среди луковичных эфемероидов выделяется группа видов, у которых зимний период покоя отсутствует. По фенологическому развитию подобные растения принадлежат к озимым эфемероидам.

2. Феноритмотип – зимнезеленые с летним покоем (озимые эфемероиды).

Период вегетации – 8–9 месяцев (сентябрь – июнь); период покоя – 3–4 месяца (июнь– сентябрь); цветение проходит в мае. Группа озимых эфемероидов представлена *Muscari armeniacum*, *M. neglectum*, *M. dolichanthum*, *Ornithogalum montanum*, *O. sintenisii*. Ритм формирования почек возобновления у них соответствует эфемероидам. Однако, листья новой генерации после заложения с конца августа – сентября начинают активный надземный рост и функционируют до весны – начала лета следующего года. Озимые эфемероиды в коллекции сада успешно цветут и ежегодно плодоносят.

3. Феноритмотип – летнезеленые с зимним покоем.

Период вегетации – 5–6 месяцев (май – сентябрь); период покоя – 5–6 месяцев (ноябрь – март). Этот феноритмотип свойствен большинству луковичных растений коллекции. По срокам цветения их можно подразделить на четыре группы:

поздневесенние (вторая половина мая) – *Bellevallia pycnantha*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. boucheanum*, *Muscari pallens*, *Fritillaria acmopetala*, *Hyacinthoides italica*, *Scilla verna* и др.;

раннелетние (конец мая – начало июня) – *Bellevallia sarmatica*, *Camassia leichtlinii*, *Hyacinthoides hispanica*, *Nectaroscordum meliophilum*, *Brimeura amethystina*, *Scilla litardieri* и др.;

среднелетние (конец июня – середина июля) – *Muscari comosum*, *Ornithogalum flavescens*, *Zigadenus elegans*, *Lilium monadelphum*, *L. pensylvanicum* и др.;

позднелетние (конец июля–август) – *Galtonia candicans*, *G. viridiflora*, *Lilium lancifolium*, *L. henryi* и др.

Видовой состав групп разных сроков цветения может несколько меняться в зависимости от метеорологических условий года; но особенности формирования почек возобновления сохраняются. Так, сравнительный анализ почек в разные годы в сентябре у видов поздневесеннего и раннелетнего цветения показал, что побег в почке полностью сформирован, включая дифференциацию цветков в соцветии. У видов среднелетнего цветения в сентябре цветки в почке находятся на стадии формирования внутренних листочков околоцветника или на стадии формирования тычинок. В годы благоприятные по метеорологическим условиям полная дифференциация соцветий завершается в октябре, в противном случае – весной в год цветения.

Иная картина наблюдается у видов позднелетнего цветения. Эту группу представляют растения из Южной Африки (*Galtonia candicans*, *G. viridiflora*), из Японии и Китая (*Lilium lancifolium*, *L. pseudotigrinum*, *L. davidii*). Почка возобновления закладывается у этой группы в луковице в июне за год до цветения. В первый год в почке формируются все вегетативные органы побега или часть вегетативных органов. На второй год формирование листьев завершается, и в середине июня закладывается соцветие. У *Galtonia viridiflora* его заложение и формирование проходит в луковице в течение 2–2,5 месяцев. В августе растение цветет. Плоды созревают в конце сентября, а вегетация завершается с наступлением заморозков.

У позднелетнецветущих лилий: *Lilium lancifolium*, *L. henryi* – формирование почки и репродуктивных органов происходит в те же сроки как у видов *Galtonia*, но не в луковице, а на верхушке вегетирующего олиственного побега. Цветут лилии в конце августа–сентябре. В этот период неблагоприятные погодные условия могут нарушить процесс формирования цветков, что приводит к снижению качества цветения.

4. Феноритмотип – весенне-осеннезеленые с летним и зимним покоем.

Период весенне-летней вегетации – 3–4 месяца (апрель–июль); период осенней вегетации – 2–2,5 месяца (август–октябрь); период летнего покоя – июль; период зимнего покоя – до 6 месяцев; цветение – август.

Этот тип фенологического развития свойственен двум видам коллекции: *Barnardia japonica* – эндемику Восточно-азиатской флористической области и *Prospero autumnale*, занимающего обширную территорию от Атлантики до Каспия.

У *Barnardia japonica* с конца апреля–начала мая появляется 5–6 листьев. Они функционируют до конца июня, когда растение вступает в период летнего покоя. Летний покой продолжается от нескольких дней до трех недель. В августе начинается осенняя вегетация и цветение, которое длится до заморозков.

Почка возобновления у *Barnardia japonica* закладывается в мае, в луковице за год до цветения. В первый год в почке формируется 5–6 листьев весенне-летней вегетации. Они начинают активный надземный

рост весной следующего года. В период их активного роста (май) в почке (в луковице) закладываются еще два листа и соцветие. Его формирование завершается в июле. После краткого летнего покоя появляются два коротких листа и стрелка с соцветием. Листья осенней вегетации вскоре засыхают, а цветение продолжается до заморозков (Баранова, Мордак, 2002).

*Prospero autumnale*, как и *Barnardia japonica*, цветет в конце июля – августе после летнего покоя.

Интродуцированные луковичные растения коллекции относятся к четырем основным феноритмотипам. Каждый из них характеризуется определенными сроками и продолжительностью вегетации и покоя, цветения и плодоношения. В пределах каждого феноритмотипа выделены группы видов по срокам цветения. Виды весеннего и летнего цветения успешно цветут и плодоносят в новых для них условиях благодаря завершенности формирования почек возобновления в луковицах. К группе риска причислены виды позднелетнего и осеннего цветения, что связано с поздним заложением репродуктивных органов в почке и возможным отрицательным влиянием неблагоприятных метеорологических факторов на ход их формирования.

#### Литература

Баранова М.В., Мордак Е.В. К систематике и биоморфологии рода *Barnardia* (Hyacinthaceae) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 116–125.

Борисова И.В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Труды БИН АН СССР. 1965. Вып. 17. Сер. 3. С. 64–98.

### ИНТРОДУКЦИЯ ОДНОЛЕТНИХ КОРМОВЫХ ТРАВ В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ

Башинская О.С., Маевский В.В., Субботин А.Г.

Саратов, ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ им. Н.И. Вавилова»

Возделывание нетрадиционных кормовых культур пока что не получило в нашей стране большого распространения. Для устойчивого земледелия в экстремальных условиях, как – засуха, засоление почв и другое, интерес к этим культурам увеличивается. Однако, несмотря на все отмеченные преимущества, площади посева этих культур незначительны и составляют не более 25 тыс. га (Курцева, Вараценов, 2000).

Общеизвестно, что все просовидные культуры являются хорошими кормовыми растениями. Важным показателем оценки кормовых культур является содержание процента листьев в структуре урожая.

Пайза и могоар по сравнению с суданской травой, более тонкостебельные и хорошо облиственные культуры. Толщина стебля в период до выметывания существенно возрастает у всех культур. У суданской травы к этой фазе наблюдается еще и интенсивный рост стебля в высоту. Поэтому и доля листьев у суданской травы снижается до 26,6% (табл. 1).

Таблица 1

#### Соотношение листьев и стеблей у однолетних кормовых культур, %

| Культура        | Дата       | Содержание в зеленой массе |         |
|-----------------|------------|----------------------------|---------|
|                 |            | листьев                    | стеблей |
| Пайза           | 10 июня    | 60,0                       | 40,0    |
|                 | 20 июня    | 57,0                       | 43,0    |
|                 | 10 июля    | 47,0                       | 53,0    |
|                 | 20 июля    | 44,0                       | 56,0    |
|                 | 30 июля    | 43,7                       | 66,3    |
|                 | 10 августа | 40,7                       | 59,3    |
| Суданская трава | 10 июня    | 51,0                       | 48,7    |
|                 | 20 июня    | 43,0                       | 47,0    |
|                 | 10 июля    | 37,3                       | 62,7    |
|                 | 20 июля    | 35,0                       | 65,0    |
|                 | 30 июля    | 32,7                       | 67,3    |
|                 | 10 августа | 26,6                       | 73,3    |
| Могоар          | 10 июня    | 55,7                       | 44,3    |
|                 | 20 июня    | 53,0                       | 47,0    |
|                 | 10 июля    | 43,7                       | 56,3    |
|                 | 20 июля    | 40,7                       | 52,7    |
|                 | 30 июля    | 36,3                       | 63,7    |
|                 | 10 августа | 35,6                       | 64,4    |

## ИНТРОДУКЦИЯ

В период кущения содержание листьев максимальное у пайзы – 60%, а у могоара и суданской травы доля листьев меньше на 7,2–25%, что составило соответственно 55,7–51,0%.

В течение вегетации процент листьев уменьшается, и разница между растениями становится, более существенна. Минимальное содержание листьев отмечается после прохождения фазы цветения, за счет увеличения массы стебля и высыхания нижних листьев. В это время доля листьев снижается у пайзы – до 40,7%, у суданской травы – до 26,6 и у могоара – до 35,6%.

Так как у суданской травы процент стеблей больше (до 73,3), то соответственно поедаемость ниже, чем у пайзы и могоара (табл. 2). Также отчетливо прослеживается большая грубостебельность могоара по сравнению с пайзой.

Таблица 2

**Поедаемость зеленой массы однолетних кормовых культур крупным рогатым скотом, % (среднее за 2005–2007 гг.)**

| Культура        | 2005 г | 2006 г | 2007 г | Среднее за 2005–2007 гг. |
|-----------------|--------|--------|--------|--------------------------|
| Пайза           | 83     | 85     | 78     | 82                       |
| Суданская трава | 66     | 67     | 62     | 65                       |
| Могоар          | 72     | 74     | 67     | 71                       |

Этим можно объяснить и более высокую поедаемость пайзы, на которую указывают Е.Н. Синская и М.Е. Асеева (1957). Наши опыты подтвердили эти литературные данные: поедаемость пайзы составила 82%, суданской травы 65% и могоара 71% в среднем за три года. В течение трех лет максимальная поедаемость была у пайзы в 2006 году – 85%, а минимальная у суданской травы в 2007 году – 62%.

При качественной оценке зеленой массы получены следующие данные: максимальное количество сухой массы – 7,24 т/га и кормовых единиц – 6,15 т/га у суданской травы, минимальные показатели у могоара – 5,87–4,95 т/га соответственно.

Таблица 3

**Качественная оценка зеленой массы однолетних кормовых культур, (среднее 2005–2007 гг.)**

| Культура        | Урожайность зеленой массы, т/га | Доля листьев в урожае, % | Сухая масса, т/га | Кормовые единицы, т/га | Переваримый протеин, т/га | Содержание переваримого протеина на 1 к.ед., г |
|-----------------|---------------------------------|--------------------------|-------------------|------------------------|---------------------------|------------------------------------------------|
| Пайза           | 42,15                           | 44,0                     | 6,72              | 5,71                   | 0,55                      | 96                                             |
| Суданская трава | 48,27                           | 35,0                     | 7,24              | 6,15                   | 0,54                      | 87                                             |
| Могоар          | 36,11                           | 40,7                     | 5,87              | 4,95                   | 0,47                      | 94                                             |

У пайзы содержание сухой массы и кормовых единиц было меньше чем у суданской травы на 7,2–7,2% соответственно, и составило 6,72 и 5,71 т/га.

По переваримому протеину показатели были следующими: у пайзы максимальное накопление – 0,55 т/га, у суданской травы и могоара – соответственно 0,54 и 0,47 т/га, что на 2–18% меньше. Содержание переваримого протеина на 1 к.ед. также было больше у пайзы, и составила 96 г, а у суданской травы и могоара, снижалось до 87 и 94 г соответственно.

При оценке химического состава зеленой массы протеина, жира и БЭВ было больше у пайзы – 10,0; 2,8 и 52,7% соответственно (табл. 4).

У суданской травы количество протеина и жира было ниже, чем у других культур и составило 9,10 и 2,6%, содержание БЭВ (безазотистые экстрактивные вещества) было выше могоара на 26%. Процент клетчатки был ниже у пайзы по сравнению с суданской травой на 5,4% и составил 28,4%. У могоара содержание клетчатки составило 29,0%. Максимальное количество золы было у могоара – 8,83%, минимальное у суданской травы – 8,10%.

Таблица 4

**Химический состав зеленой массы однолетних кормовых культур в период выметывания**

| Культуры        | Содержание в зеленой массе, % |        |           |      |      |      |
|-----------------|-------------------------------|--------|-----------|------|------|------|
|                 | сырого протеина               | сахара | клетчатки | зола | жира | БЭВ  |
| Пайза           | 10,0                          | 8,0    | 28,4      | 8,10 | 2,8  | 52,7 |
| Суданская трава | 9,10                          | 9,0    | 30,0      | 6,18 | 2,6  | 51,9 |
| Могоар          | 9.50                          | 9.0    | 29.0      | 8.83 | 2.7  | 43.6 |

Таким образом, при качественной оценке и химическому составу можно сделать вывод, что из изучаемых культур пайза по сравнению с другими травами наиболее ценное кормовое растение с высоким содержанием питательных веществ. Доля листьев в урожае составляет 44%, переваримого протеина – 0,55 т/га, сыро-

го протеина – 10%, приходится переваримого протеина на 1 кормовую единицу – 96 г, жира 2,8% и БЭВ – 52,7%, а содержание клетчатки наименьшее – 28,4%.

Литература

- Асеева М.Е., Синская Е.Н. Однолетние кормовые культуры юга СССР. Л., 1957. 286 с.  
Вараценов С.Н., Курцева А.Ф. Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования. М., 2000. 130 с.

**ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЛЕСНОЙ ИНТРОДУКЦИИ  
В КОЛХИДСКОМ ФЛОРИСТИЧЕСКОМ РЕФУГИУМЕ (НА ПРИМЕРЕ АБХАЗИИ)**

Бебия С.М.

Сухум, Институт ботаники Академии наук Абхазии

Уникальность и большая значимость в региональном и глобальном масштабе лесной растительности реликтового природного комплекса Колхидской ботанико-географической провинции, в том числе и Абхазии, огромна (Колаковский, 1961). Говоря об уникальных лесах Колхиды, необходимо, в первую очередь, отметить, что они произрастают на достаточно больших площадях и представляют автономную экологическую единицу, обеспечивающую естественное самоуправление. Эти леса являются важнейшими источниками информации, отражающей реальную динамику природных процессов и явлений в лесу, что открывает возможность для широких общебиологических заключений, а также для принятия решений в сфере отношения общества и природы. Лесная растительность здесь характеризуется вертикальной поясностью распространения. Они произрастают от берега моря до альпийского пояса, до высоты 2200 м над уровнем моря и выполняют, прежде всего, важные природоохранные функции. Леса являются хранителями и источниками генофонда разнообразия живого мира, в том числе, реликтовых и эндемичных видов флоры и целых реликтовых лесных формаций из *Abies nordmanniana*, *Pinus pytusua*, *P. kochiana*, *Fagus orientalis*, *Quercus iberica*, *Q. imeretina*, *Castanea sativa*, *Buxus colchica*, *Pterocarya pterocarpa*.

Вместе с тем, сегодня площади лесов в этом регионе катастрофически сокращаются. Еще в 1972 году в югославском городе Любляна на заседании Международного союза лесных исследовательских организаций (IFRO) было принято специальное обращение ко всем странам Европы о принятии срочных мер для сохранения остатков девственных реликтовых лесов. Именно к таковым относятся и девственные леса Колхиды.

В настоящее время более 80% площади эксплуатационных буковых и пихтовых лесов Абхазии пройдены промышленно-выборочными рубками, и они расстроены, низкоплотные, не могут возобновляться естественным путем, выполнять первостепенные экологические функций. Многие реликтовые виды в них стали редкими и исчезающими. Достаточно отметить, что из 62 видов деревьев и кустарников, произрастающих в пихтовых лесах Колхиды, 10% отнесены к категории редких и исчезающих и занесены в Красную книгу СССР. Это: *Betula megrelia*, *Buxus colchica*, *Ruscus colchica*, *Quercus pontica*, *Staphylea colchica*, *Taxus baccata*. Однако, по нашим исследованиям, уже сегодня, по крайней мере, еще 12 видов растений только в этих лесах могут быть отнесены к редким, исчезающим и заслуживают внесения в региональную Красную книгу. Это: *Acer sosnowskii*, *Blechnum spicant*, *Castanea sativa*, *Corydalis caucasica*, *Corylus colchica*, *Daphne caucasica*, *D. pseudosericea*, *Pachyphragma macrophyllum*, *Polystichum woronowii*, *Rhododendron ungernii*, *Sorbus migarica*, *Ulmus glabra*.

Ясно, что если не будут приняты меры по спасению еще сохранившихся девственных лесов Колхиды, то их ждет та же участь, что и девственные леса Европы, о которой с большой тревогой сообщается в работах видных исследователей (Mayr, 1969; Vyskot, 1978; Leibudgut, 1982). Расстроенные леса Абхазии необходимо восстанавливать. Нами разработан метод содействия естественному возобновлению, который может обеспечить естественное восстановление пихтовых лесов в течение 20–30 лет (Бебия, 2002).

Классические схемы создания лесных культур пихты и бука на вырубках, как показал многолетний производственный опыт в пихтарниках и букняках Северного Кавказа, не всегда дают положительные результаты (Мальцев, 1979). К тому же, такие культуры дорогостоящие. Посевы семян пихты и бука непосредственно на лесокультурную площадь также оказались ненадежным способом восстановления. Они страдают от фауны, заглушаются быстрорастущим на лесосеке высокотравьем и требуют в течение ряда лет трудоемкого агротехнического ухода.

Нами разработан эффективный способ восстановления низкоплотных лесосек с использованием подсадки самосева главной лесообразующей породы, в частности, пихты Нордманна и бука восточного, выкопанного под высокоплотным древостоем рядом с лесосекой. Такой самосев легко приживается. Подсадки через 25–30 лет образуют сомкнутое насаждение. Такой способ восстановления древостоев значительно дешевле, чем создание лесных культур из саженцев, выращенных в питомнике.



В целом наши многолетние наблюдения за опытными посадками по использованию самосева пихты и бука для восстановления коренных древостоев показали эффективность этого способа. Однако, возраст технической спелости для основных лесообразующих древесных пород пихты и бука составляет 120–160 лет. В регионе существует большая проблема – дефицит древесины. Эту проблему можно решить внедрением в лесные культуры быстрорастущих, ценных, интродуцированных древесных пород.

На Абхазской научно-исследовательской лесной опытной станции (г. Очамчира) с 1961 года ведутся экспериментальные исследования по использованию в лесных культурах более 300 видов иноземных древесных пород. Созданы уникальные опытные лесные монокультуры на разных вертикальных лесных поясах: на отметке 20 м над уровнем моря в поясе смешанных субтропических лесов; на высоте 500 м в поясе каштановых лесов с умеренно теплым климатом; на высоте 900 м в поясе темнохвойных лесов с умеренно прохладным климатом; на высоте 1650 м в поясе темнохвойно-субальпийских лесов с умеренно холодным климатом. Количество деревьев в монокультурах составляет 100 экземпляров на площади 625 м<sup>2</sup>. Многолетние исследования показали, что для повышения производительности лесов наиболее перспективными оказались интродуцированные древесные породы: *Sequoia sempervirens*, *Cryptomeria japonica*, *Metasequoia glyptostroboides*, *Cedrus deodara*, *Cupressus lusitanica*, *Pinus wallichiana*, *Taxodium distichum*, *Liquidambar styraciflua*, *Liriodendron tulipifera*, *Quercus castaneifolia* (Млокосевич, 1982; Бебия, 1987). По нашим исследованиям (табл.), в перспективных интродуцированных древесных пород наступает в 50–60 лет.

В поясе смешанных субтропических лесов среднегодовой прирост по запасу у перспективных пород в монокультурах составил от 9,7 м<sup>3</sup> (*Liquidambar styraciflua*) до 35,8 м<sup>3</sup>/га (*Sequoia sempervirens*). У аборигенных древесных пород *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis* в спелом эксплуатационном возрасте (120–160 лет) эта величина составляет 7–5 м<sup>3</sup>/га. Возраст эксплуатационной спелости у быстрорастущих перспективных интродуцированных древесных пород наступает в 50–60 лет.

Таксационная характеристика древостоев в монокультурах

| Древесная порода                    | Возраст, лет | Ср. диаметр, см | Ср. высота, м | Запас древесины, м <sup>3</sup> /га | Ср. год. прирост, м <sup>3</sup> /га | Запас в возрасте 50 лет, м <sup>3</sup> /га | Рекомендуемая выс. над ур. моря, м |
|-------------------------------------|--------------|-----------------|---------------|-------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------------|------------------------------------|
| <i>Cedrus deodara</i>               | 33           | 25              | 23            | 479                                 | 14,5                                 | 725                                         | 0–700                              |
| <i>Cryptomeria japonica</i>         | 35           | 22              | 23            | 371                                 | 10,6                                 | 530                                         | 0–700                              |
| <i>Cupressus lusitanica</i>         | 25           | 31              | 18            | 576                                 | 18,6                                 | 1152                                        | 0–500                              |
| <i>Metasequoia glyptostroboides</i> | 46           | 32              | 28            | 1360                                | 29,6                                 | 1478                                        | 0–600                              |
| <i>Pinus wallichiana</i>            | 29           | 29              | 17            | 476                                 | 16,4                                 | 821                                         | 0–700                              |
| <i>Taxodium distichum</i>           | 33           | 30              | 22            | 660                                 | 20,0                                 | 1000                                        | 0–700                              |
| <i>Sequoia sempervirens</i>         | 46           | 43              | 28            | 1646                                | 35,8                                 | 1789                                        | 0–600                              |
| <i>Liquidambar styraciflua</i>      | 46           | 26              | 17            | 444                                 | 9,7                                  | 483                                         | 0–700                              |
| <i>Liriodendron tulipifera</i>      | 46           | 28              | 21            | 784                                 | 17,0                                 | 852                                         | 0–600                              |
| <i>Quercus castaneifolia</i>        | 32           | 23              | 21            | 370                                 | 11,6                                 | 578                                         | 0–700                              |
| <i>Abies nordmanniana</i>           | –            | –               | –             | –                                   | 7,0                                  | 353                                         | 700–1800                           |
| <i>Fagus orientalis</i>             | –            | –               | –             | –                                   | 5,0                                  | 250                                         | 500–1500                           |

Запас древесины в 50-летнем возрасте у них составит 483–1789 м<sup>3</sup>/га. Запас древесины пихты в 50-летнем возрасте равен 353 м<sup>3</sup>, бука – 250 м<sup>3</sup>/га (см. табл.). Производительность лесов повышается в 1,9–7,2 раз. Повышаются защитные функции лесов, обеспечивается сохранение биоразнообразия Колхидской флоры.

#### Литература

- Бебия С.М. Некоторые биоэкологические и лесоводственные особенности лириодендрона тюльпанного в условиях Абхазии. // Труды Сухумского ботанического сада. Сухум, 1987. Вып. 31. С. 45–47.
- Бебия С.М. Пихтовые леса Кавказа М., 2002. 270 с.
- Колаковский А.А. Растительный мир Колхиды М., 1961. 459 с.
- Мальцев М.Д. О некоторых лесоводственных особенностях пихты кавказской в молодых культурах на вырубках. // Сб. научных трудов ВНИИЛМ, М. 1979. Вып. 14. С. 11–20.
- Млокосевич Б. В. Интродукция древесных пород в АБНИЛОС // Тезисы докладов XVIII сессии Совета ботанических садов Закавказья. Тбилиси, 1982. С. 50–53.
- Leibundgut H. Europäische Urwälder der Birgstufe. Bern, Studgart: Verlag Paul Haupt., 1982. 308 s.
- Mayer H. Tannenreiche Walder am Sudapfall der Mittleren Ostalpen. Munchen Basel Wien: BLV Verlagsgesellschaft, 1969. 259 s.
- Vyskot M. Tschoslowakische Urwaldreservate als Lechrojekt. Allgemeine. // Forst Zeitschrift. 1978. N 46. S. 96–697.

ОБ ИНТРОДУКЦИИ СУБТРОПИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ ФОНДОВОЙ ОРАНЖЕРЕИ  
ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН

Белоусова Т.П.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Тропические и субтропические растения являются неотъемлемой частью живых коллекций ботанических садов общего профиля. Изучение этих растений – одна из ведущих проблем освоения растительных ресурсов мировой флоры.

В отделе тропических и субтропических растений ГБС РАН собрана богатейшая коллекция, которая по данным 2007 г. представлена 219 семействами, 1423 родами, 6386 таксонами (из них – 5576 видов и разновидностей и 810 культиваров). Создание такой коллекции потребовало значительного времени (начало создания – 1948 г.) и использования специальных приёмов предварительной биологической оценки. В ряду оранжерейных коллекций ботанических садов России она занимает одно из первых мест, уступая лишь коллекционному фонду оранжереи Ботанического сада БИН РАН, которая насчитывает более 7,5 тысяч таксонов (видов, разновидностей, форм) (Н.Н. Арнаутов, Е.М. Арнаутова, 2003).

Субтропические растения в Фондовой оранжерее составляют 40–45% от всего коллекционного фонда. Главной предпосылкой освоения флористических богатств субтропиков является предварительный анализ флор отдельных регионов для выявления их экологической специфики, а также биоморфологических особенностей видов растений, слагающих эти флоры.

Основными регионами при комплектовании коллекции субтропических растений являются: Верхнебирманская (BUR), Восточноавстралийская (AOR), Горноаргентинская (ARG), Горноиндокитайская (ISM), Горномалайзийская (MAM), Горноперианская (PER), Западноавстралийская (AOS), Западногималайская (HIM), Калифорнийская (KAL), Канарская (KAN), Капская (KAP), Мадагаскарская (MAD), Мексиканская (MEX), Новозеландская (NZE), Североиндийская (INB), Средиземноморская (MED), Тасманийская (TAS), Флоридская (FLO), Чилийская (CHI), Южнобразильская (BRA), Японо-китайская (JAS) провинции (С.М. Разумовский, 1999).

Для более детального воспроизведения сложности структуры растительных сообществ субтропиков привлекаются разнообразные жизненные формы, заполняющие различные экологические ниши. В нашей коллекции преобладают древесные и кустарниковые формы (более 80%). Однако в последние годы придаётся значение травянистым растениям и лианам, как неотъемлемой части растительных сообществ. Считаем эти группы растений, ранее отличавшиеся незначительным видовым разнообразием, необходимыми при создании экспозиций.

Виды растений слабо представленные или не представленные в отечественных и зарубежных ботанических садах, редкие в природных биотопах, вследствие узкоспецифических требований к условиям среды, трудно воспроизводимых в культуре, – предмет особого интереса. Пополнение коллекции редкими в природе и культуре видами растений такими как: *Araucariaceae* – *Wollemia nobilis*; *Cupressaceae* – *Fokienia hodginsii*; *Podocarpaceae* – *Dacrydium dacrydioides*, *D. imbricatus*; *Alstroemeriaceae* – *Bomarea caldasii*, *Asteraceae* – *Euryops speciosissima*; *Berberidaceae* – *Diosma pleiantha*; *Burseraceae* – *Bursera paniculata*; *Eriocaulaceae* – *Eriocaulon cinereum*; *Hamamelidaceae* – *Anigozanthos flavidus*, *A. manglesii*, *Wachendorfia brevifolia*; *Helwingiaceae* – *Helwingia japonica*; *Hydrangeaceae* – *Carpenteria californica*; *Hypoxidaceae* – *Rhodohypoxis baurii*; *Linaceae* – *Reinwardia indica*; *Magnoliaceae* – *Michelia yunnanensis*, *Talauma candollei*; *Myrtaceae* – *Calothamnus validus*, *Kunzea ambigua*, *Leptospermum juniperinum*, *L. minutifolium*, *Lophomyrtus obcordata*; *Philesiaceae* – *Lapageria rosea*; *Restionaceae* – *Chondropetalum tectorum*, *Elegia capensis*, *Thamnochortus cinereus*, *T. insignis*; *Rubiaceae* – *Agathosma ciliaris*, *Alberta magna*; *Thymelliaceae* – *Dais cohnifolia* позволило включить их в интродукционный эксперимент для изучения биоморфологических и экологических особенностей (И.Г. Серебряков, Серебрякова, 1967), которые служат моделью при создании экспозиций, как в старой, так и в новой Фондовой оранжерее.

Данная коллекция имеет большую ценность не только благодаря значительному видовому разнообразию, но и её возрастному составу. Возраст уникальных экземпляров семейства *Zamiaceae* – *Encephalartos villosus* – около 200 лет, *E. altensteinii* и *E. hildebrandtii* – около 150 лет, некоторых экземпляров культиваров рододендронов (*R. indicum*), привезенных из Германии в послевоенные годы, более 100–120 лет.

Подавляющая часть коллекции выращена из семян, полученных по делектусам путём обмена с ботаническими садами, как отечественными, так и зарубежными. Однако в последние годы поездки сотрудников сада и других ботанических учреждений становятся более результативными. В 2005–2007 гг., благодаря таким контактам, коллекция субтропических растений пополнилась видами из природных мест обитания таких семейств как: *Burseraceae*, *Eriocaulaceae*, *Herreriaceae*, *Hypoxidaceae*, *Melanthiaceae*, *Myrtaceae*, *Nertheriaceae*, *Proteaceae*, *Restionaceae* и др. Семенной и растительный материал поступил из Австралии, Африки (Капская область), Эквадора, Японии.

Отличительной особенностью коллекции субтропических растений является создание отдельных таксономических комплексов (*Cactaceae*, *Myrtaceae*, *Orchidaceae*, *Proteaceae*) и др. Одним из них является семейство вересковых – *Ericaceae* DC. В настоящее время оно представлено 103 видами, которые относятся к 14 родам и трём подсемействам: *Rhododendroideae*, *Ericoideae*, *Vaccinioideae* (Stevens, 1971), а также 106 культиварами, из которых более 80% – вечнозеленые бельгийские гибриды – «*Belgian evergreen Indian hybrids*», около 15% – курумских гибридов – «*kurume hybrids*» и 5% – гибриды группы «сац-ки», «*Satsuki azaleas*» (Galle Fred, 1987). За эти годы в интродукционном эксперименте участвовало 165 видов, относящихся к 21 роду и трём подсемействам. Многие из них впервые введены в практику интродукции у нас в стране. Однако нестабильная экономическая ситуация в стране в 90-е годы прошлого столетия сказалась на сохранении коллекции в полном объёме.

При комплектовании коллекции привлечение нового материала ведётся с учётом видов редких в природе и оранжерейной культуре, ландшафтно важных видов, видов экологически крайних мест обитания, полезных и декоративных. Для рода *Rhododendron* L. выделена группа анцестральных видов, которые явились родоначальниками групп сортов и сыграли определенную роль в селекционной работе – *R. arboreum*, *R. catawbiense*, *R. griffithianum*, *R. indicum*, *R. obtusum*, *R. ponticum* и др. В нашей коллекции среди редких в природе и культуре видов рододендронов отметим следующие: *R. bauhiniiflorum*, *R. burmanicum*, *R. ciliicalyx*, *R. cubittii*, *R. edgeworthii*, *R. fictolacteam*, *R. genestierianum*, *R. griersonianum*, *R. lyi*, *R. maddenii*, *R. mollianum*, *R. parishii*, *R. spinuliferum*, *R. trichanthum*, *R. veitchianum*, обладающие оригинальным строением цветка, высокими декоративными качествами, продолжительным цветением, различной степенью устойчивости при использовании их в озеленение. В последние годы, несмотря на усилившийся интерес к представителям семейства вересковых при использовании их в открытом грунте, они по-прежнему являются достаточно редкими растениями как в коллекциях ботанических садов (оранжереях), так и при их исключительно редком использовании в декоративном цветоводстве. Изучение различий в структуре побеговых систем у родственных видов в рамках семейства *Ericaceae*, ритма развития и многолетние фенологические наблюдения позволяют рекомендовать многие из них для озеленения классических зимних садов и других помещений различного функционального назначения с субтропическим климатом как солитерные декоративно-лиственные растения: *Agapetes*, *Gaultheria*, *Leucothoe*, *Pieris*, *Rhododendron* – подрод *Hymenanthus*, секция *Pontica*, подсекция *Arborea*, *Argyrophylla*, *Campanulata*, *Falconera*, *Fortunea*, *Grandia*, *Griersoniana*, *Irrorata* (Chamberlain, 1982), а также – подрод *Rhododendron*, секция *Rhododendron*, подсекция *Afganica*, *Edgeworthia*, *Genestieriana*, *Maddenia* (Cullen, 1980), подрод *Tsutsusi*, секция *Tsutsusi* (Chamberlain, 1990) для групповых посадок непосредственно в грунт и в качестве кадочных и горшечных растений. Виды родов: *Agapetes*, *Gaultheria*, *Pieris*, *Rhododendron* – подрод *Rhododendron*, секция *Rhododendron*, подсекции *Lapponica*, *Scabrifolia*, *Triflora* (Cullen, 1980), а также виды рода *Sphyrospermum*, могут использоваться во флорариумах различных размеров и формы. Как для пополнения коллекций, так и для расширения ассортимента декоративных растений чрезвычайно перспективна группа эпифитных рододендронов: *R. burmanicum*, *R. ciliicalyx*, *R. lyi*, *R. maddenii*, *R. veitchianum* и другие виды, отличающиеся более высокой пластичностью в условиях культуры. При учёте фенологических данных, период цветения представителей различных родов и видов семейства вересковых продолжается в течение четырех – пяти месяцев, с пиком цветения в феврале – марте. Начало комплектования коллекции вересковых в Фондовой оранжерее ГБС РАН относится к 1982 г. Многолетняя работа с этой группой растений позволила отработать семенное размножение, при этом выделены группы:

– «ранозацветающие» рододендроны, т.е. вступающие в генеративную фазу на втором – третьем г.г. после посева – подрод *Rhododendron*, секция *Rhododendron*, подсекции *Lapponica*, *Moupinensia*, *Scabrifolia*, *Triflora*;

– «среднезацветающие» – на 4–5-й год после посева – подрод *Rhododendron*, секция *Rhododendron*, подсекции *Genestieriana*, *Maddenia*, а также из подрода *Hymenanthus*, секции *Pontica*, подсекции *Arborea*, *Argyrophylla*, *Campanulata*, *Campylocarpa*, *Fortunea*, *Griersoniana*, *Irrorata*, *Pontica*, *Taliensia*;

– «позднозацветающие» – на 7-й год и позже – подрод *Hymenanthus*, подсекции *Falconera*, *Grandia*, *Parishia*. В эксперимент по вегетативному размножению включены пять родов и 21 вид семейства вересковых, по масс-клональному размножению – 150 видов порядка *Ericales* прошли размножение через культуру тканей с последующим дорастиванием материала в условиях оранжереи (Белоусова и др., 1991).

Возможность произрастания многих представителей этого семейства на достаточно бедных питательными веществами почвах объясняется наличием у них эндотрофной микоризы «эрикоидного типа». Для ее нормального развития видам некоторых родов, в частности, *Kalmia*, *Lyonia* необходимы низкие показатели кислотности почвы (рН – около 2,8–3,0). Микоризообразующие грибы, пронизывающие все растение, включая семена и семенную кожуру, способствуют дополнительному азотному питанию растений, связывая свободный азот воздуха. Растениям, выращиваемым в оранжерее, создание условий близких природным, является основополагающим фактором. Из нашего опыта рекомендуем два – три раза в год мульчирование верховым торфом, слоем 1,5–2 см (для поддержания кислотности почвы в необходимых пределах – 4,0–4,5 и лучшего

развития микотрофных грибов). Вересковым необходима подкормка только минеральными удобрениями с микроэлементами (с февраля по октябрь из расчета 1 г/л воды, один раз в месяц). При подкормке следует избегать применения хлорсодержащих удобрений. Очень эффективна подкормка вересковых буферным раствором: на 10 л воды 8 г азотнокислого калия и 8 г однозамещенного фосфорнокислого калия. При этом получаем раствор калийно-фосфорного буфера, который содержит не только основные макроэлементы (N, P, K), но и удерживает реакцию среды в пределах pH 2,0–6,0. Учитывая известную лабильность изучаемых растений к субстрату, в качестве оптимального унифицированного субстрата рекомендуем следующий состав: перепревшая хвойная земля (сосновый опад), верховой грубоволокнистый торф и крупнозернистый песок в равных количествах. Он отвечает необходимым требованиям, как по химическому составу, так и по механической структуре – хорошо воздухо- и водопроницаем.

Своевременное прохождение соответствующих фаз онтогенеза свидетельствует о правильном подборе экологических факторов. В нашей коллекции около 98% видов вересковых цветут, более 60% – завязывают плоды. Виды родов *Erica*, *Rhododendron*, *Sphryspermum* образуют самосев. Опыт интродукции этого семейства позволил подойти к решению вопросов их практического применения несколько шире. Нами реализовано два основных направления:

первое – использование материала для обогащения ассортимента декоративных растений в защищенном грунте;

второе – анализ и интродукционное испытание представителей семейства вересковых в открытом грунте на Черноморском побережье Кавказа. Заметим, что наряду с вечнозелеными видами, заслуживают внимания и листопадные формы, отличающиеся более высокой экологической пластичностью. С 1985 года в дендропарке «Белые ночи» (в настоящее время – субтропический ботанический сад Кубани) проходило интродукционное испытание 230 экземпляров семейства *Ericaceae* относящихся к 16 родам и 63 видам из коллекции Фондовой оранжереи ГБС РАН, представленных в настоящее время 13 родами и 56 видами. Наилучшие результаты показали вересковые из Верхнебирманской, Горнокитайской, Западнотиманской и Японокитайской провинций. Основными лимитирующими факторами для них в данном регионе являются: довольно низкий абсолютный минимум (ниже минус 10°C), особенно для деревьев и кустарников с пониженной побегообразовательной способностью и длительные летние засухи, губительные для многих влаголюбивых и горных растений.

Значимым таксономическим комплексом коллекции Фондовой оранжереи является семейство *Proteaceae* Juss., работа с которым была начата в 60-е годы XX века. В коллекциях ботанических садов семейство протейных – сравнительно редкая группа растений. В интродукционном эксперименте участвовало более 150 видов, из которых не все оказались жизнестойкими, некоторые виды регулярно выпадали, не достигнув стадии зрелости.

В настоящее время коллекция оранжереи располагает 56 видами, относящимися к 14 родам, в основном из Восточноавстралийской, Западноавстралийской и Тасманийской провинций, а также из Капской области. Почти все образцы выращены из семян, присланных из ботанических садов Австралии, Южной Африки и Европы, а также собранных в природе (2005, 2006 гг.) Средний возраст имеющихся экземпляров более 30 лет. Исключение составляет *Stenocarpus sinuatus*, полученный в 1948 г. из Германии, возраст которого более 65 лет. Австралийские виды представлены родами: *Banksia* (22), *Buckinghamia* (1), *Dryandra* (1), *Isopogon* (1), *Grevillea* (4), *Hakea* (12), *Lomatia* (3), *Macadamia* (1), *Petrophila* (1), *Stenocarpus* (2), *Telopea* (1), а также *Adenanthos* (1), *Leucadendron* (1) и *Protea* (5) – из Капской области. Из 56 видов коллекции 49 видов цветут – из них все виды родов *Banksia*, *Hakea* (многие завязывают плоды), *Adenanthos*, *Protea*. В последние годы опыление многих протейных осуществляется птицами (большая синица), влетающими в оранжерею.

Безусловно, успешным моментом при интродукции растений является прохождение полного жизненного цикла и их семенное возобновление в условиях оранжереи. Регулярно в оранжерее дают самосев: *Agathosma ciliaris*, *Ardisia crenata*, *Arthropodium candidum*, *Brunfelsia pauciflora*, *Camellia japonica*, *C. sasanqua*, *Dactylorhiza maculata* (на протяжении многих лет ее всходы появляются в разных частях оранжереи как на карбонатных, так и на кислых почвах), *Fuchsia boliviana*, *Halleria lucida*, *Knowltonia vesicatoria*, *Lophomyrtus obcordata*, *Ochna atropurpurea*, *Podocarpus macrophyllus* и другие.

#### Литература

- Арнаутов Н.Н., Арнаутова Е.М. Коллекция тропических и субтропических растений // Каталог оранжерейных растений Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова. Санкт-Петербург, 2003. 159 с.
- Белоусова Т.П., Чекурова Г.В., Слюсаренко А.Г. Размножение перспективных видов и сортов вересковых для промышленного и декоративного садоводства // Обзорная информация. Институт экономики жилищно-коммунального хозяйства АКХ им. К.Д. Памфилова. М., 1991. 60 с.
- Разумовский С.М. Перечень единиц ботанико-географического районирования // Избранные труды. М., 1999. 559 с.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. Экологическая морфология высших растений в СССР // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 10. С. 1449–1471.

Chamberlain D.F. A revision of *Rhododendron* II Subgenus *Hymenanthes* // Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh. Edinburgh. 1982. Vol. 39. № 2.

Chamberlain D.F., Rae S.J. A revision of *Rhododendron*. IV. Subgenus *Tsutsusi* // Edinburgh Journal of Botany. Edinburgh. 1990. Vol. 47. № 2.

Cullen J. A revision of *Rhododendron*. I. Subgenus *Rhododendron*, section *Rhododendron* and *Pogonanthum* // Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh. Edinburgh. 1980. Vol. 39. № 1.

Galle Fred C. *Azaleas* // Revised and Enlarged Edition. Timber Press. Portland. Oregon. 1987. 519 p.

## АНАЛИЗ ДЕНДРОФЛОРЫ ГОРОДА ИВАНОВО

Борисова Е.А., Фролова О.В.

Иваново, Ивановский государственный университет

Изучение современного состояния флоры и растительности городов, разработка путей оптимизации городской среды продолжают оставаться актуальными проблемами современных ботанико-экологических исследований.

Иваново – крупный индустриальный и транспортный центр Средней России, вместе с тем достаточно зеленый (площадь города – 104,8 км<sup>2</sup>, численность населения – 452 тыс. человек, площадь зеленых насаждений – более 2715 га). В городе имеется три парка, созданные на основе естественных лесных массивов, 74 сквера, 9 бульваров 5 городских садов, аллеи, действуют Ботанический сад ИвГУ и Дендрарий ИГСХА, в которых собраны коллекции экзотических видов деревьев и кустарников. Основные работы по озеленению города проводятся работниками муниципального предприятия по зеленому строительству, посадочный материал выращивается в питомнике совхоза декоративных культур в пос. Буньково, также функционируют несколько частных питомников.

В течение полевых сезонов 1997–2007 гг. обследовались все основные типы городского озеленения, антропогенные экотопы (обочины железных и шоссейных дорог, пустыри и др.), природные сообщества, сохранившиеся в черте города (берега рек, участки лесов и др.). Составлялись флористические списки, в которых для каждого вида отмечалось жизненное состояние, особенности цветения и плодоношения, наличие семенного и вегетативного размножения, декоративные качества. Также были проанализированы гербарные материалы, хранящиеся на кафедре общей биологии и ботаники ИвГУ.

Специально изучалось видовое разнообразие сложных в таксономическом отношении родов *Populus* (Борисова, 2003), *Crataegus* (Борисова, 2004), *Rosa*. В определении видов этих таксонов большую помощь оказали А.К. Скворцов, И.О. Бузунова, Ю.Е. Беляева, за что авторы выражают им глубокую благодарность.

В результате исследований на территории г. Иваново к 2008 г. было отмечено 187 видов деревьев и кустарников (без учета форм и сортового разнообразия), относящихся к 2 отделам, 3 классам, 31 семейству и 79 родам. Отдел *Pinophyta* представлен 13 видами, относящимися к 2 семействам и 7 родам. Отдел *Magnoliophyta* – 174 видами.

Таблица 1

Спектр 8 ведущих семейств дендрофлоры города Иваново

| № п/п        | Название семейства    | Число родов | % от общего числа родов | Число видов | % от общего числа видов |
|--------------|-----------------------|-------------|-------------------------|-------------|-------------------------|
| 1            | <i>Rosaceae</i>       | 24          | 30,8                    | 63          | 33,9                    |
| 2            | <i>Salicaceae</i>     | 2           | 2,6                     | 27          | 14,5                    |
| 3            | <i>Pinaceae</i>       | 5           | 6,4                     | 10          | 5,4                     |
| 4            | <i>Betulaceae</i>     | 4           | 5,1                     | 7           | 3,8                     |
| 5            | <i>Oleaceae</i>       | 3           | 3,8                     | 7           | 3,8                     |
| 6            | <i>Aceraceae</i>      | 1           | 1,3                     | 6           | 3,2                     |
| 7            | <i>Caprifoliaceae</i> | 3           | 3,8                     | 6           | 3,2                     |
| 8            | <i>Hydrangeaceae</i>  | 3           | 3,8                     | 5           | 2,7                     |
| <b>Итого</b> |                       | <b>45</b>   | <b>57,6</b>             | <b>131</b>  | <b>70,5</b>             |

В целом, систематическая структура флоры характеризуется низкой видовой насыщенностью семейств и родов (12 семейств представлены 1–2 видами; 44 рода содержат по 1 виду, 16 родов – 2 вида). В составе флоры отмечено 7 гибридных видов, самыми распространенными среди которых в посадках города являются *Populus × sibirica*, *Rosa acicularis × R. majalis*, *Salix × rubens*.

8 ведущих семейств флоры включают 131 вид, что составляет более 70 % всего видового состава (см. табл. 1). Наиболее богато представлены семейства *Betulaceae*, *Oleaceae*, *Pinaceae*, *Rosaceae*, *Salicaceae*, которые вместе составляют более половины всего видового состава (61,4%; 114 видов).

Крупными родами флоры являются *Salix* (15 видов), *Populus* (12 видов), *Crataegus* (13 видов), *Rosa* (11 видов), *Acer* (6 видов), *Spiraea* (6 видов) и *Pinus* (5 видов).

Основу дендрофлоры города составляют интродуцированные виды (137 видов, 76,0%), растения местной флоры представлены 43 видами (24,0%). Это характерно для состава дендрофлоры городов России (Булыгин, Фирсов, 1998; Соколова, 2003; Егличева, 2007; Парахина, 2007 и др.). Среди интродуцентов наиболее многочисленны группы видов восточноазиатского и североамериканского происхождения, каждая из которых насчитывает по 37 видов (20,7%). Основными восточноазиатскими породами города являются 12 видов (*Acer ginnala*, *Malus baccata*, *Padus maakii*, *Populus simonii*, *Rosa rugosa*, *Spiraea japonica* и др.). Многие экзоты встречаются только в коллекциях ботанических садов и питомников (*Eleutherococcus senticosus*, *Juglans mandshurica*, *Phellodendron amurense*, *Vitis amurensis*, *Weigela preacox* и др.).

Среди видов североамериканского происхождения довольно обычны *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Crataegus submollis*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Padus virginiana*, *Populus deltoides*, *Physocarpus opulifolius*. Большинство североамериканских видов отличаются высокими декоративными качествами, устойчивостью к неблагоприятным условиям крупного промышленного города и высокой способностью к натурализации. Ежегодно они обильно цветут, дают жизнеспособные семена, некоторые размножаются и вегетативно.

Виды Западной и Южной Европы вместе составляют 16,6% (например, *Berberis vulgaris*, *Rosa glauca*, *R. dumalis*, *Sambucus racemosa*, *Syringa vulgaris*, *S. jasikaea*, *Tilia platyphyllos*, *Viburnum lantana*), виды ирано-туранского происхождения представлены 13 видами (*Elaeagnus argentea*, *Rosa pimpinellifolia*, *Salix acutifolia*, *S. fragilis* и др.). Сибирских видов насчитывается всего 9 (*Caragana arborescens*, *Cotoneaster lucidus*, *Lonicera tatarica*, *Spiraea media*, *S. chamaedrifolia* и др.). Доля выходцев из других флорогенетических областей незначительна.

Среди видов местной флоры широко распространены следующие: *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Rosa majalis*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, составляющие основные посадки внутриквартального озеленения.

По территории города виды деревьев и кустарников распространены неравномерно. Наибольшее их видовое разнообразие сосредоточено в скверах центральной части города, в коллекциях Ботанического сада ИВГУ и Дендрария ИГСА.

Оценка активности видов дендрофлоры города проводилась по 5-балльной шкале Б.А. Юрцева (1982), с учетом изменений А.В. Чичева (1984). Распределение видов по степени активности представлено в табл. 2. Подавляющее большинство видов дендрофлоры г. Иваново (114; 63,4%) относится к малоактивным (активность 1–2 балла), причём 93 (51,7%) из них являются интродуцированными (например, *Chaenomeles japonica*, *Mahonia aquifolium*, *Robinia pseudoacacia*, *Swida sanguinea* и др.), среди местных видов к редким относятся (*Abies sibirica*, *Daphne meserum*, *Juniperus communis*). 32 вида (17,8%) – среднеактивные (активность 3 балла). Например, *Aesculus hippocastanum*, *Berberis thunbergii*, *Padus avium*, *Thuja occidentalis* и др.

Виды с активностью 4 и 5 баллов вместе составляют 18,9% от их общего числа. Практически повсеместно на территории города распространено 34 интродуцированных вида (например, *Acer negundo*, *Caragana arborescens*, *Cerasus vulgaris*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Larix sibirica*, *Lonicera tatarica*, *Philadelphus coronaries*, *Physocarpus opulifolium*, *Syringa vulgaris* и др.) Среди местных растений обычны насаждения из *Betula pendula*, *Salix caprea*, *S. myrsiniifolia*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*.

Таблица 2

Распределение видов дендрофлоры города Иваново по степени активности

| Активность<br>(в баллах) | Местные виды |                         | Интродуцированные виды |                         | Всего       |                         |
|--------------------------|--------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|-------------|-------------------------|
|                          | число видов  | % от общего числа видов | число видов            | % от общего числа видов | число видов | % от общего числа видов |
| 1                        | 7            | 3,9                     | 59                     | 32,8                    | 66          | 36,7                    |
| 2                        | 14           | 7,8                     | 34                     | 18,9                    | 48          | 26,7                    |
| 3                        | 10           | 5,6                     | 22                     | 12,2                    | 32          | 17,8                    |
| 4                        | 6            | 3,3                     | 15                     | 8,3                     | 21          | 11,7                    |
| 5                        | 6            | 3,3                     | 7                      | 3,9                     | 13          | 7,2                     |
| Всего                    | 43           | 23,9                    | 137                    | 76,1                    | 180         | 100                     |

Интересно отметить, что многие интродуцированные виды в условиях города успешно натурализовались. Ежегодно обильное цветение и плодоношение наблюдается у 89 видов, многие среди них дают самосев. Неоднократно отмечены массовые всходы на сорно-рудеральных местообитаниях, вдоль заборов, у стен зданий многих интродуцированных видов. Крупные заросли по берегам р. Уводь в черте города образуют североамериканские быстрорастущие породы (*Acer negundo*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Physocarpus opulifolium*). При исследовании участков лесов в черте города в их составе были отмечены разновозрастные экземпляры следующих видов *Amelanchier spicata*, *Cerasus vulgaris*, *Cotoneaster lucidus*, *Crataegus monogyna*, *Malus domestica*, *Physocarpus opulifolium*, *Sambucus racemosa* и др.

Анализируя видимые повреждения органов декоративных растений, связанные с загрязнением воздуха, почв и другими неблагоприятными факторами, было выявлено, что сильнее страдают местные хвойные породы (*Abies sibirica*, *Juniperus communis*, *Pinus silvestris*, *Picea abies*). Более устойчивы интродуценты *Juniperus sabina*, *Larix sibirica*, *Picea pungens*, *Pinus strobus* и *Thuja occidentalis*.

Среди цветковых, неустойчивы к городским условиям оказалось около 15 видов, (например, *Padus maakii*, *Tilia platyphyllos*, *Ulmus pumila* и др.). Многие декоративные древесные растения в условиях города сильно повреждаются насекомыми-вредителями (*Lonicera tatarica*, *Padus avium*, *Populus sibirica*, *Viburnum opulus*) и патогенными грибами (*Acer platanoides*, *Crataegus altaica*, *C. sanguinea*, *Populus balsamifera*, *Rosa majalis*, *Sambucus racemosa* и др.).

В озеленении г. Иванова следует шире использовать виды местной флоры (*Quercus robur*, *Padus avium*, *Salix pentandra*, *Sorbus aucuparia*, *Ulmus laevis*). Среди интродуцентов наиболее перспективными являются быстро растущие породы, формирующие густые кроны (*Populus deltoides*, *P. simonii*, *Salix fragilis* и другие), и декоративные газо- и пылеустойчивые кустарники (*Chaenomeles japonica*, *Cotoneaster lucidus*, *Crataegus nigrum*, *Elaeagnus angustifolia*, *Euonimus europaeus*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Symphoricarpos alba*, *Syringa vulgaris*). Несомненно, следует расширить и ассортимент хвойных пород и лиан для вертикального озеленения.

#### Литература

- Борисова Е.А. Видовое разнообразие тополей (*Populus* L., *Salicaceae*) в г. Иваново // Науч.-исслед. деятельность в классическом ун-те. Матер. науч. конф. (Иваново 20–21 фев. 2003). Иваново, 2003. С. 72–74.
- Борисова Е.А. Род боярышник (*Crataegus* L., *Rosaceae*) в г. Иваново // Вестн. Иван. гос. ун-та. Биология. Химия. Физика. Математика. 2004. Вып. 3. С. 18–24.
- Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А. Фактическое распространение древесных интродуцентов в урбаноценозах городов России // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI в.: Тез. док., пред. II (10) Съезду Русс. бот. о-ва (С.-Петербург 26–28 мая 1998 г.). Т. 2. СПб, 1998. С. 278.
- Егличёва А.В. Древесные растения в городских экосистемах Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2007. 18 с.
- Соколова И.Г. Деревья и кустарники города Пскова // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 11. С. 79–86.
- Парахина Е.А. Деревья и кустарники Орловской области: дикорастущие и интродуцированные: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2007. 22 с.
- Чичев А.В. Адвентивная флора железных дорог Московской области: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 381 с.
- Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3–32.

## ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ *RIBES AUREUM* PUSCH

Бурменко Ю.В., Сорокопудов В.Н., Резанова Т.А.

Белгород, Белгородский государственный университет

Смородина золотистая относится к скороспелым, многолетним и многостебельным кустарникам. В плодоношение эта культура вступает на второй год после посадки 2-летними саженцами, а на третий-четвертый – дает полный урожай. Цветковые почки на однолетних побегах расположены одиночно, на двухлетних и многолетних – группами. Цветковые почки бывают генеративные или вегетативно-генеративные. Из каждой почки появляется кисть и 1–2 вегетативных побега. Цветковые кисти длиной в среднем  $40,5 \pm 6$  мм, максимум 60 мм, горизонтальные или пониклые, 5–8 цветковые (в среднем  $7,8 \pm 0,1$ ). Плодоношение сосредоточено не только на однолетнем приросте, но и на достаточно долговечных (4–5 лет) плодовых образованиях – плодушках. Максимальное плодоношение наблюдается на ветвях 5–7-летнего возраста, после продуктивность падает, ягоды мельчают.

Образование плодов происходит от перекрестного опыления, при самоопылении (Абдуллаев, 1972) завязь обычно опадает (завязываемость плодов не превышает 15%). Созревание не одновременное, начинается с середины июля, ягоды у отдельных форм могут висеть, до конца сентября не осыпаясь. При повышенной влажности растрескиваются. В азиатских зонах СНГ (Узбекистан) и на Украине (Шеренговский, 2000) наблюдается повторное цветение и единичное плодоношение, ягоды, как правило, не созревают в результате холодов, кисти и цветки часто аномальные, для сорта Узбекистанская крупноплодная при повторном цветении аномальность цветков составляет до 14%, для *Ribes aureum* Pursh до 61% (Семенихина, 1971).

Плоды ягодообразные (Тахтаджян, 1987) или, по определению других авторов (по Комар, 1996) ягоды мясистые, гладкие или покрытые волосками около 1 см в диаметре, с длинным высохшим околоцветником (Pohl, 1923; Brouwer, Stählin, 1955; Melchior, 1964; Hutchinson, 1973; Corner, 1976). Особенностью *R. aureum* является то, что для ее плодов характерен различный окрас: черные часто с металлическим бле-

ском составляют в интродукционной популяции 92–95% (Гнусенкова, 2002), красно-бордовые, вишневые, лимонно-желтые, желтые, белые, из которых, по мнению Ю.К. Виноградовой (2005) оранжево-желтые встречаются наиболее редко. Форма также не постоянна, встречаются круглые, овальные, репчатые ягоды, с гранями или гладкие.

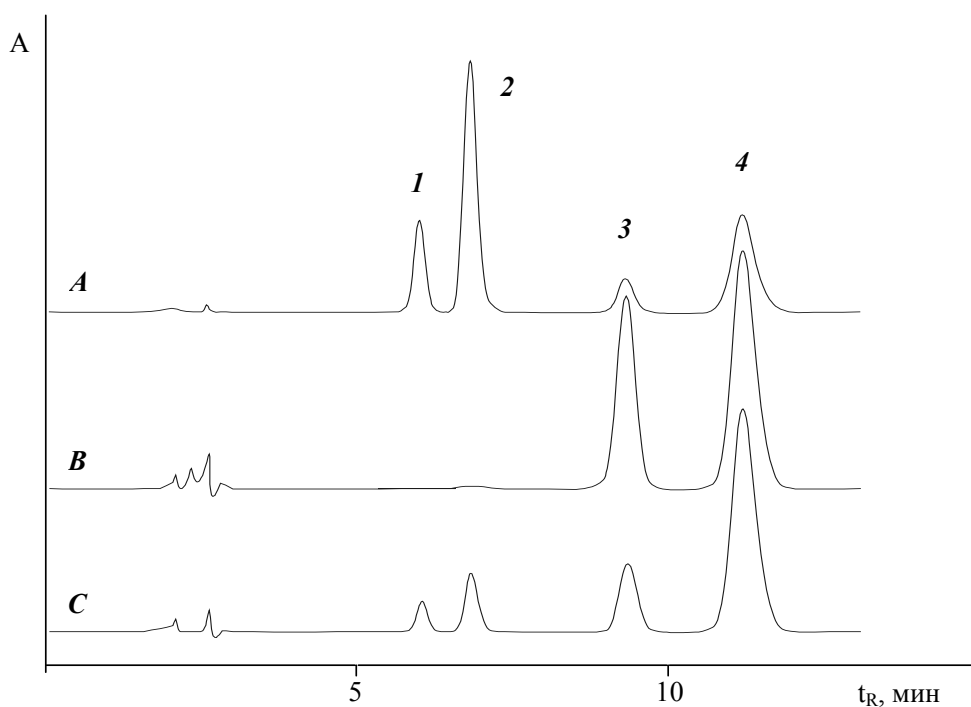
Созревание ягод, в условиях Центрального Черноземья проходит за 60–65 дней. На кисти, длина которой изменяется от  $22,5 \pm 0,7$  до  $57,6 \pm 0,7$  мм, созревает от  $2,4 \pm 0,1$  до  $8,0 \pm 0,2$  ягод. Завязываемость ягод составляет 62–64,5%, она зависит от возраста куста, его потенциальной продуктивности и условий среды.

Анализ средней массы ягод в условиях Ботанического сада Белгородского государственного университета показал, что наблюдается варьирование в пределах 0,73–1,44 г. Максимальная масса плодов внутри популяции также различна от 1,6 до 3,3 г. Средняя масса кисти с ягодами изменяется от 3,92 до 7,28, Число семян в ягоде не постоянно и изменяется от 0 до 46 шт, что составляет до 6,8% от общей массы ягоды, тем не менее, нами было отмечено, что не во всех формах семена были полноценными, встречались шуплые, но их доля не значительна. Так же нами выделены формы (2–35, 3–21) с малым количеством семян ( $7,2 \pm 0,3$ ;  $7,7 \pm 0,7$ ), изучение по которым проводится в настоящее время.

В ягодах содержится от  $7,2 \pm 0,3$  до  $28,8 \pm 1,5$  мелких саркотестальных, неправильной формы, яйцевидных семян, темнокрасно-кориченого цвета, матовых, морщинистых, что в среднем составляет 4,8% от общей массы ягоды. Максимальное количество семян в одной ягоде составляет 43 шт, по данным Е.А. Гнусенковой (2002) доходит до 50 шт.

Ягоды золотистой смородины – ценный источник каротина (провитамин А, до 5 мг%), аскорбиновой кислоты (40–200 мг%), катехинов и лейкоантоцианов (200–470 мг%), сахаров (6,3–17,0%), сухих веществ (17–25%), пектина (0,6–2,9%), органических кислот (до 2,1%). По содержанию витамина А смородина золотистая стоит на первом месте в роде смородин. Плоды обладают, хорошим довольно разнообразным вкусом. Повышенное содержание сахаров указывает на их лечебное свойство. Их больше, чем в черной и красной смородине, особенно фруктозы (2,96%), которая определяет сладость и десертность ягод золотистых смородин, а также количество глюкозы достаточно высоко (15,75%).

Качественный состав антоцианов смородины золотистой исследован методов ВЭЖХ (Дейнека и др., 2003). Антоциановый комплекс плодов наиболее часто встречающихся видов смородины достаточно хорошо известен. Для смородины золотистой характерно наличие четырех основных пигментов: 3 – глюкозидов и 3 – рутинозидов дельфинидина и цианидина с заметным преобладанием цианидиновых производных (рис.).



Разделение антоцианов плодов смородин  
*A* – *R. nigrum* L.; *B* – *R. aureum* Pursh.; *C* – *R. americanum* Mill.  
 1 – DpGlu; 2 – DpRut; 3 – CyGlu; 4 – CyRut



По видовому составу пигментов смородина золотистая занимает промежуточное положение между смородиной черной и американской (Грошенко и др., 2006). Доминирование CyRut в пигментном составе золотистой ( $52,0 \pm 4,0$ ) и американской ( $66,0 \pm 3,5$ ) смородин свидетельствует об их генетической близости, что подтверждается их общим ареалом. Низкое же содержание дельфинидиновых компонентов (DpGlu –  $2,4 \pm 1,8$ ; DpRut –  $1,4 \pm 0,7$ ) в сравнении с черной (DpGlu –  $13,4 \pm 4,6$ ; DpRut –  $53,0 \pm 5,0$ ) и американской (DpGlu –  $4,9 \pm 1,6$ ; DpRut –  $11,3 \pm 2,0$ ) характеризует его изолированность, которую косвенно подтверждает получение стерильных гибридов со смородиной золотистой при межвидовых скрещиваниях.

#### Литература

- Абдуллаев Р.Н. Некоторые производственно-биологические особенности сортов золотистой смородины в Ташкентской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пушкин, 1972. 26 с.
- Виноградова Ю.К. Интродукция смородины золотистой // Формирование устойчивых интродукционных популяций. М., 2005. С. 109–144.
- Гнусенкова Е.А. Биоэкологические особенности *Ribes aureum* Pursch в Приуралье.
- Грошенко С.А., Шапошник Е.И., Бурменко Ю.В. Особенности фитохимии смородины американской и других видов в условиях Центрального Черноземья // Нетрадиционные и редкие растения, природные соединения и перспективы их использования. Матер. междунар. науч.-практ. конф. VII Международный симпозиум. Белгород, 2006. Т. 2. С. 300–303.
- Дейнека В.И., Григорьев А.М., Староверов В.М., Борзенко О.Н. Инкрементный подход в анализе антоцианов // Химия природн. соединен. 2003. № 2. С. 137–139.
- Комар Г.А. Сем. *Grossulariaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1996. Т. 5. С. 60–67.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

## РОСТ И СОСТОЯНИЕ САМОСЕВА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ГОРОДСКИХ УСЛОВИЯХ

Васильев С.В., Чепик Ф.А.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия им. С.М. Кирова

Адаптивные способности растений различны и обусловлены экологической пластичностью видов и форм. Умение оценить уровень адаптации конкретных видов и форм в конкретных условиях среды имеет важное научное и практическое значение. Это относится как к аборигенам, выращиваемым искусственно за пределами природной среды, так и к экзотам, которые, по определению, выращиваются в иных условиях, отличных от условий естественного ареала. Однако, как для аборигенов, выращиваемых в городской среде, так и для экзотов, показателем высокой адаптивности является способность этих растений не только образовывать репродуктивные органы (стробилы, цветки, плоды, семена), но и давать жизнеспособное семенное потомство.

Исследования репродуктивной способности древесных растений проводились многими учеными (Вольф, 1929; Акимов, Булыгин, 1961; Андронов, 1962; Гиргидов, 1972; Некрасов, 1973; Булыгин, Сахарова, 2004). Однако, важен не только факт образования семян, но и их способность к самостоятельному прорастанию и росту.

Исследования естественного семенного размножения древесных аборигенов и экзотов в городских условиях (г. Санкт-Петербург) проводились нами в 2003–2007 годах на территории Ботанического сада Лесотехнической академии и парках города. Изучался самосев таких известных и ценных видов, как дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), д. красный (*Q. rubra* L.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.) и к. ложноплатановый (*A. pseudoplatanus* L.). При этом определялись наиболее благоприятные условия для прорастания семян и укоренения всходов, устанавливались особенности распределения самосева по площади, оценивалась быстрота роста всходов и сеянцев в первые годы жизни и устойчивость самосева к воздействию факторов среды.

Полевые работы проводились на учетных площадках, охватывающих максимально возможный спектр условий местопроизрастания. Было заложено 98 таких площадок, на которых учтено более четырех тысяч всходов и сеянцев.

Параллельно был заложен опытный участок по выращиванию дуба красного на окультуренном субстрате.

Как на природных объектах, так и на питомнике проводились измерения вегетативных органов и подсчет их числа (стебли, корни, почки, число приростов и т. д.), а также проведены учет и оценка живого напочвенного покрова (ЖНП) там, где он имелся.

Полученные данные были обработаны методами вариационной статистики.

Выявлено появление массового самосева древесных растений на территории Ботанического сада ЛТА. Так густота сеянцев дуба черешчатого, в среднем, составила  $25 \text{ шт/м}^2$ , дуба красного –  $42 \text{ шт/м}^2$ , клена ложно-

платанового – 72 шт/м<sup>2</sup> и клена остролистного – 110 шт/м<sup>2</sup>. Притом общее число полнозернистых семян клена остролистного на 1 м<sup>2</sup>, в среднем, составляло 245 шт, из них у 75% (185 шт) зародыш по тем или иным причинам отмирал, но оставшихся 25% было достаточно для обильного появления всходов.

Численное распределение самосева клена ложноплатанового тесно связано с числом семян на единице площади и общим проективным покрытием травянистых растений на площади. Максимальное число самосева ( $\approx$  по 132 шт/м<sup>2</sup>) отмечено на учетных площадках с полным отсутствием ЖНП; на учетных площадках с проективным покрытием ЖНП 50% густота самосева снижается на 34%; на учетных площадках с проективным покрытием ЖНП в 100% число семян снижается еще на 80% (в среднем, до 18 шт/м<sup>2</sup>).

В табл. 1 представлена характеристика роста самосева дуба красного, д. черешчатого, клена ложноплатанового и к. остролистного в первые годы жизни.

Таблица 1

Годичный прирост осевого побега у четырехлетних сеянцев исследуемых видов, см.

| Год образования прироста | Вид           |          |          |                |          |          |                   |          |          |                      |          |          |
|--------------------------|---------------|----------|----------|----------------|----------|----------|-------------------|----------|----------|----------------------|----------|----------|
|                          | Дуб красный   |          |          | Дуб черешчатый |          |          | Клен остролистный |          |          | Клен ложноплатановый |          |          |
|                          | <i>l</i>      | $\sigma$ | <i>V</i> | <i>l</i>       | $\sigma$ | <i>V</i> | <i>l</i>          | $\sigma$ | <i>V</i> | <i>l</i>             | $\sigma$ | <i>V</i> |
| 2002                     | 9,7 $\pm$ 0,6 | 4,03     | 41,4     | 13,6 $\pm$ 0,5 | 3,82     | 28,0     | 7,6 $\pm$ 0,4     | 1,03     | 13,4     | 6,4 $\pm$ 0,5        | 1,57     | 24,7     |
| 2003                     | 4,9 $\pm$ 0,4 | 2,52     | 51,4     | 3,4 $\pm$ 0,3  | 2,68     | 79,8     | 2,1 $\pm$ 0,4     | 1,10     | 49,8     | 1,3 $\pm$ 0,2        | 0,68     | 53,5     |
| 2004                     | 2,7 $\pm$ 0,3 | 1,80     | 67,4     | 2,3 $\pm$ 0,3  | 2,28     | 100,4    | 2,7 $\pm$ 0,5     | 1,40     | 51,1     | 1,5 $\pm$ 0,3        | 0,82     | 56,6     |
| 2005                     | 3,1 $\pm$ 0,3 | 1,94     | 62,0     | 3,3 $\pm$ 0,3  | 2,28     | 69,1     | 3,0 $\pm$ 0,4     | 1,02     | 33,3     | 1,6 $\pm$ 0,4        | 1,11     | 69,8     |

Примечание: *l* – средняя длина прироста, см;  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение, см; *V* – коэффициент вариации, %.

Из приведенных в табл. 1 данных видно, что у всех четырех видов годовые приросты осевых побегов второго – четвертого годов жизни оказались меньше приростов однолетних особей: у дуба красного на 68%, у д. черешчатого – на 76%, у клена остролистного – на 61%, у к. ложноплатанового – на 75%. Отметим также, что высоты однолетних сеянцев у разных видов различны (больше у видов дуба и меньше у видов клена). Связано это как с биологическими особенностями вида, так и с запасом питательных веществ, которыми располагают зародыши семян.

Значительного влияния условий освещения на скорость роста самосева клена остролистного не выявлено. Исследования показали, что сеянцы, выросшие на полуткрытом месте, где уровень освещенности, в среднем, составляет 50% от полного, не значительно опережают по высоте сеянцы, выросшие в тени, где уровень освещенности – 35% от полного (всего на 6,6% для пятилетнего самосева и на 6,8% – для шестилетнего самосева). Более того, в первые два года жизни наблюдались большие годовые приросты у сеянцев закрытых мест произрастания. Полученные результаты позволяют предположить, что световой фактор не является решающим в ограничении величины прироста осевого побега 1–4-летних сеянцев.

По нашему мнению, большее влияние на скорость роста оказывает конкуренция с травянистыми растениями на уровне корневых систем. Данные, представленные в табл. 2 показывают существенное различие в длине вегетативных органов у однолетних сеянцев дуба красного, выращенных на питомнике и появившихся самосевом: по высоте надземной части – на 36%, по длине главного корня – на 40,4%, по числу боковых почек – на 44% и по диаметру корневой шейки – на 31,7%. При этом, у 92% выращенных на питомнике сеянцев отмечено образование вторичного прироста, тогда как у контрольных растений, выросших в условиях с хорошо развитым ЖНП, вторичного роста вообще не наблюдалось.

Таблица 2

Биометрические показатели однолетних сеянцев дуба красного

| Показатели                          | Результаты опыта        |          |          | Контроль                |          |          |
|-------------------------------------|-------------------------|----------|----------|-------------------------|----------|----------|
|                                     | <i>X</i> $\pm$ <i>m</i> | $\sigma$ | <i>V</i> | <i>X</i> $\pm$ <i>m</i> | $\sigma$ | <i>V</i> |
| Длина наземной части, см            | 19,0 $\pm$ 0,4          | 4,09     | 21,5     | 12,1 $\pm$ 0,2          | 2,47     | 20,4     |
| Длина главного корня, см            | 27,5 $\pm$ 0,7          | 7,33     | 26,7     | 16,4 $\pm$ 0,7          | 6,90     | 42,2     |
| Диаметр стебля у корневой шейки, мм | 5,5 $\pm$ 0,1           | 0,76     | 4,0      | 3,2 $\pm$ 0,1           | 0,56     | 17,4     |
| Число боковых почек, шт             | 18,6 $\pm$ 0,3          | 3,20     | 17,2     | 10,4 $\pm$ 0,1          | 1,16     | 11,1     |

Примечание: *X* – среднее значение показателя; *m* – ошибка среднего;  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение; *V* – коэффициент вариации, %.

Характерной особенностью сеянцев исследованных видов является массовая повреждаемость их ранне-осенними заморозками и зимними низкими температурами. Так уже в первый год жизни повреждения отмечены у 58% сеянцев дуба черешчатого, а у дуба красного это число составляет 90%, доходя на некоторых учетных площадках до 100%. Притом обмерзает от 23 до 48% верхней части побега. С возрастом

доля повреждаемых особей дуба красного заметно снижается. Для двухлетних растений она составляет 60,8%, для трехлетних – 25,8%, для четырехлетних – 17,5%, а для пятилетних – 4,6%.

У самосева дуба черешчатого уровень повреждаемости заморозками и морозами из года в год остается на прежнем уровне. К тому же относительная величина поврежденной части прироста на второй год увеличивается по сравнению с первым – в 3,3 раза и составляет 66%; на третий год не успевает одревеснеть и обмерзает уже 71% прироста. Притом у 16% сеянцев дуба черешчатого отмечена полная гибель приростов второго года, а у 18% – гибель приростов третьего года. Все это приводит к ослаблению и массовой гибели самосева уже на четвертый год жизни. Так на разных учетных площадках доля полностью засохших сеянцев составляла от 56 до 80,3%.

Самосев клена остролистного и клена ложноплатанового относительно устойчив к повреждению низкими температурами. Обмерзание было зарегистрировано всего у 3,8% сеянцев клена ложноплатанового, притом только у отдельных особей оказалась поврежденной не только верхушечная почка, но и значительная часть побега ниже нее. А из 790 учетных сеянцев клена остролистного повреждения отмечены лишь у 1,9% растений.

В городских условиях многие древесные растения (в том числе дуб черешчатый, д. красный, клен остролистный, к. ложноплатановый и т. д.) регулярно не только плодоносят, но и образуют обильный самосев. Дальнейшая судьба самосева зависит от многих факторов: уровня проективного покрытия живого напочвенного покрова, видовой принадлежности, температурного режима в течение года в припочвенном горизонте. Многие из них, без вмешательства человека, погибают или меняют форму роста (кустистость, искривленность осевых побегов и т. д.).

#### Литература

- Акимов П.А., Булыгин Н.Е. Наиболее интересные деревья и кустарники дендрологического сада и парка Ленинградской лесотехнической академии им. С.М. Кирова. Л.: ЛТА, 1961. 111 с.
- Андронов Н.М. Деревья и кустарники дендрологического сада Ленинградской лесотехнической академии им. С. М. Кирова. Л.: ЛТА, 1962.
- Булыгин Н.Е., Ловелиус Н.В., Фирсов Г.А. Плодоношение, зимостойкость и перспективы разведения на Северо-западе СССР интродуцированных видов и форм клена (*Acer L.*). Л.: ЛТА, 1986. 193 с.
- Булыгин Н.Е., Сахарова С.Г. Дендрология. СПб.: СПб ГЛТА, 2004. 104 с.
- Вольф Э.Л. Наблюдения над морозостойкостью деревянистых растений. Петроград, 1917.
- Гирсидов Д.Я. Опыт разведения дуба красного в Ленинградской области // Исследования по лесному хозяйству. 1972. Вып. 14. С. 441–443.
- Некрасов В.И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М., 1973. 280 с.

## РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ В КОЛЛЕКЦИИ АРИДНЫХ ОБЛАСТЕЙ ЗЕМЛИ БОТАНИЧЕСКОГО САДА БИН РАН

Васильева И.М.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Одной из основных задач ботанических садов в настоящее время является сохранение биоразнообразия. Особенно это важно в отношении редких и эндемичных таксонов. Наступает такой момент, когда из-за неразумной деятельности человека в дикой природе исчезают многие ценные в хозяйственном и декоративном отношении виды. В этом случае интродукция их в ботанические сады с вероятной последующей реинтродукцией в природу – единственный путь к спасению таких видов и сохранению биоразнообразия.

Коллекция аридных областей Земли Ботанического сада БИН РАН, старейшая и крупнейшая не только в России, но и одна из таковых в мире, насчитывает в настоящее время более 2200 таксонов. В ее состав входит большое число редких и эндемичных растений. Они представлены 285 таксонами, 175 из которых относятся к сем. *Cactaceae*, а 110 – представители других суккулентных и ксерофитных семейств: *Welwitschiaceae*, *Aizoaceae*, *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Campanulaceae*, *Crassulaceae*. Это составляет примерно 13% от общего числа таксонов коллекции. Такая большая доля редких растений отражает и существующее в природе соотношение для суккулентов. Именно эти растения чаще других оказываются на грани вымирания не только из-за нарушения человеком естественных биотопов, в которых они встречаются. Сюда относятся интенсивное ведение сельского хозяйства, урбанизация и промышленное строительство. Кроме того, являясь часто высоко декоративными растениями, суккуленты попадают в поле зрения коммерческих сборщиков, что ведет иногда к почти полному уничтожению их в дикой природе.

Таблица 1

Редкие растения в коллекции аридных областей Земли

| Семейство              | Таксон                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | Родина         |
|------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|
| <i>Welwitschiaceae</i> | <i>Welwitschia mirabilis</i> Hook. f.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | Ю. Аф.         |
| <i>Aizoaceae</i>       | <i>Carpobrotus acinaciformis</i> (L.) L. Bolus                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | Ю. Аф.         |
|                        | <i>Frithia pulchra</i> N.E. Br.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | Ю. Аф.         |
|                        | <i>Glottiphyllum longum</i> (Haw.) N.E. Br.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | Ю. Аф.         |
|                        | <i>Hereroa muirii</i> L. Bolus                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | Ю. Аф.         |
|                        | <i>Lithops bromfieldii</i> L. Bolus, <i>L. herrei</i> L. Bolus, <i>L. salicola</i> , L. Bolus <i>L. optica</i> (Marloth) N.E. Br. f. <i>rubra</i> (Tisch.) Jacobsen                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | Ю. Аф.         |
|                        | <i>Neohenricia sibbettii</i> (L. Bolus) L. Bolus                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    | Ю. Аф.         |
|                        | <i>Trichodiadema densum</i> (Haw.) Schwantes                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | Ю. Аф.         |
| <i>Apocynaceae</i>     | <i>Pachypodium baronii</i> Const. et Boiss. var. <i>windsori</i> (H. Poiss.) M. Pichon, <i>P. brevicaulis</i> Baker, <i>P. densiflorum</i> Baker, <i>P. geayi</i> Costantin et Bois., <i>P. lamerei</i> Drake, <i>P. rosulatum</i> Baker, <i>P. rutenbergianum</i> Vatke                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | Мадаг.         |
| <i>Asclepiadaceae</i>  | <i>Caralluma frerei</i> G.D. Rowley, <i>C. joannis</i> Maire                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | С. Аф.         |
|                        | <i>Ceropegia dichotoma</i> Haw., <i>C. fusca</i> Bolle                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | Канары         |
|                        | <i>Echidnopsis sharpei</i> A.C. White et B. Sloane subsp. <i>ciliata</i> (Bally) Bruyns                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | В. Аф.         |
|                        | <i>Huernia hystrix</i> (Hook. f.) N.E. Br., <i>H. zebrina</i> N.E. Br.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | Ю. Аф.         |
|                        | <i>Piarranthus decorus</i> (Mass.) N.E. Br.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | Ю. Аф.         |
|                        | <i>Sarcostemma viminale</i> L. (R.Br.)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | В. Аф.         |
|                        | <i>Stapelia pillansii</i> N.E. Br.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | Ю. Аф.         |
| <i>Asteraceae</i>      | <i>Senecio articulatus</i> (L.f.) Sch. Bip f. <i>globosa</i> Jacobsen, <i>S. chordifolius</i> Hook. f.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | Ю. Аф.         |
| <i>Campanulaceae</i>   | <i>Brighamia insignis</i> A. Gray                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | Гавайи         |
| <i>Crassulaceae</i>    | <i>Aeonium balsamiferum</i> Webb et Berth., <i>A. x cuneatum</i> Webb et Berth., <i>A. glutinosum</i> (Ait.) Webb et Berth., <i>A. gomerense</i> (Praeger) Praeger, <i>A. haworthii</i> Webb et Berth., <i>A. nobile</i> Praeger, <i>A. saundersii</i> Bolle, <i>A. sedifolium</i> (Webb) Pit. et Proust., <i>A. smithii</i> (Sims) Webb et Berth., <i>A. tabuliforme</i> (Haw.) Webb et Berth., <i>A. virgineum</i> Webb et Berth.                                                                                                                                                                                                                                 | Канары         |
|                        | <i>Aichryson porphyrogenetos</i> Bolle                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | Канары         |
|                        | <i>Bryophyllum campanulatum</i> (Baker) Byalt, Vassiljeva et Udalova, <i>B. daigremontianum</i> (Hamet et H. Perr.) A. Berger, <i>B. fedtschenkoi</i> (Hamet et H. Perr.) Lauzac-March., <i>B. gastonii-bonnieri</i> (Hamet et H. Perr.) Lauzac-March., <i>B. laxiflorum</i> (Baker) Govaerts, <i>B. pubescens</i> (Baker) Govaerts, <i>B. manginii</i> (Hamet et H. Perr.) Nothdurft, <i>B. peltatum</i> (Baker) Byalt, Vassiljeva et Udalova, <i>B. rolandi-bonapartei</i> (Hamet et Perr.) Govaerts, <i>B. schizophyllum</i> (Baker) A. Berger, <i>B. rosei</i> (Hamet et H. Perr.) A. Berger, <i>B. tubiflorum</i> Haw., <i>B. uniflorum</i> (Stapf.) A. Berger | Мадаг.         |
|                        | <i>Crassula x justii-corderoyi</i> Jacobs. et Poelln., <i>C. ovata</i> (Mill.) Druce, <i>C. mesembryanthemoides</i> (Haw.) D. Dietr., <i>C. socialis</i> Schoenl.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | Ю. Аф.         |
|                        | <i>Greenovia diplocycla</i> Webb.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | Канары         |
|                        | <i>Kalanchoe beharensis</i> Drake et Castillo, <i>K. beharensis</i> Drake et Castillo var. <i>aureo-aeneus</i> Jacobs., <i>K. beharensis</i> Drake et Castillo var. <i>subnuda</i> Jacobs., <i>K. blossfeldiana</i> Poelln., <i>K. hildebrandtii</i> Baill., <i>K. millotii</i> Hamet et Perr., <i>K. orgyalis</i> Baker <i>K. pumila</i> Baker, <i>K. rhombopilosa</i> O. Mannoni et Boiteau, <i>K. tomentosa</i> Baker                                                                                                                                                                                                                                            | Мадаг.         |
|                        | <i>Monanthes amygdros</i> (Nyff.) Byalt, Vassiljeva et Gapon, <i>M. anagensis</i> Praeger, <i>M. muralis</i> (Webb ex C. Bolle) Hook. f., <i>M. polyphylla</i> Haw.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | Канары         |
|                        | <i>Sedum mexicanum</i> Britton, <i>S. potosinum</i> S. Watson                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | Амер.          |
|                        | <i>Seyrigia humbertii</i> M. Keraud                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | Мадаг.         |
|                        | <i>Xerosicyos danguyi</i> Humbert, <i>X. perrieri</i> Humbert                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |                |
|                        | <i>Alluaudia montagnacii</i> Rauh, <i>A. procera</i> Drake                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | Мадаг.         |
| <i>Didiereaceae</i>    | <i>Didierea madagascariensis</i> H. Baill., <i>D. trollii</i> Capuron et Rauh                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |                |
| <i>Euphorbiaceae</i>   | <i>Euphorbia balsamifera</i> Aiton, <i>E. barnhartii</i> Croizat, <i>E. candelabrum</i> Kotschy, <i>E. cylindrifolia</i> Marn.-Lap. et Rauh, <i>E. decaryi</i> A. Guill., <i>E. francoisii</i> Leandri, <i>E. genoudiana</i> Ursch et Leandri, <i>E. grandialata</i> R.A. Dyer, <i>E. leuconeura</i> Boiss., <i>E. milii</i> Des Moulin, <i>E. piscidermis</i> M.G. Gilbert, <i>E. pseudocactus</i> A. Berger, <i>E. sekukuniensis</i> R.A. Dyer                                                                                                                                                                                                                    | Аф. Мадаг.     |
| <i>Pedaliaceae</i>     | <i>Uncarina rooesliana</i> Rauh                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | Мадаг.         |
| <i>Portulacaceae</i>   | <i>Portulacaria afra</i> Jacq. var. <i>foliis-variegatis</i> Jacobs.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | Ю. Аф.         |
| <i>Urticaceae</i>      | <i>Pilea nipensis</i> Urban.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | Куба           |
| <i>Aloaceae</i>        | <i>Aloe bellatula</i> Reynolds, <i>A. capitata</i> Baker, <i>A. distans</i> Haw., <i>A. rauhii</i> Reynolds, <i>A. haworthioides</i> Baker, <i>A. reynoldsii</i> Letty, <i>A. vaombe</i> Decorse et Poisson                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | Ю. Аф., Мадаг. |
|                        | <i>Haworthia truncata</i> Schoenl.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | Ю. Аф.         |

В результате географического анализа редких растений в коллекции установлено, что они происходят из двух центров. Подавляющее большинство представителей суккулентных семейств относятся к южноафриканско-мадагаскарскому центру. При этом наибольшее число редких и эндемичных таксонов – с о-ва Мадагаскар (50), а также из Южной Африки (37). 15 таксонов распространены на Канарских о-вах, 8 – в Восточной и Северной Африке.

Второй центр, центрально-южноамериканский, объединяет представителей сем. *Cactaceae*. Здесь выделяются роды *Mammillaria* (39 видов), *Turbinicarpus* (11 видов), *Echinocereus* (8 видов), *Gymnocactus* (7 видов), *Discocactus* (6 видов).

# ИНТРОДУКЦИЯ

Таблица 2

## Редкие представители сем. *Cactaceae* в коллекции аридных областей Земли

| Род                    | Вид                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | Родина   |
|------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|
| <i>Aporocactus</i>     | <i>A. flagelliformis</i> (L.) Lem., <i>A. weingartiana</i> Backeb.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | Мекс.    |
| <i>Ariocarpus</i>      | <i>A. bravoanus</i> H.M. Herm. et E.F. Anderson, <i>A. retusus</i> Scheidw., <i>A. scapharostrus</i> Boed., <i>A. trigonus</i> (Web.) K. Schum.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | Мекс.    |
| <i>Astrophytum</i>     | <i>A. asterias</i> (Zucc.) Lem., <i>A. capricorne</i> (A.Dietr.) Britton et Rose, <i>A. coahuilense</i> (Moell.) Kays., <i>A. myriostigma</i> Lem., <i>A. ornatum</i> (DC.) Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | Мекс.    |
| <i>Aztekium</i>        | <i>A. hintonii</i> Glass et Fitz Maurice, <i>A. ritteri</i> Boed.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | Мекс.    |
| <i>Cintia</i>          | <i>C. knizei</i> Riha                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | Болив.   |
| <i>Cleistocactus</i>   | <i>C. buchtienii</i> Backeb. var. <i>flavispinus</i> Cardenas                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | Чили     |
| <i>Copiapoa</i>        | <i>C. cinerea</i> (Phil.) Britton et Rose, <i>C. humilis</i> (Phil.) Hutch., <i>C. coquimbana</i> (Karw. ex Ruempl.) Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | Чили     |
| <i>Coryphantha</i>     | <i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem., <i>C. werdermannii</i> Boed.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | Чили     |
| <i>Cryptocereus</i>    | <i>C. anthonyanus</i> Alexander                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | Мекс.    |
| <i>Discocactus</i>     | <i>D. bahiensis</i> Britton et Rose, <i>D. heptacanthus</i> (Rodr.) Britton et Rose, <i>D. horstii</i> Buining et Bredero ex Buining, <i>D. placentiformis</i> (Lem.) K. Schum., <i>D. subviridigriseus</i> Buining et Bredero, <i>D. zehntneri</i> Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | Бразил.  |
| <i>Echinocactus</i>    | <i>E. grisonii</i> Hildm., <i>E. horizonthalonius</i> Lem., <i>E. ingens</i> Zucc., <i>E. parryi</i> Engelm., <i>E. platyacanthus</i> Link et Otto                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | Мекс.    |
| <i>Echinocereus</i>    | <i>E. adustus</i> Engelm., <i>E. fendleri</i> (Engelm.) F. Seitz, <i>E. laui</i> Frank, <i>E. fitchii</i> Britton et Rose, <i>E. knippelianus</i> Liebn., <i>E. longisetus</i> (Engelm.) Lem., <i>E. nivosus</i> Glass et R.C. Foster, <i>E. sciurus</i> (K. Brandege) Dams                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | Мекс.    |
| <i>Echinomastus</i>    | <i>E. intertextus</i> (Engelm.) Britton et Rose, <i>E. unguispinus</i> (Engelm.) Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | Ц. Амер. |
| <i>Echinopsis</i>      | <i>E. caliantholilacina</i> Cardenas, <i>E. sucrensis</i> Cardenas                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | Болив.   |
| <i>Encephalocarpus</i> | <i>E. strobiliformis</i> (Werderm.) A. Berger                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | Мекс.    |
| <i>Epiphyllum</i>      | <i>E. stenopetalum</i> (Först.) Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | Мекс.    |
| <i>Epithelantha</i>    | <i>E. micromeris</i> (Engelm.) Web., <i>E. pachyrhiza</i> Backeb.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | Мекс.    |
| <i>Ferocactus</i>      | <i>F. acanthodes</i> (Lem.) Britton et Rose, <i>F. chrysacanthus</i> (Orcutt) Britton et Rose, <i>F. coloratus</i> Gates                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    | Мекс.    |
| <i>Freilea</i>         | <i>F. pumila</i> (Lem.) Britton et Rose, <i>F. gracillima</i> (Monv. ex Lem.) Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | Ю. Амер. |
| <i>Gymnocactus</i>     | <i>G. beguinii</i> (Web. ex K. Schum.) Backeb., <i>G. horripilus</i> (Lem.) Backeb., <i>G. knuthianus</i> (Boed.) Backeb., <i>G. subterraneus</i> (Backeb.) Backeb., <i>G. valdezianus</i> (Moell.) Backeb., <i>G. viereckii</i> (Werderm.) Backeb., <i>G. ysabelae</i> (K. Schlange) Backeb.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | Мекс.    |
| <i>Leuchtenbergia</i>  | <i>L. principis</i> Hook.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | Мекс.    |
| <i>Lobivia</i>         | <i>L. prestoana</i> Cardenas, <i>L. pusilla</i> F. Ritter, <i>L. varians</i> Backeb.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | Болив.   |
| <i>Maihueniopsis</i>   | <i>M. atacamensis</i> (Phil.) F. Ritter                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | Чили     |
| <i>Mammillaria</i>     | <i>M. albicans</i> (Britton et Rose) A. Berger, <i>M. albicoma</i> Boed., <i>M. backebergiana</i> Buchenau, <i>M. beiselii</i> L. Diers, <i>M. bella</i> Backeb., <i>M. bombycina</i> Quehl, <i>M. boolii</i> Linds., <i>M. carmenae</i> Castaneda et Nunez., <i>M. deherdtiana</i> Farwig, <i>M. dicanthocentron</i> Backeb., <i>M. hahniana</i> Werderm., <i>M. duoformis</i> Craig et Daws., <i>M. guelzowiana</i> Werderm., <i>M. herrerae</i> Werderm., <i>M. huitzilopochtli</i> D.R. Hunt, <i>M. humboldtii</i> Ehrenb., <i>M. insularis</i> H.E. Gates, <i>M. johnstonii</i> (Britton et Rose) Orcutt, <i>M. johnstonii</i> (Britton et Rose) Orcutt, <i>M. klissingiana</i> Boed., <i>M. lenta</i> Brandege, <i>M. lindsayi</i> Craig, <i>M. luethyi</i> G.S. Hinton, <i>M. magallanii</i> Schmoll ex Craig, <i>M. magnifica</i> Buchenau, <i>M. matudae</i> H. Bravo, <i>M. microhelix</i> Werderm., <i>M. moelleriana</i> Boed., <i>M. mystax</i> Mart., <i>M. parkinsonii</i> Ehrenb., <i>M. pennispinosa</i> Krainz, <i>M. prolifera</i> (Mill.) Haw., <i>M. saboae</i> Glass, <i>M. schiedeana</i> Ehrenb., <i>M. schwarzii</i> Shurly, <i>M. supertexta</i> Mart. ex Pfeiff., <i>M. theresae</i> Cutak, <i>M. taylorianum</i> Glass et R. Foster, <i>M. wiesingeri</i> Boed. | Мекс.    |
| <i>Marniera</i>        | <i>M. chrysocardium</i> (Alexander) Backeb.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | Мекс.    |
| <i>Matucana</i>        | <i>M. formosa</i> F. Ritter                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | Перу     |
| <i>Melocactus</i>      | <i>M. conoideus</i> Buining et Bred.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | Бразил.  |
| <i>Neobuxbaumia</i>    | <i>N. euphorbioides</i> (Haw.) Buxb., <i>N. polylopha</i> (DC.) Backeb.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | Мекс.    |
| <i>Neogomesia</i>      | <i>N. agavoides</i> Castaneda                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | Мекс.    |
| <i>Neoporteria</i>     | <i>N. nigrihorrida</i> (Backeb.) Backeb., <i>N. subgibbosa</i> (Haw.) Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | Чили     |
| <i>Neowerdermannia</i> | <i>N. chilensis</i> Backeb.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | Чили     |
| <i>Nopalxochia</i>     | <i>N. ackermannii</i> (Haw.) Knuth., <i>N. phyllanthoides</i> (DC.) Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | Мекс.    |
| <i>Notocactus</i>      | <i>N. uebelmannianus</i> Buining                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | Бразил.  |
| <i>Obergonia</i>       | <i>O. denegrii</i> Fric                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | Мекс.    |
| <i>Opuntia</i>         | <i>O. galapageia</i> Hensl. var. <i>echios</i> (J.T. Howell) Backeb., <i>O. microdasys</i> (Lehm.) Pfeiff. var. <i>albispina</i> Fobé                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | Мекс.    |
| <i>Ortegocactus</i>    | <i>O. macdougallii</i> Alexander                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | Мекс.    |
| <i>Parodia</i>         | <i>P. malyana</i> Rausch, <i>P. rubricentra</i> Backeb.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | Аргент.  |
| <i>Pediocactus</i>     | <i>P. bradyi</i> L.D. Benson, <i>P. peeblesianus</i> (Croiz.) L.D. Benson                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | США      |
| <i>Pelecypophora</i>   | <i>P. aselliformis</i> Ehrenb., <i>P. pseudopectinata</i> Backeb.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | Мекс.    |
| <i>Peniocereus</i>     | <i>P. fosterianus</i> Cut.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | Мекс.    |
| <i>Rathbunia</i>       | <i>R. alamosensis</i> (Coult.) Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | Мекс.    |
| <i>Rhipsalis</i>       | <i>R. baccifera</i> (Mill.) Stearn, <i>R. fasciculata</i> (Willd.) Haw., <i>R. horrida</i> Baker                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | Пантр.   |
| <i>Roseocactus</i>     | <i>R. fissuratus</i> (Engelm.) A. Berger, <i>R. kotschoubeyanus</i> (Lem.) A. Berger                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | Мекс.    |
| <i>Sclerocactus</i>    | <i>S. glaucus</i> (K. Schum.) L.D. Benson                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | США      |
| <i>Selenicereus</i>    | <i>S. hamatus</i> (Scheidw.) Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | Мекс.    |
| <i>Solisia</i>         | <i>S. pectinata</i> (B. Stein.) Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | Мекс.    |
| <i>Strombocactus</i>   | <i>S. disciformis</i> (DC.) Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | Мекс.    |
| <i>Toumeyia</i>        | <i>T. papyracantha</i> (Engelm.) Britton et Rose                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | США      |
| <i>Turbinicarpus</i>   | <i>T. dicksoniae</i> (Glass. et Foster) Glass et A. Hoffer, <i>T. flaviflorus</i> G. Frank et Lau, <i>T. gracilis</i> Glass. et Foster, <i>T. klinkerianus</i> Backeb. et Jacobs., <i>T. laui</i> Glass. et Foster, <i>T. lophophoroides</i> (Werderm.) Buxb. et Backeb., <i>T. schwarzii</i> (Shurly) Backeb., <i>T. macrochele</i> (Werderm.) Buxb. et Backeb., <i>T. polaskii</i> Backeb., <i>T. roseiflorus</i> Backeb., <i>T. schmiedickeanus</i> (Boed.) Buxb. et Backeb.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | Мекс.    |
| <i>Uebelmannia</i>     | <i>U. buiningii</i> Donald, <i>U. flavispinia</i> Buining et Bredero, <i>U. gummifera</i> (Backeb. et Voll) Buining, <i>U. meninensis</i> Buining, <i>U. pectinifera</i> Buining                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | Бразил.  |
| <i>Wilcoxia</i>        | <i>W. albiflora</i> Backeb., <i>W. poselgeri</i> (Lem.) Britton et Rose, <i>W. schmollii</i> (Weing.) Backeb.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | Мекс.    |

Нужно отметить, что многие редкие растения существуют в нашей коллекции 50 и более лет. Например, *Aporocactus flagelliformis* выращивается с 1926 года, *Astrophytum capricorne* var. *senilis* – с 1948 г., *Astrophytum ornatum* – с 1933 г., *Echinocactus ingens* – с 1928 г., *E. grusonii* – с 1933 г., *Echinocereus fitchii* – с 1941 г., *E. fendleri* – с 1928 г., *E. knippelianus* – с 1928 г., *Ferocactus acanthodes* – с 1940 г., *F. coloratus* – с 1933 г. и т.д.

Большинство редких растений в коллекции ежегодно цветет, многие завязывают жизнеспособные семена, размножаются семенным и вегетативным способом. Все это говорит о том, что редкие растения успешно интродуцированы в Ботанический сад БИН. Можно надеяться, что они еще долгие годы будут составлять ценнейшую часть нашей коллекции.

#### Литература

- Васильева И.М., Удалова Р.А. Суккуленты и другие ксерофиты в оранжереях Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова. СПб., 2007. 416 с.  
 CITES Aloe and Pachypodium Checklist. Zurich – Kew, 2001. 160 p.  
 CITES Cactaceae Checklist. Kew, 1992. 316 p.  
 Southern Africa Plant Red Data List, ed. J. Golding. Pretoria, 2002. 238 p.  
 Anderson E.F., Montes S.A., Taylor N.P. Threatened Cacti of Mexico. Kew, 1994. 136 p.

### БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ РОДА *ASTILBE*

Васильев Н.П., Ольшевская Е.В., Смирнов Ю.С.

Санкт–Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Астильба является одним из интересных и еще относительно мало распространенных цветочно-декоративных многолетних растений. Применение астильбы в декоративном садоводстве разнообразно, но более эффективно ее использование в групповых посадках. Астильбы зимостойки, не повреждаются заболеваниями и вредителями, устойчивы в культуре (Полетико, 1958; Полетико, Мишенкова, 1967; Иевина, Лусиня, 1975).

В Ботанический сад БИН РАН и Гатчинский госсортоучасток интродуцировано несколько видов рода *Astilbe* Buch.-Ham.: *A. austerosinensis* Nakai, *A. davidii* (French), Henry, *A. chinensis* (Maxim.) French. et Sav., *A. japonica* (Morr. et Decne) A. Gray, *A. koreana* (Kom.) Nakai, *A. simplicifolia* Makino, *A. takuetii* Vilm., *A. thunbergi* (Siebold et Zucc.) Mig. и около 60 сортов этих декоративных растений (Полетико, 1958).

Изучение морфологических особенностей астильбы позволило выявить более устойчивые виды и сорта с высокими декоративными качествами для использования в декоративном садоводстве Санкт–Петербурга и Ленинградской области.

Сорта астильб чувствительны к условиям внешней среды, как и исходные дикорастущие виды. Растения хорошо развиваются на слабокислых, заправленных торфом почвах. Во влажном верхнем почвенном горизонте, у основания почек возобновления, развивается активная корневая система растений. Влажность почвы и воздуха является лимитирующим фактором выращивания астильб. Виды и сорта интродуцированных астильб в Ботаническом саду находятся в оптимальных условиях и вследствие этого растения хорошо развиваются и обильно цветут. Весеннее отрастание растений происходит в последних числах апреля или в начале мая. Ранней весной почки возобновления хорошо видны. При размножении делением коэффициент размножения у изучаемых сортов колеблется от 2,7 единиц («Fanal») до 9,4 («Amethyst»). Хорошо размножаются сорта астильб «Krimhilde», «Anita Pfefer», «Hyacinth». Выход посадочного материала колеблется по годам.

Молодые развивающиеся листья имеют глянцевую поверхность. У ряда сортов в стадии развертывания листьев они приобретают различную окраску: красновато – бурую («Fanal», «Granat», «Glut», «Erica», «Kvele», «Rubin», «Gloria Purpurea»), буровато зеленую («Bonn», «Finale», «Köln», «Krimhilde», «Prof. van der Wielen», «Siegfried», «Amethyst»), зеленую по краям бурую («Bergkristall», «Diamant», «Gerbe de Neige») или зеленую («Weiße Perle»). Декоративность листьев в условиях Санкт–Петербурга сохраняется с мая до октября, в области до второй декады августа.

Активность пробуждения почек, дающих новые побеги, различна в зависимости от сорта. Число закладываемых соцветий на куст варьирует от 3 до 25. В условиях Ботанического сада зимний период не оказывает негативного влияния на зимующие растения, тогда как в условиях области наблюдается вымерзание растений ряда сортов.

После перезимовки около 70% растений находится в угнетенном состоянии. Гибель растений отмечена у 45% изучаемых сортов. Количество погибших растений этих сортов варьирует от 2 до 5%.

У сорта «Еуропа» выпад растений достигает 12%. В Ленинградской области отлично зимуют сорта «Anita Pfefer», «Betsi Cuperus», «Brautschleier», «Bergkristall», «Gloria», «Kriemhilde», «Walkure», «Weisse Gloria2», «Prof. van der Wielen». В мае месяце молодые растения астильб в области повреждаются весенними заморозками. Незначительные повреждения надземной части отмечены у сортов «Brautschleier», «Rosa Perle» и «Walkure» (0,4–0,8 балла), несколько сильнее повреждены заморозками сорта «Europe», «Dusseldorf», «Weisse Gloria» (2,0–2,5 балла), что ухудшает цветение растений. После весенних заморозков, на Северо – Западе области, наступает сухая солнечная погода. Для обеспечения оптимальных условий роста и развития растений необходимо поддерживать необходимую влажность почвы и воздуха.

Период от начала вегетации до начала цветения растений, выращиваемых в Ботаническом саду, в зависимости от сорта продолжается 60–109 дней. У сорта «Queen of Holland» этот период длится 60 дней, у сорта «Europe» – 66 дней. Поздние сорта зацветают через 102 дня. В Ленинградской области цветение растений начинается на 5–14 дней позже. Начало цветения может сдвигаться по годам у одного и того же сорта: у ранних сортов задержка цветения составляет 5–8 дней, у поздних достигает 25–30 дней («Amethyst», «Fanal»). У 40% интродуцентов начало цветения с конца июля сдвигалось на более поздние сроки (2–11 августа). Продолжительность периода цветения также подвержена колебаниям в разные годы. Декоративность цветущих растений связана с периодом от начала цветения до конца массового цветения. Среднее количество дней этого периода, в зависимости от сорта, составляет 14–29 дней. Повышенная температура воздуха и малое количество осадков ускоряют прохождение фенотипа. Цветение проходит в более короткие сроки, так как теплая погода способствует ускоренному развитию генеративных органов, рост замедляется, фенотипа цветения начинается ранее. Если во время вегетационного периода выпадает много осадков, то развитие протекает медленнее, и растения достигают высокой декоративности. Период цветения у раннего сорта астильбе «Еуропа» в сухой год составляет 13 дней, во влажный – 35 дней. Однако, к периоду цветения отрастающие растения не всегда хорошо развиты. В основном у 70% сортов наблюдается единичное цветение и только у 10% сортов отмечено обильное у сорта «Cattleya», «Köln». Неблагоприятное влияние метеорологических условий значительно снижает декоративность сортов астильб особенно вне города. Декоративность соцветий зависит не только от их окраски и формы, но в значительной степени и от размеров. Длинные, красивые соцветия имеют сорта «Prof. van der Wielen», «Granat», «Glut». Декоративность соцветия зависит и от его плотности, которая определяет плотность размещения боковых ветвей, плотность и диаметр цветков. В зависимости от морфологических особенностей сортов соцветия могут быть плотными («Weisse Gloria»), средней плотности («Hyacinth»), рыхлыми («Brautschleier»). Цветки у астильбы мелкие. Чашелистики, лепестки, тычинки, завязи имеют различные оттенки окраски. Интродуцированные астильбы представлены следующими окрасками соцветий: с белыми соцветиями – 17% сортов, из которых более привлекательны сорта «Bergkristall», «Diamant», «Prof. van der Wielen»; с розовыми – 35%, среди которых характеризуется сорт «Betsy Cuperus», с красными соцветиями – 11% сортов; из которых высокодекоративны сорта «Fanal», «Glut», «Granat», «Red Sentinel», «Liesma»; с фиолетовыми – 37% сортов, среди которых следует отметить сорт «Amethyst». По остальным сортам также необходимо провести более полное морфологическое изучение.

Для промышленного ассортимента в Ленинградской области заслуживают внимание сорта «Amethyst», «Hyacinth», «Weisse Gloria», «Cattleya», «Fanal», а также из коллекции выделены перспективные сорта «Prof. van der Wielen», «Gloria», «Brautschleier», «Kriemhilde», «Rosa Perle».

#### Литература

- Полетико О.М. Астильбе – *Astilbe* (к описанию сортов). Интродукция растений и зеленое строительство. М.–Л, 1957. С. 209–215.  
 Полетико О.М., Мишенкова А.Н. Декоративные травянистые растения открытого грунта. Л. Наука, 1967. С. 208.  
 Иевина С.О., Лусиня М.А. Астильбы. Рига. 1957. С. 117.

### АНАЛИЗ КОЛЛЕКЦИОННОГО ФОНДА ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ МНОГОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ ОТКРЫТОГО ГРУНТА ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

**Виравцева Л.Л., Кудрявцева О.В.**

*Кировск, Мурманская обл., Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского научного центра РАН*

Планомерные и обширные работы по переселению разнообразных инорайонных растений различных эколого-географических зон в Хибинские горы были начаты в 1932 году. В интродукционный эксперимент за годы существования Полярно-альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ) вовлечено около 25 тысяч образцов, представленных 5000 видами травянистых растений открытого грунта. В 2005 году в коллекционных фондах, демонстрационных и опытных посадках содержалось около 2800 образцов 1310 видов и таксонов внутривидового ранга природной флоры, относящихся к 264 родам из 52 семейств (названия сем. даны по

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

А.Л. Тахтаджяну, 1987). Создание подобной уникальной коллекции переселенных за Полярный круг (67°38'с.ш. и 33°37' в. д.) растений является основным итогом интродукции травянистых растений в ПАБСИ. Это не имеющее аналогов хранилище генофонда редких видов, и новых для Севера хозяйственно ценных растений: декоративных, кормовых, пищевых, лекарственных.

Целью работы было проведение анализа коллекции многолетних травянистых интродуцентов открытого грунта ПАБСИ. В задачи исследований входили оценка видового разнообразия коллекции, способов и динамики ее формирования.

О таксономическом составе коллекционных фондов можно судить по данным сводной таблицы.

**Соотношение родов, видов и образцов различных семейств, выращиваемых на коллекционных питомниках ПАБСИ растений**

| Семейство                         | Число |       |                                       |          |
|-----------------------------------|-------|-------|---------------------------------------|----------|
|                                   | родов | видов | видов и таксонов внутривидового ранга | образцов |
| <i>Alliaceae</i> J. Agardh        | 1     | 47    | 51                                    | 110      |
| <i>Amaryllidaceae</i> J. St.-Hil. | 3     | 5     | 5                                     | 16       |
| <i>Apiaceae</i> Lindl.            | 21    | 47    | 49                                    | 70       |
| <i>Araceae</i> Juss.              | 1     | 1     | 1                                     | 1        |
| <i>Asphodelaceae</i> R.Br.        | 3     | 3     | 3                                     | 9        |
| <i>Asteraceae</i> Dumort.         | 56    | 242   | 262                                   | 581      |
| <i>Berberidaceae</i> Juss.        | 1     | 2     | 2                                     | 9        |
| <i>Bignoniaceae</i> Juss.         | 1     | 4     | 4                                     | 4        |
| <i>Boraginaceae</i> Juss.         | 6     | 14    | 14                                    | 30       |
| <i>Brassicaceae</i> Burnett       | 5     | 5     | 5                                     | 10       |
| <i>Campanulaceae</i> Juss.        | 5     | 49    | 54                                    | 118      |
| <i>Caryophyllaceae</i> Juss.      | 14    | 61    | 68                                    | 77       |
| <i>Convallariaceae</i> Horan.     | 4     | 11    | 12                                    | 16       |
| <i>Cornaceae</i> Dumort.          | 1     | 1     | 1                                     | 1        |
| <i>Crassulaceae</i> DC.           | 6     | 34    | 35                                    | 128      |
| <i>Cyperaceae</i> Juss.           | 1     | 1     | 1                                     | 1        |
| <i>Dipsacaceae</i> Juss.          | 2     | 4     | 4                                     | 4        |
| <i>Euphorbiaceae</i> Juss.        | 1     | 1     | 1                                     | 1        |
| <i>Fabaceae</i> Lindl.            | 11    | 22    | 22                                    | 39       |
| <i>Fumariaceae</i> DC.            | 1     | 2     | 2                                     | 3        |
| <i>Gentianaceae</i> Juss.         | 3     | 21    | 24                                    | 54       |
| <i>Geraniaceae</i> Juss.          | 1     | 14    | 14                                    | 20       |
| <i>Hemerocallidaceae</i> R. Br.   | 1     | 6     | 6                                     | 12       |
| <i>Hyacinthaceae</i> Batsch       | 6     | 18    | 19                                    | 41       |
| <i>Hypericaceae</i> Juss.         | 1     | 6     | 6                                     | 8        |
| <i>Iridaceae</i> Juss.            | 3     | 23    | 23                                    | 59       |
| <i>Juncaceae</i> Juss.            | 2     | 2     | 2                                     | 2        |
| <i>Lamiaceae</i> Lindl.           | 12    | 35    | 36                                    | 61       |
| <i>Liliaceae</i> Juss.            | 5     | 26    | 29                                    | 76       |
| <i>Limoniaceae</i> Ser.           | 1     | 2     | 2                                     | 2        |
| <i>Linaceae</i> DC. ex S.F. Gray  | 1     | 2     | 2                                     | 4        |
| <i>Malvaceae</i> Juss.            | 1     | 1     | 1                                     | 1        |
| <i>Melanthiaceae</i> Batsch       | 3     | 9     | 9                                     | 13       |
| <i>Onagraceae</i> Juss.           | 1     | 1     | 1                                     | 5        |
| <i>Orchidaceae</i> Juss.          | 1     | 1     | 1                                     | 1        |
| <i>Paeoniaceae</i> Rudolphi       | 1     | 12    | 12                                    | 28       |
| <i>Papaveraceae</i> Juss.         | 4     | 15    | 20                                    | 31       |
| <i>Plantaginaceae</i> Juss.       | 1     | 3     | 3                                     | 4        |
| <i>Poaceae</i> Barnhart           | 8     | 10    | 11                                    | 14       |
| <i>Polemoniaceae</i> Juss.        | 2     | 11    | 13                                    | 27       |
| <i>Polygonaceae</i> Huss.         | 7     | 44    | 45                                    | 112      |
| <i>Portulacaceae</i> Juss.        | 1     | 2     | 2                                     | 3        |
| <i>Primulaceae</i> Vent.          | 6     | 54    | 66                                    | 163      |
| <i>Ranunculaceae</i> Juss.        | 18    | 170   | 191                                   | 428      |
| <i>Rosaceae</i> Juss.             | 14    | 80    | 86                                    | 206      |
| <i>Rubiaceae</i> Juss.            | 1     | 3     | 3                                     | 5        |
| <i>Saxifragaceae</i> Juss.        | 3     | 29    | 30                                    | 56       |
| <i>Scrophulariaceae</i> Juss.     | 7     | 32    | 32                                    | 77       |
| <i>Solanaceae</i> Juss.           | 2     | 5     | 5                                     | 7        |
| <i>Trilliaceae</i> Lindl.         | 1     | 2     | 2                                     | 4        |
| <i>Valerianaceae</i> Batsch       | 1     | 12    | 12                                    | 24       |
| <i>Violaceae</i> Batsch           | 1     | 3     | 5                                     | 10       |
| Всего: семейств – 52              | 264   | 1212  | 1310                                  | 2786     |



Наличие значительно большего числа образцов (примерно 2800), по сравнению с видовым составом коллекции, связано с тем, что для отдельных видов, особенно нуждающихся в охране, привлечены образцы из различных частей природного и культигенного ареала. Кроме того, значительная часть образцов – это дополнительные к уже имеющимся в коллекции исходным видам посевы семян местной репродукции.

Наибольшим числом видов и таксонов внутривидового ранга в коллекции травянистых многолетников открытого грунта представлены семейства: *Asteraceae* и *Ranunculaceae*. В настоящее время на питомниках проходят испытания от 170 до 242 видов указанных семейств. За ними следует вторая группа из 6 семейств: *Alliaceae*, *Apiaceae*, *Campanulaceae*, *Caryophyllaceae*, *Primulaceae* и *Rosaceae*. В следующую группу входят 4 семейства: *Crassulaceae*, *Lamiaceae*, *Polygonaceae* и *Scrophulariaceae*.

С 1932 г. до настоящего времени в коллекции травянистых многолетников сохраняются растения: *Sempervivum transcaucasicum* Muirhead, *Gentiana lutea* L., *Reynoutria japonica* Houtt. и *Claytonia asarifolia* A. Gray. В следующем году в испытание были введены растения, привезенные из экспедиций: *Hemerocallis middendorffii* Trautv. et C.A. Mey., *Veronicastrum sibiricum* (L.) Pennel., *Arnica montana* L., *Rhodiola rosea* L. В 1934 году в интродукционное испытание были введены новые пищевые, лекарственные и высоко декоративные виды: *Scilla siberica* Haw, *Lilium martagon* L., *Iris bloudowii* Ledeb., *Allium schenonoprasum* L., *Callianthemum angustifolium* Witas.

Во время Великой Отечественной войны сотрудники Ботанического сада продолжали работу по сохранению и расширению видового состава коллекций. В это время испытывали лекарственные (роды *Arnica* L., *Rhodiola* L. и др.) и пищевые (род *Allium* L. и др.) растения, которые выращивали и передавали в медицинские и детские учреждения и пищевые производства. В 1941 г. дополнительно были введены в интродукционный эксперимент новые растения: 4 вида рода *Delphinium* L. (*D. cultorum* Hort., *D. elatum* L., *D. halteratum* Sibth. et Sm., *D. hybridum* hort., *D. yunnanensis* Franch.), по 3 вида – *Geum* L. (*G. atrosanguineum* hort., *G. bulgaricum* Pancic, *G. coccineum* hort.) и *Anemone* L. (*A. fulgens* J. Gay, *A. hortensis* L., *A. multifida* Poir.), 2 вида *Aquilegia* L. (*A. flabellata* Sieb. et Zucc., *A. viridiflora* Pall.) и др. виды (*Paeonia anomala* L., *Erigeron aurantiacus* Regel, *Veronica carnea* Armst. и др.). Многие из них выращиваются в коллекции по настоящее время. В то же время в эксперимент ввели новое сем. – *Verbenaceae* и его представителя – *Verbena bonoriensis* L. Этот вид оказался в условиях Заполярья недолго живущим. В 1942 г. было испытано значительно меньшее число растений: *Leucantherium maximum* DC., *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop, *Hesperis bicuspidata* (Willd.) Poir., *Adonis sibirica* Patr. ex Ledeb. Эти растения существовали в коллекции от 1 до 11 лет и заложили основу для дальнейшего испытания представителей данных видов и родов в Заполярье. В 1944 г. число новых испытываемых видов было невелико: *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Valeriana officinalis* L., *Hypericum delphicum* Boiss. и *H. flribundum* Dry, *Oxyria digyna* (L.) Hill и др. В 1945 г. на питомнике появились новые образцы *Viola altaica* Ker-Gawl. В послевоенные годы начался новый этап исследований, интродукционная работа вновь возобновилась.

На протяжении всего времени существования Сада большое внимание уделялось работе по интродукции и сохранению в коллекциях редких видов, как нашей страны, так и зарубежных государств. В 30-е годы ежегодно интродуцировали 1–3 образца редких растений. С 1941 по 1945 г.г. в эксперимент были введены 11 редких видов: *Lilium cernuum* Kom., *L. pensylvanicum* Ker-Gawl., *Paeonia anomala*, *P. peregrina* Mill., *Pyrethrum corymbosum*, *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) M. Dittrich, *Allium altaicum* Pall., *Scilla rosenii* C. Koch, *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Kryn., *Fritillaria meleagris* L., *Delphinium elatum*. В 1-е послевоенное десятилетие ежегодное пополнение коллекции увеличилось до 5–7, в 80-е годы – 8–10, в 90-е – 12–14 образцов. Рекордными по увеличению числа редких видов в коллекции были 1979 г. и 1985 г., когда на питомники было высажено соответственно 28 и 22 образца. В настоящее время ведется работа по сохранению коллекции научно ценных растений, которая насчитывает 135 видов. В коллекции наиболее хорошо представлены и изучены в географическом плане виды *Arnica montana* – 43 из 70 прошедших интродукционное испытание образцов из различных Европейских стран и *Rhodiola rosea* – 49 из 50 образцов Сибири, Дальнего Востока и Европы.

Отдельные виды растений, нуждающихся в охране, испытывались не только в условиях питомников, но и на специально созданных интродукционных площадках среди местной растительности в парковой части ПАБСИ с середины 1930-х годов. Некоторые растения сформировали достаточно устойчивые и жизнеспособные популяции (*Scilla rosenii*, *Allium victorialis* L., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Campanula barbata* L. и др.). В последние годы по такому принципу формируются разновозрастные популяции *Arnica montana*, *Galanthus nivalis* L., *Gentiana lutea*, *Stemmacantha carthamoides* и др. Как показали работы, культивирование редких и даже узкоэндемичных растений в некоторых случаях бывает более успешным не в районе их естественного произрастания, а за его пределами.

Для проведения опытов по интродукции использован семенной материал, полученный из других ботанических садов или привезенный сотрудниками Сада из экспедиций: семена 636 видов и растения (301), полученные из культуры; семена (202) и растения (62), собранные непосредственно в природных местообитаниях на территории России и зарубежных государств. Семенное размножение (62%) значительно превалирует над размножением живыми растениями (38%).

В настоящее время на питомниках ПАБСИ произрастают растения, находящиеся в эксперименте от 1 года до 70 и более лет, что зависит от множества причин: от его биологических особенностей, способности вида к адаптации к новым условиям существования, научной и практической ценности. В нашей коллекции 460 образцов 318 видов выращиваются 50 и более лет: *Hedysarum alpinum* L., *Allium schoenoprasum*, *Doronicum altaicum* Pall., *Lilium martagon*, *Rheum compactum* L., *Scilla siberica*, *Iris bloudowii*, *Anemonastrum crinitum* (Juz.) Holub, *Trollius asiaticus* L., *Ornithogalum brachystachys* C. Koch и др.

Более 100 образцов выращиваются в коллекции 65–70 лет. Доля растений в возрасте 61–65 лет составляет 2% (52 образца) от общей численности коллекции. Самая многочисленная группа растений (403) содержится на питомниках в течение 16–20 лет. Соотношение групп растений в возрасте 21–25, 26–30, 31–35 и 46–50 лет примерно одинаковое и количество образцов колеблется от 224 до 278, не превышая 8–10%. Численность других возрастных групп составляет еще меньший процент – 5–7, и количество образцов каждой возрастной группы колеблется от 134 до 193. Только число растений от 1 года до 5 лет составляет немногим более 200.

От некоторых видов родов *Arnica*, *Doronicum* L., *Rhodiola* и др. были неоднократно получены семенные репродукции (R1–R7). Некоторые из них, несмотря на большую кратность репродукций, практически каждый год дают жизнеспособные семена, которые включаются в ежегодный каталог семян, предлагаемый для обмена с другими научно-исследовательскими организациями: *Aster sibirica* L., и *Doronicum grandiflorum* Lam. – R1–R3, *Arnica montana* – R1–R4, *Ergierson multiradiatus* Benth. et Hook. и *Stemmacantha carthamoides* – R2–R4, *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem et Schult. – R1–R5 и др.

Подавляющее большинство растений – 94% цветут и плодоносят в условиях Кольского Заполярья. Всего 5% образцов только вегетируют, хотя часть из них по достижению репродуктивного возраста может переходить к цветению и плодоношению ежегодно или с определенной периодичностью. Большинство растений способны цвести уже на первый-второй год после высадки в открытый грунт. Хотя есть группа растений, которые зацветают и плодоносят только через 4–5 лет, другая – через 10–15, а некоторые через 20 и более лет. Представителями таких растений являются некоторые виды родов *Iris* L. (*I. albertii* Regel, *I. humilis* Georgi, *I. korejana* Nakai и др.) и *Paeonia* L. (*P. anomala* и др.). Всего % интродуцированных растений доходят до фазы бутонизации. Они не успевают зацвести вследствие позднего отрастания после схода снежного покрова, медленного и длительного развития в течение всего вегетационного сезона.

Некоторые интродуцированные растения прекрасно приспособились к условиям Кольской Субарктики. Ряд видов самостоятельно внедряется в лесные фитоценозы вокруг питомников (Андреев, Зуева, 1990): *Claytonia asarifolia*, *Aquilegia glandulosa* Fitch. ex Link, *Trollius asiaticus*, *Veratrum lobelianum* Berbh, *Aconitum septentrionale*, *Delphinium elatum* и др.

#### Литература

- Андреев Г.Н., Зуева Г.А. Натурализация интродуцированных растений на Кольский Север. Апатиты, 1990. 122 с.  
Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИИ МАЛОРАСПРОСТРАНЕННЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ

Волкова Г.А.

Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Все большее признание получает тот факт, что биологическое разнообразие является всеобщим достоянием, имеющим жизненную важность для настоящих и будущих поколений. В Ботаническом саду Института биологии за 60 лет деятельности накопился обширный коллекционный фонд декоративных растений, традиционных, малораспространенных и редких видов различного географического происхождения, с набором садовых сортов отечественной и зарубежной селекции.

В последние годы возрос интерес к таким относительно новым и пока малораспространенным красивоцветущим культурам, как астильбы (*Astilbe* Buch.-Ham. ex D. Don), лилейники (*Heimerocallis* L.), примулы (*Primula* L.) и луки (*Allium* L.). Коллекции этих растений пополняются в результате обмена семенами по делектусам с различными ботаническими садами мира и посадочным материалом, завозимым из других интродукционных центров в ходе экспедиций.

В настоящее время в коллекционном фонде декоративных растений открытого грунта насчитывается 6 видов и 56 сортов астильбы, 10 видов и 69 сортов лилейников, 15 видов и форм примулы, 133 вида, 5 разновидностей и 4 сорта лука.

Коллекцию астильбы начали создавать в Ботаническом саду Института биологии в 80-е годы. В 1982–1983 гг. из ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова (БИН) и ВНИИ растениеводства им Н.И. Вавилова (ВИР, г. Санкт-Петербург) были завезены первые виды и сорта этой новой для Республики Коми декоративной культуры. Затем коллекция астильбы периодически пополнялась посадочным материалом, завозимым из Екатеринбургa, Новосибирска, Барнаула, Минска.

В ходе интродукционных исследований выявлены 4 перспективных вида: *Astilbe arendsi* Arends – астильба Арендса, *A. chinensis* Franch. et Sav. – а. китайская, *A. davidii* Henry – а. Давида, *A. thunbergii* Miq. – а. Тунберга, а также 32 лучших сорта, рекомендуемых для использования в декоративном садоводстве Республики Коми. К лучшим сортам отнесены: Аметист (цветки сиреневой окраски), Бергкристалл (белая), Америка (розовая), Фанал (вишневая), Гранат (малиновая), Гиацинт (розово-фиолетовая), Каттлея (кремово-розовая), Квин Александра (малиновая), Рубин (розово-красная), Страусенфедер (белая) и некоторые другие. Размножаются астильбы вегетативно – делением маточных растений (корневищ) периодически через 3–5 лет. Культура эта влаголюбивая (ареал распространения видов – Китай, Монголия, Япония, Корея и наш Дальний Восток), поэтому климатические условия Республики Коми с избыточным количеством осадков (за редким исключением – 2004 год с сухим летом) соответствуют биологическим особенностям этой относительно новой декоративной культуры. Поэтому астильба (перспективные виды и лучшие сорта) рекомендуется для внедрения в декоративное садоводство Республики Коми.

Следующий родовой комплекс из группы малораспространенных растений – *Hemerocallis* L. Начало созданию коллекции этого рода, как и предыдущего – астильбы, было положено в 80-е годы. Первые виды и сорта лилейников тоже были завезены посадочным материалом из Санкт-Петербурга (БИН и ВИР). Затем коллекция периодически пополнялась новыми видами и сортами, завозимыми в ходе экспедиций в разные интродукционные центры. Особенно существенно коллекция лилейников пополнилась в 2001 г. в результате экспедиций в Йошкар-Олу (8 сортов), в 2002 г. в Уфу (5 сортов), в 2004 г. в Минск (30 сортов и один вид). В настоящее время в результате интродукционных исследований выявлено, что все природные виды хорошо адаптированы к условиям европейского севера, хотя ареал распространения всех известных науке 20 видов лилейника – преимущественно восточные районы Евразии (Головкин и др., 1986). По Черепанову С.К. (1995), все интродуцированные в Ботанический сад Института биологии лилейники родом с Дальнего Востока и Сибири. Исключение составляет только *H. fulva* L., родиной которого является Кавказ. Но Полетико О.М. и Мишенкова А.П. (1967) ареалом происхождения всех видов лилейника, без исключения, называют Дальний Восток, Китай, Корею и Японию, по двум видам – *H. minor* Mill. и *H. lilio-asphodelus* L. дополнительно указывается еще Сибирь.

Лилейник, иначе красоднев, привлекает внимание многих селекционеров. Поэтому в настоящее время насчитывается более 10 тыс. сортов, отличающихся временем цветения, формой, окраской и строением цветков, даже пестролистностью. Все изученные сорта лилейников перспективны для условий европейского севера: они неприхотливы в культуре, к почве не требовательны, не поражаются болезнями и вредителями, обильно цветут, показывая высокие декоративные качества. К лучшим сортам лилейника можно отнести: Георг Вельд, Гелиос, Гиперион, Маргарет Перри, Нильбио, Партенопе, Ред Сеа, Солид Скарлет, Фолькор и некоторые другие, поступившие в коллекцию в последние годы.

В коллекции примул (*Primula* L.) наибольшее внимание привлекают пять видов: *P. auricula* Lam. – п. ушковая, *P. denticulata* Smith – п. зубчатая, *P. elatior* Hill. – п. высокая, *P. juliae* Kusn. – п. Юлии и *P. vulgaris* Huds. – п. обыкновенная с их многочисленными формами, отличающимися, в основном, окраской цветков. Сортных образцов примул в коллекции Ботанического сада Института биологии нет. Все интродуценты примулы, даже далекие по происхождению от европейского севера, по данным Полетико О.М. и Мишенковой А.П. (1967): примула ушковая из средней и южной Европы, редкий вид России (Красная книга РСФСР, 1988), п. мелкозубчатая из Гималаев, пр. Юлии из Закавказья, пр. обыкновенная родом из Крыма, Закавказья, южной и средней Европы, п. высокая из Закарпатской обл. и Западной Европы – хорошо адаптированы, отличаются ранневесенним (иногда вторично осенним) цветением, хорошо размножаются вегетативно и семенами. Некоторые из них уже выращиваются на приусадебных и дачных участках в Республике Коми. Два вида примул – интродуценты местной региональной флоры: *P. farinosa* L. и *P. pallasii* Lehm. менее декоративны, но они включены в Красную книгу Республики Коми, поэтому подлежат сохранению в коллекции, изучению и размножению в культуре.

Важным итогом интродукционной деятельности Ботанического сада Института биологии является сохранение и изучение в коллекции родового комплекса *Allium* L. – лук, насчитывающем 133 вида различного географического происхождения, 4 разновидности и 3 сорта. Известно, что в северном полушарии произрастают 500 видов лука. Из них 300 встречаются на территории бывшего СССР. В Сибири произрастают 54 вида и 3 подвида рода *Allium* (Фризен, 1988). Очень богата луками флора Средней Азии. Только в западногиссарской флоре (Западный Тянь-Шань) насчитывается 44 вида лука, из них 10 видов – эндемики и субэндемики (Филимонова, 1969). Обзор кавказских видов рода *Allium* в определителе Г.Л. Кудряшовой (1992) включает 51 дикорастущий вид. В отличие от флор Сибири, Средней Азии и некоторых других, флора Северо-Востока европейской части России бедна луками. Исследованиями ботаников Института биологии Коми НЦ (Флора..., 1976) установлено, что в этом регионе произрастает всего три вида: *A. angulosum* L., *A. schoenoprasum* L., *A. strictum* Schrad.

Одной из основных задач интродукции растений является обогащение отечественной флоры за счет флористических богатств других стран и регионов. Немаловажную роль в обогащении культурной флоры Республики Коми играет интродукция новых видов рода *Allium* L., известного многими полезными растениями – пищевыми, лекарственными, декоративными и даже кормовыми.

Целенаправленная интродукция представителей рода *Allium* L. – лук в Ботанический сад Института биологии начата в 80-х годах прошлого столетия. Виды и сорта лука поступали семенами и посадочным материалом из многих ботанических садов мира. Но первые поступления образцов лука были из Санкт-Петербурга (ВИР и БИН). Для создания и пополнения коллекции лука образцы поступали из десятков городов России и зарубежья (Волкова, 2007).

Природно-климатические условия места интродукции благоприятствуют росту и развитию большинства интродуцированных видов лука. В ходе многолетних исследований определена семенная продуктивность интродуцированных видов лука. Описаны морфологические признаки, изучены биологические особенности, описаны декоративные качества. Выявлены в качестве перспективных для Республики Коми 58 видов, 5 разновидностей и 2 сорта лука. В их число вошли многие среднеазиатские луки (всего – 33, в том числе узкие эндеми Средней Азии – 17). Из них высокими декоративными качествами обладают 54 вида, 3 разновидности и 2 сорта. Лучшие из них: *A. aflatunense* B. Fedtsch. – лук афлатунский (цветки фиолетовые в крупных шаровидных соцветиях), *A. caeruleum* Pall. – л. голубой (крупные сине-голубые соцветия), *A. moly* L. – л. Моля (желтые крупные цветки в рыхлых соцветиях), *A. ramosum* L. – л. ветвистый (белые душистые цветки в рыхлых шаровидных соцветиях), *A. sphaerocephalon* L. – л. круглоголовый (малиновые плотные головчатые соцветия) и другие. Они красиво цветут, радуя своим разноцветьем соцветий в течение 3–4 месяцев вегетационного сезона. Некоторые из них уже выращиваются на приусадебных и дачных участках в Республике Коми.

Следует отметить также, что среди интродуцентов лука в Ботаническом саду Института биологии есть редкие виды, включенные в Красные книги РСФСР (*Allium altaicum* Pall. – лук алтайский, *A. gunibicum* Miscz. ex Grossh. – л. гунибский, *A. neriniflorum* (Herb.) Baker – л. нереидоцветный, *A. tripedale* Trautv. – л. трехфутовый), а также один вид: *Allium angulosum* L. – лук угловатый, включенный в Красную книгу Республики Коми. Все редкие виды подлежат сохранению в коллекции и изучению в культуре, при этом разрабатываются приемы их выращивания и размножения.

В коллекциях Ботанического сада на изучении много других малораспространенных декоративных растений, которые не рассматриваются в данной работе из-за ограниченности объема статьи. Они тоже представляют интерес для декоративного садоводства Республики Коми.

#### Литература

- Волкова Г.А. Биоморфологические особенности видов рода *Allium* L. при интродукции на европейский Северо-Восток. Сыктывкар, 2007. 200 с.
- Головкин Б.Н., Китаева Л.А., Немченко Э.П. Декоративные растения СССР. М., 1986. 320 с.
- Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. М., 1998. 528 с.
- Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.
- Кудряшова Г.Л. Конспект видов рода *Allium* (*Alliaceae*) Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 77. С. 86–87.
- Полетико О.М., Мищенко А.П. Декоративные травянистые растения открытого грунта. Л.: Наука, 1967. 208 с.
- Филимонова З.Н. Морфогенез корневища некоторых видов *Allium* L. // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, 1969. Вып. 5. С. 110–117.
- Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. II. 216 с.
- Фризен Н.В. Луковые Сибири. Новосибирск, 1988. 185 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

## ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЮВЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ РОДА *LONICERA* L. В УСЛОВИЯХ ГУНИБСКОГО ПЛАТО

Габиева А.Р., Асадулаев З.М., Абдуллаева Э.А.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Род *Lonicera* L. состоит из большого разнообразия видов, характеризующихся изменчивостью биологических и экологических признаков, высокими декоративными качествами, а некоторые виды подсекции *Caerulea*, используются как ценные ягодные растения (Зайцев, 1962; Рябова, 1980; Скворцов, Куклина, 2002). Учитывая эти качества, во многих регионах ведется целенаправленная работа по интродукции жимолости. При интродукции видов *Lonicera* L. за пределами их природных ареалов приходится учитывать множество важных биологических и экологических показателей. При этом главным остается получение семенного потомства, которое дает потомство, приспособленное к условиям нового региона.

К 2007 г. на Гунибской ЭБ Горного ботанического сада (1700 м над уровнем моря) нам удалось создать коллекцию из 13 видов жимолости, которые плодоносят и дают жизнеспособные семена.

Оценка всхожести семян, изучение сроков посева и появления всходов важны для целей практического размножения интродуцированных растений. Основательная работа по морфологическому описанию всходов 60 видов и 3 форм жимолости и изучению их развития проведена Н.В. Рябовой (1980). Подробная работа по описанию и темпам роста сеянцев жимолостей также была проделана Н.Л. Мехтиевой (1990) на Апшероне (Азербайджан) и в Таллинне (Эстония). В этих работах критическим периодом в жизни интродуцентов признано развитие сеянцев на начальном этапе онтогенеза. Показано, что в зависимости от условий биотопов биометрические показатели и экологическая адаптивность ювенильных растений колеблется значительно. В связи с этим нами были поставлены задачи по изучению особенностей развития сеянцев интродуцированных видов жимолости в условиях горного Дагестана.

По нашим наблюдениям продолжительность и сроки появления всходов жимолости в зависимости от времени и условий посева изменяется. Тип прорастания семян всех видов – надземный. Сначала появляются две супротивно расположенные семядоли, в зависимости от вида формируется за 15–40 дней первая пара листьев. Рост побегов, с формированием терминальной почки, завершается у разных видов с конца сентября до середины ноября. Продолжительность периода вегетации у сеянцев видов жимолости колеблется от 154 до 190 дней.

У *L. microphylla* Willd. ex Roem. et Shult всходы появляются в конце мая, первая пара листьев формируется через 25–30 дней. Корневая система в 2 раза длиннее надземной части, корни тонкие, слабо разветвленные. Гипокотиль прямой, тонкий 5–8 мм длиной. Семядоли эллиптические, или удлинненно-яйцевидные, на черешке 1 мм, 7–8 мм длиной и 3–5 мм шириной. Первая пара листьев на черешке 2–3 мм, мелкие, яйцевидные листья, сизо-зеленые, голые или редковолосистые сверху и по краю, 8–11 мм длиной и 4–7 мм шириной. Стебель голый. Высота сеянцев в 1 год 20–32, в 2 – 38–55, в 3 – 72–85 см, средний годичный прирост 23–28 см. Темп роста средний, II балла (табл.). Кущение и ветвление сеянцев на второй год.

У сеянцев *L. caerulea* L. гипокотиль прямой, коричнево-зеленый, до 10 мм длиной. Семядоли эллиптические, зеленые, тонкие, 4–7 мм длиной и 3–5 мм шириной. Листья первой пары эллиптические, светло-зеленые, опушенные с обеих сторон и по краю, 6 мм длиной и 5 мм шириной. Стебель слабо опушенный. Темп роста сеянцев медленный, III балла. Высота сеянцев 1 года – 5–9, 2 – 12–18, 3 – 15–30 см. Кущение и ветвление сеянцев на второй и третий год. Корневая система в 3–5 раз длиннее надземной части, корни тонкие, слабо разветвленные.

**Темпы роста сеянцев видов жимолости в условиях Гунибского плато**

| Вид                    | Высота растений, см |         |            |         |            |         | Сила роста, баллы | Зимостой-<br>кость, балл |
|------------------------|---------------------|---------|------------|---------|------------|---------|-------------------|--------------------------|
|                        | 2004 г              |         | 2005 г     |         | 2006 г     |         |                   |                          |
|                        | X±σ                 | min-max | X±σ        | min-max | X±σ        | min-max |                   |                          |
| <i>L. microphylla</i>  | 24,8±3,9            | 20–32   | 45,7±5,5   | 38–55   | 78,9±4,5   | 72–85   | II                | I                        |
| <i>L. caerulea</i>     | 7,2±1,4             | 5–9     | 15,8±2,0   | 12–18   | 25,2±5,2   | 15–30   | III               | I                        |
| <i>L. iberica</i>      | 5,7±1,7             | 3–8     | 21,6±9,1   | 10–36   | 33,6±9,6   | 13–44   | III – IIa         | I                        |
| <i>L. hispida</i>      | 9,8±3,6             | 5–15    | 21,2±6,4   | 10–27   | 27,4±6,9   | 18–36   | III – IIa         | I                        |
| <i>L. caucasica</i>    | 27,4±4,2            | 24–33   | 55,8±5,4   | 48–63   | 83,8±5,9   | 75–92   | II                | I                        |
| <i>L. nigra</i>        | 6,7±2,6             | 3–10    | 23,7±8,6   | 8–34    | 44,3±19,7  | 12–69   | IIIa – II         | I                        |
| <i>L. korolkowii</i>   | 13,7±4,5            | 5–18    | 30,6±11,1  | 16–48   | 69,7±20,5  | 40–98   | II – Ia           | II                       |
| <i>L. tatarica</i>     | 20,1±6,3            | 11–27   | 37,7±7,6   | 27–49   | 70,3±17,6  | 45–97   | Ia                | I                        |
| <i>L. chrysantha</i>   | 6,0±1,5             | 4–8     | 40,7±16,9  | 16–61   | 68,9±6,3   | 59–78   | IIa – II          | I                        |
| <i>L. demissa</i>      | 16,2±6,3            | 3–25    | 27,9±9,3   | 12–41   | 66,8±17,4  | 43–94   | IIa – Ia          | I                        |
| <i>L. ruprechtiana</i> | 18,2±4,3            | 10–25   | 68,8±15,7  | 45–92   | 98,2±23,7  | 54–130  | Ia – I            | I                        |
| <i>L. xylosteum</i>    | 46,1±2,5            | 42–49   | 82,5±2,3   | 79–86   | 129,4±9,1  | 117–145 | Ia – I            | I                        |
| <i>L. caprifolium</i>  | 99,9±22,3           | 71–130  | 155,0±29,4 | 124–200 | 194,3±27,2 | 140–220 | I                 | I                        |

У *L. iberica* Bieb. всходы появляются позже всех остальных видов. Высота сеянцев в 1 год 3–8, в 2 – 10–36, в 3 – 13–44 см. Темп роста от медленного до среднего, III – Па балла. Кушение и ветвление на второй год. Корневая система густо-разветвленная в 3–5 раз длиннее надземной части. Гипокотиль прямой или слегка искривленный, зеленый или красновато-зеленый, 10–12 мм длиной. Семядоли яйцевидные, закругленные на верхушке, на черешке 1 мм, 6–7 мм длиной и 5–7 мм шириной. Первая пара листьев на черешке, 8–9 мм длиной и 7–8 мм шириной, листья широкояйцевидные, волосистые с обеих сторон и по краю. Стебель длинноволосистый.

Темп роста сеянцев *L. hispida* Pall. ex Roem. et Shult от медленного до среднего, III-Па. Всходы появляются через 10–15 дней после посева семян. Высота сеянцев в 1 год 5–15, в 2 – 10–27, в 3 – 18–56 см. кушение и ветвление на второй год. Корневая система из густо-разветвленных корешков, до 10 раз длиннее надземной части. Гипокотиль прямой, красновато-коричневый или пурпурный, 8–10 мм длиной. Семядоли эллиптические, средней плотности, зеленые, голые, на черешке 1–2 мм, 5–7 мм длиной и 5–7 мм шириной. Первая пара листьев жестковолосистая по краю, сверху и по черешку, 10 мм длиной и 7 мм шириной, листья яйцевидные, тупые или слабо заостренные. Стебель жесткоопушенный.

Высота сеянцев *L. caucasica* Pall. в 1 год 24–33, в 2 года 48–63, в 3 года 75–92, темп роста средний, II. Первая пара листьев формируется через 10–20 дней. Кушение и ветвление на второй год. Корневая система разветвленная из тонких корешков, в 2 раза длиннее надземной части. Гипокотиль прямой, красноватого оттенка, до 8 мм длиной. Семядоли эллиптические, зеленые, тонкие, 5–7 мм длиной и 3–5 мм шириной. Листья первой пары широкояйцевидные, тонкие, на черешке длиной 3–4 мм, с острием на верхушке, коричневато-зеленые, 10–12 мм длиной и 7–10 мм шириной. Стебель и листья голые.

Темп роста сеянцев у *L. nigra* L. от медленного до среднего, IIIа-II. Высота сеянцев в 1 год 3–10, в 2 – 8–34, в 3 – 12–69 см. Кушение и ветвление сеянцев на второй год. Корневая система сильноразветвленная из тонких корешков до 5 раз длиннее надземной части. Гипокотиль прямой, зеленый, 8–10 мм длиной. Семядоли удлинненно-эллиптические, на черешке 1–2 мм, длиной 8–10 мм и шириной 2–5 мм. Первая пара листьев тонкие, широко-яйцевидные, сизо-зеленые. Стебель, листья и черешки голые.

Всходы *L. korolkowii* Stapf. появляются в середине июня. Первая пара листьев формируется через 30–40 дней. Высота сеянцев в 1 год 5–18 см, на 2 год 16–48 см, в 3 года 40–98 см. темп роста сеянцев от среднего до быстрого, II – Ia балла. Кушение и ветвление на второй год. Корневая система из сильноразветвленных корешков в 3 раза длиннее надземной части. Гипокотиль прямой, тонкий, красный до 20 мм длиной. Семядоли эллиптические, на черешке 1–1,5 мм, зеленые, 9–13 мм длиной и 8–10 мм шириной. Листья первой пары яйцевидные, светло-зеленые на черешке, опушенные с обеих сторон и по черешку. Стебель слабо опушенный.

Гипокотиль сеянцев *L. tatarica* L. прямой, тонкий, бледно-зеленый, 8–10 мм длиной. Семядоли эллиптические, зеленовато-сизые на черешке 1 мм, 6–8 мм длиной и 3–5 мм шириной. Листья первой пары яйцевидные, сизовато-зеленые, на черешке 2 мм, 12–15 мм длиной и 8–10 мм шириной. Стебель и листья голые. Высота сеянцев на 1 год 11–27 см, в 2 года 27–49 см, в 3 года 45–97 см, темп роста быстрый, Ia балл. Кушение и ветвление на второй год. Корневая система сильно-разветвленная.

У *L. chrysanth*a Turcz. всходы появляются в конце мая – начале июня. Первая пара листьев формируется через 15–20 дней. Высота сеянцев в 1 год 4–8 см, в 2 года 16–61 см, в 3 года 59–78 см. Темп роста средний, II – Па балла. Кушение и ветвление на второй год. Корневая система слабо разветвленная из тонких корешков, в 3 раза длиннее надземной части. Гипокотиль прямой, пурпурный, 10 мм длиной. Семядоли эллиптические, зеленые, тонкие, 6–7 мм длиной и 4 мм шириной. Листья первой пары яйцевидные, зеленые, волосистые с обеих сторон, по краю и черешку, 8–10 мм длиной и 6–7 мм шириной. Стебель опушенный.

Сеянцы *L. demissa* Rehd. характеризуются темпом роста от среднего до быстрого, Па – Ia балла. Высота сеянцев в 1 год 3–25 см, в 2 года 12–41 см, в 3 года 43–94 см. кушение и ветвление на второй год. Гипокотиль прямой, тонкий, зеленого цвета, 7–12 мм длиной. Семядоли широкоэллиптические до почти округлых, зеленые, тонкие на черешке 1 мм, 5–7 мм длиной и 3–5 мм шириной. Листья первой пары яйцевидные или округлые, с небольшим заострением на верхушке, на черешке 2–3 мм. Стебель и листья длинноволосистые. Корневая система значительно разветвленная до половины длины корня, в 3 раза длиннее надземной части.

Всходы *L. ruprechtiana* Regel. появляются в конце мая, первая пара листьев формируется за 25–30 дней. Высота сеянцев в 1 год 10–25 см, в 2 года 45–92 см, в 3 года 54–130 см. Темп роста быстрый, Ia – I балла. Кушение и ветвление на второй год. Корневая система слаборазветвленная в 2 раза длиннее надземной части. Гипокотиль прямой, тонкий, фиолетово-зеленый, 8–12 мм длиной. Семядоли эллиптические до округлого, на черешке 1–1,5 мм, 6–8 мм длиной и 4–5 мм шириной. Листья первой па-

ры эллиптические, слегка закругленные на верхушке, на черешке 2–3 мм, густо опушенные с обеих сторон, по краю и черешку, 11–13 мм длиной и 7–9 мм шириной. Стебель слабо опушенный.

У *L. xylosteum* L. всходы появляются в конце мая – начале июня, первая пара листьев формируется через 25–30 дней. Высота сеянцев в 1 год 42–49 см, в 2 года 79–86 см, в 3 года 117–145 см, темп роста быстрый, Iа – I балла. Кущение и ветвление на второй год. Корневая система густоветвистая в 2 раза длиннее надземной части. Гипокотиль прямой, пурпурно-зеленый, 1–1,5 мм длиной. Семядоли яйцевидные, округлые на вершине, зеленые, тонкие, на черешке 1 мм, 5–7 мм длиной и 3–5 мм шириной. Листья первой пары яйцевидно-эллиптические, округлые на верхушке, зеленые, на черешке 1–2 мм, волосистые, 15–20 мм длиной и 13–15 мм шириной. Стебель опушенный.

Темп роста сеянцев *L. caprifolium* L. быстрый, I балл. Высота сеянцев в 1 год 71–130 см, в 2 года 124–200 см, в 3 года 140–250 см. Всходы появляются в конце мая – начале июня, первая пара листьев формируется через 15–20 дней. Кущение и ветвление на второй год. Корневая система сильно разветвленная, 3 раза длиннее надземной части. Гипокотиль прямой, утолщенный, коричнево-зеленый до 10 мм длиной. Семядоли эллиптические, зеленые, 6 мм длиной и 4 мм шириной. Листья первой пары эллиптические, сужены в черешок 5–6 мм заостренные, с острием на верхушке, сверху зеленые, снизу сизоватые. Стебель и листья волосистые.

Зимостойкость сеянцев жимолости в первые 3 года высокая (баллы зимостойкости I), незначительно повреждаются сеянцы *L. korolkowii*. Зимостойкость ювенильных растений значительно выше по сравнению с взрослыми растениями тех же видов, что видимо, связано с защитным действием снежного покрова.

Как видно из приведенных результатов сеянцы видов жимолости имеют различные темпы роста. При этом медленный рост отмечен у сеянцев одного вида – *L. caerulea*; медленно-средний рост у растений трех видов: *L. iberica*, *L. hispida* и *L. nigra*; средний рост у растений трех видов: *L. caucasica*, *L. chrysantha*, *L. microphylla*; средне-быстрый рост у сеянцев двух видов: *L. demissa* и *L. korolkowii*; быстрый рост у растений четырех видов: *L. ruprechtiana*, *L. xylosteum*, *L. caprifolium* и *L. tatarica*. Сеянцы среднего, а тем более быстрого темпа роста готовы к пересадке на постоянное место на третий год, но при этом они еще не цветут и не плодоносят.

#### Литература

- Зайцев Г.Н. Интродукция жимолости в Ленинград // Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1962. Сер VI. Вып. 8. С. 184–275.  
Рябова Н.В. Жимолость. Итоги интродукции в Москве. М., 1980. 160 с.  
Скворцов А.К., Куклина А.Г. Голубые жимолости: Ботаническое изучение и перспективы культуры в средней полосе России. М., 2002. 160 с.

## БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ RANUNCULACEAE

Гавриленко И.Г.

Владивосток, Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН

Семенной способ размножения является одним из основных при интродукции растений природной флоры с целью сохранения их генофонда. Семена представителей семейства *Ranunculaceae* Juss. имеют недоразвитый зародыш к моменту отделения семени от материнского растения и характеризуются в основном морфологическим и морфофизиологическим покоем (Николаева и др., 1985; Поздова и др., 2003). И.В. Грушевицкий (1961) было показано, что семена с недоразвитым зародышем характерны для примитивных семейств. Позднее исследования зависимости свойств семян от систематического положения растений показали, что эволюция свойств семян у покрытосеменных и голосеменных растений проходит параллельно и явление недоразвития зародыша наблюдается как у примитивных, так и некоторых продвинутых таксонов (Николаева, 1999; Николаева, 2001).

Исследования о биологических особенностях семян дальневосточных лютиковых немногочисленны (Сацыперова, 1972; Поздова, Смирнов, 1998; Ткаченко, 1998; Воронкова и др., 2003). Целью нашей работы было изучение условий, необходимых для доразвития зародыша и прорастания семян 8 дальневосточных представителей семейства *Ranunculaceae*: *Aconitum kirinense* Nakai, *Actaea erythrocarpa* Fisch., *Caltha silvestris* Worosch., *Cimicifuga heracleifolia* Kom., *Clematis sichotealinensis* Ulanova, *C. serratifolia* Rehder, *C. fusca* Turcz., *Thalictrum minus* L.

Семена для опыта были собраны в 2006 году в Приморском и Хабаровском краях. Для родов *Clematis* L. и *Thalictrum* L. представлены описания орешков, которые условно будут именоваться нами

семенами. Измеряли семена под стереоскопическим микроскопом МБС-10, с помощью окуляра с измерительной линейкой, по 30 шт. в каждом образце. Семена проращивали в чашках Петри на прокаленном влажном песке по 100 шт. в трех повторностях, при температуре +20–25°C и при низких положительных температурах 0–3°C. Подсчет проросших семян вели 1 раз в неделю. У длительно прорастающих семян опыт прерывали через 8 месяцев. С целью сокращения длительности стратификации и ускоренного проращивания семена подвергали предварительной обработке гибберелловой кислотой (ГК<sub>3</sub>) в концентрации 100 мг/л (для *Aconitum kirinense*, *Caltha silvestris*) и 1 г/л (для *Actaea erythrocarpa*, *Cimicifuga heracleifolia*) в течение 24 часов (Николаева и др., 1985). Статистическую обработку данных проводили по Б.А. Доспехову (1973) с использованием программы Microsoft Excel. Длина семян исследуемых видов находится в пределах от 2,01±0,04 (*C. silvestris*) до 6,98±0,08 (*C. fusca*) мм, ширина от 1,02±0,02 (*C. silvestris*) до 4,41±0,04 (*C. fusca*) мм, масса 1000 шт. семян от 0,85±0,01 (*T. minus*) до 6,77±0,17 (*C. sichotealinensis*) г.

В настоящее время в разных странах ведутся интенсивные исследования химического состава представителей рода *Aconitum*, с целью поиска и разработки новых препаратов растительного происхождения. Наибольшее внимание уделяется дитерпеновым алкалоидам, обладающим широким спектром физиологической активности. Перспективным источником дитерпеновых алкалоидов, несомненно, является восточноазиатский вид *A. kirinense*, относящийся к секции *Lycotum* DC. (Sonkina et al., 2006). Борец гириный – растение до 1,5 м высоты. Стебель прямой,верху иногда поникающий. Растет на опушках широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, по сопкам, нередко на выходах каменных пород по скалистым склонам. Семена некоторых видов рода *Aconitum* имеют морфологический покой, однако большинство видов характеризуются морфофизиологическим покоем для преодоления которого необходима двухэтапная стратификация: теплая (20–25°C) и холодная (0–3°C) или обработка ГК<sub>3</sub> (Николаева и др., 1985). Семена *A. kirinense* проращивались при разных температурных режимах (+20–25°C, 0–3°C), проведена двухэтапная недельная теплая (+20–25°C) и последующая холодная стратификация (0–3°C). При температуре +20–25°C наблюдалось единичное прорастание семян борца гириногo, максимальный показатель всхожести 4,0±0,5% за период 120 дней. При температуре 0–3°C семена начали прорасти на 40-й день и всхожесть составила 68,0±2,7% за 4 месяца. Двухэтапная стратификация не привела к увеличению всхожести и составила в течение 4 месяцев 66,3±2,3%. Обработка семян ГК<sub>3</sub> расширила температурный диапазон прорастания и привела к значительному увеличению всхожести семян при температуре +20–25°C до 39,0±4,3% и сокращению периода прорастания до 11 дней. При температуре 0–3°C обработка семян ГК<sub>3</sub> значительных изменений всхожести и сроков прорастания не вызвала.

Род *Actaea* L. включает около 10 видов, приуроченных к тенистым местообитаниям широколиственных и хвойных лесов умеренного климата (Зиман, 1985). *Actaea erythrocarpa* растет в лесах, на равнинах, по сопкам, склонам оврагов, задернованным берегам рек и ручьев, в горах (Сосудистые..., 1995). Семена *A. erythrocarpa* при проращивании их в оранжерее (10°C) начинают всходить лишь на 300–400-й день. Стратифицированные (под снегом) семена в течение 3 месяцев прорастают при 20°C на 21–30 день (Сацыперова, 1972). В лабораторных условиях при температурных режимах +20–25°C и 0–3°C семена воронца крупноплодного не прорастают (Гавриленко, Басаргин, 2006). После обработки ГК<sub>3</sub> семена *A. erythrocarpa* начинают прорасти через 2 месяца при положительной температуре +20–25°C, достигая всхожести 81,0±5,5%. Период прорастания семян достаточно длительный – 120 дней. При 0–3°C обработанные семена не проросли. Обработка ГК<sub>3</sub> вызывает интенсивное прорастание семян *A. erythrocarpa* при температуре +20–25°C.

Род *Caltha* L. объединяет около 30 видов, распространенных дизъюнктивно в обоих полушариях земного шара. *C. silvestris* растет в лесах, по склонам сопок, на пойменных лугах, декоративна и обладает лекарственными свойствами (Сосудистые..., 1995). По данным С.В. Нестеровой (2004) семена *C. silvestris* характеризуются неглубоким морфофизиологическим типом эндогенного покоя (Б-В<sub>1</sub>) и обязательным условием прорастания является наличие периода естественной холодной стратификации (зимние температуры). Начало прорастания наблюдается весной следующего года. В лабораторных условиях при температуре +20–25°C семена калужницы лесной не прорастают. При температуре 0–3°C наблюдается единичное прорастание семян после 4-х месяцев и всхожесть не превышает 2,6±2,3 за полгода. После обработки ГК<sub>3</sub> при температуре +20–25°C семена *C. silvestris* прорастают на 5-й день, а при 0–3°C на 51 день, всхожесть при этом значительных изменений не претерпевает и равняется 26–27%. Таким образом, обработка ГК<sub>3</sub> стимулирует прорастание семян калужницы лесной в лабораторных условиях, при разных температурных режимах.

Род *Cimicifuga* Wernisch. включает около 10 видов, большинство которых распространено в умеренных и субтропических зонах Евразии и Северной Америке. *C. heracleifolia* растет по долинам лугам, склонам сопок, среди разнотравья, на лесных опушках, полянах (Сосудистые..., 1995). В лабораторных условиях семена *C. heracleifolia*, так же как и семена *C. dahurica* (Turcz.) Maxim. (Гавриленко, Басаргин, 2006) прорастают только после обработки ГК<sub>3</sub>, значительно быстрее при температуре +20–25°C, чем при 0–3°C, однако всхожесть при этом небольшая, соответственно 1,3±0,3% и 5,6±0,8%. Таким образом, семена *C. heracleifolia*, как и другие виды рода (*C. dahurica*, *C.*



*simplex* (Wormsk. ex DC.) Turcz., *C. americana* L.) находятся в неглубоком морфофизиологическом типе эндогенного покоя (Б-В<sub>1</sub>).

Род *Clematis* один из самых крупных родов семейства, объединяет около 300 видов, распространенных на всех континентах, за исключением Антарктиды, а также арктических областей. Кустарники и многолетние травы, в основном лианы, реже с короткими прямостоячими или ползучими побегами (Сосудистые..., 1995). Отдельные виды рода (*C. drummondii* Torr. et Grey, *C. verticillaris* DC., *C. pauciflora* Nutt. и др.) характеризуются морфофизиологическим простым и морфофизиологическим сложным типами эндогенного покоя (Николаева и др., 1985). Ранее нами было установлено, что семена *C. mandschurica* Rupr. прорастают через две недели при температуре +20–25°C. Семена сохраняют всхожесть при хранении их в лабораторных условиях в течение двух лет, при этом процент всхожести меняется незначительно. Обработка семян ГК<sub>3</sub> не оказывает положительного действия на прорастание семян *C. mandschurica* (Гавриленко, Басаргин, 2006). Проращивание семян трех видов ломоноса (*C. serratifolia*, *C. sichotealinensis*, *C. fusca*) показало, что все три вида способны прорасти в лабораторных условиях без соответствующей температурной подготовки. Семена *C. serratifolia* начинают прорастать при температуре +20–25°C через неделю и через два месяца всхожесть достигает 59,3±2,9%. Семена *C. sichotealinensis* начинают прорастать через две недели и всхожесть через два месяца составляет 85,0±4,8%. Семена ломоноса бурого прорастают при температуре +20–25°C через два месяца и всхожесть, через четыре месяца достигает 19,0±2,6%. Обработка семян ГК<sub>3</sub> не привела к увеличению всхожести и ускоренному прорастанию семян *C. fusca* при температуре +20–25°C. При температуре 0–3°C семена *C. fusca* не проросли.

Род *Thalictrum* объединяет около 150 видов, распространенных главным образом во внетропических областях западного и восточного полушарий. На Дальнем Востоке России род представлен 15 видами (Сосудистые..., 1995). Виды рода характеризуются разными типами морфофизиологического покоя (Николаева и др., 1985, Николаева, 2001). Ранее нами была изучена всхожесть семян *T. contortum* L. Семена василистника скрученного хорошо прорастают при теплой стратификации + 20–25°C, через месяц всхожесть достигает 55%. При холодной стратификации 0–3°C семена не прорастают. Обработка ГК<sub>3</sub> уменьшает процент всхожести семян (Гавриленко, Басаргин, 2006). Семена *T. minus* хорошо прорастают в лабораторных условиях и всхожесть достигает 15,6±2,3% через 50 дней. Обработка семян ГК<sub>3</sub> ускоряет процесс прорастания семян, при этом понижая процент всхожести при той же температуре. Положительные низкие температуры (0–3°C) сокращают всхожесть необработанных кислотой семян и приводят к потере всхожести при ее обработке.

Работа поддержана грантом № 06-II-CO-05-021 «Инвентаризация, изучение и сохранение природного генофонда редких и ресурсных видов растений Сибири и Дальнего Востока России».

#### Литература

- Воронкова Н.М., Холина А.Б., Якубов В.В. Влияние глубокого замораживания на прорастание семян некоторых видов флоры Дальнего Востока России // Раст. ресурсы. 2003. Т. 39. Вып. 4. С. 76–86.
- Гавриленко И.Г., Басаргин Д.Д. Особенности прорастания семян некоторых дальневосточных видов семейства *Ranunculaceae* // Сохранение биоразнообразия растений в природе и при интродукции. Матер. Междунар. научн. конф. Сухум, 2006. С. 129–131.
- Грушевицкий И.В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений // XIV Комаровские чтения. Л., 1961. 46с.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., 1973. 336с.
- Зиман С.Н. Морфология и филогения семейства лютиковых. Киев, 1985. 247с.
- Нестерова С.В. Криоконсервация семян дикорастущих растений Приморского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2004. 24с.
- Николаева М.Г. Эколого-физиологические особенности покоя и прорастания семян (итоги исследований за истекшее столетие) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 1–14.
- Николаева М.Г. Особенности прорастания семян в зависимости от филогенетического положения растений и эколого-географических условий их обитания // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 3. С. 432–437.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 348 с.
- Поздова Л.М., Разумова М.В. Покой и прорастание некоторых редких растений семейства *Liliaceae* // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 69–73.
- Поздова Л.М., Смирнов Ю.С. Биология затрудненного прорастания семян некоторых видов флоры Дальнего Востока // Растения в муссонном климате. Матер. Междунар. конф. Владивосток, 1998. С. 105–107.
- Поздова Л.М., Титова Г.Е., Бутузова О.Г. Особенности формирования и прорастания семян с морфо-физиологическим типом покоя // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Матер. III Междунар. научн. конф. СПб., 2003. С. 350–352.
- Сацыперова И.Ф. Биологические особенности семян лютиковых // Тр. Бот. инст. АН СССР. Сер. V. 1972. Вып. 16. С. 136–147.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. 394 с.
- Ткаченко К.Г. Всхожесть семян некоторых видов флоры Дальнего Востока: Матер. Междунар. конф. Растения в муссонном климате. Владивосток, 1998. С. 113–116.
- Sonkina N.A., Sokolova L.I., Gorovoy P.G. Identification of diterpenoid alkaloids in *Aconitum kirinense* by LC-MS and GC-MS // Abstr. Inter. Congr. on Analytical Sciences (Moscow, Russia, 25–30 June, 2006). Moscow, 2006. P. 475.

# ПЕРСПЕКТИВЫ ИНТРОДУКЦИИ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ НА КОЛЬСКОМ СЕВЕРЕ

Гонтарь О.Б.<sup>1</sup>, Ильина Л.П.<sup>2</sup>, Польшина Т.Н.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Кировск, Мурманская обл., Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского научного центра РАН

<sup>2</sup>Ростов-на-Дону, Южный научный центр РАН

Интродукция растений является ведущим направлением научно-исследовательской работы Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского научного центра РАН (ПАБСИ РАН). В 2005–2006 гг. в рамках программы сотрудничества между ПАБСИ РАН и Южного научного центра (ЮНЦ РАН) были проведены совместные экспедиционные работы по изучению дендрофлоры юго-востока Ростовской области и сбору материала древесных растений (семян, черенков) для последующей интродукции их на Кольский Север. Следует отметить, что на протяжении многих лет исследования адаптаций растений к экстремальным, в том числе и северным условиям в пределах интродукционного и физиологического направлений развивались независимо друг от друга, хотя необходимость их интеграции уже давно стала очевидной (Жиров и др., 1990, 2001).

Современные взгляды об основах продуктивности и устойчивости экосистем и составляющих их биологических объектов включают в себя понятие неспецифических реакций живых организмов на действие повреждающих факторов внешней среды и вообще на градиенты ее условий и неспецифической резистентности. Молекулярные основы этих реакций описываются концепцией «кислородного стресса», ключевым звеном которой являются представления о свободнорадикальном механизме повреждения биологических мембран при участии активизированных форм кислорода. Данная концепция связывает эффекты различных повреждающих воздействий с ускорением процессов естественного старения, также основанного на механизме свободнорадикального окисления (СРО). Факторами, препятствующими развитию СРО и кислородного стресса, являются синтез соединений антиоксидантной и антирадикальной природы (в более общем смысле – адаптогенов), а также минимизация энергетических затрат на самоподдержание, что достигается уменьшением размеров организма и снижения уровня интегрированности его подсистем. У растений последнее достигается измельчением фотосинтезирующих клеток и листьев, упрощением жизненной формы, а на более высоких уровнях структурной иерархии – увеличением пространственной локализации надорганизменных структур. Свойственная засушливым территориям неравномерность распределения водных ресурсов обуславливает существование хорошо выраженных пространственных градиентов целого комплекса экстремальных факторов, что, вместе с существованием аридных зон в различных климатических условиях, предоставляет широкие возможности для изучения адаптационных потенциалов составляющих их биогеоценозов путем сравнительного анализа неспецифических реакций по градиентам интенсивности неблагоприятного воздействия (Жиров и др., 1990, 2001).

По климатическим условиям юго-восточный район Ростовской области отличается продолжительностью зимнего сезона: 110–120 дней (с 25 ноября). Весна длится 50–55 суток и начинается с 10 марта. Лето – более 140 дней (с 5 мая по 25 сентября). Изотерма июля – +24°C, января – -6°C. Годовое количество осадков составляет 350–400 мм, а с июля по сентябрь наблюдается период биологической засухи (Агроклиматические ресурсы Ростовской области, 1972).

Современная структура почвенного покрова исследуемого района обусловлена взаимосвязью природных и антропогенных факторов. При этом ведущую роль играют микрорельеф, различный характер увлажнения, уровень минерализации грунтовых вод, а также антропогенное воздействие (распашка целинных почв, выбивание почв в результате перевыпаса скота, использование при орошении вод повышенной минерализации и др.). На исследуемой территории основным типом почв является каштановый. Встречаются подтипы каштановых, темно-каштановых, светло-каштановых почв, а также тип лугово-каштановых. Они представлены следующими родами: карбонатные, солонцеватые, солончаковатые. Среди засоленных типов почв отмечены солонцы каштановые и солончаки. Выявлено, что часто незасоленные каштановые почвы залегают в комплексе с засоленными, что приводит к образованию каштаново-солонцовых почвенных комплексов. Как правило, степные каштаново-солонцовые комплексы включают от 3 до 5 разновидностей почв (Ильина, Невидомская, 2007). Следует отметить, что при возрастающей аридизации климата последних лет зональные почвы сухостепной зоны приобретают значительную солонцеватость и солончаковатость. В условиях сухой степи скудное увлажнение положительных элементов поверхности в сочетании со значительным промачиванием отрицательных форм за счет стока с прилегающей поверхности является основной причиной формирования высококонтрастной структуры почвенного покрова и интенсивной дифференциации сопряженной с ней растительности (Минкин, Калининченко, Садименко, 1986).

Дендрарий северных и высокогорных видов ПАБСИ, где проводились интродукционные исследования, находится на 67° 60' с.ш., 33° 37' в.д., в 120 км севернее Полярного круга на высоте над уровнем моря 150 м. Климатические характеристики района: среднегодовая температура воздуха –0,9°C, среднемесячная температура самого теплого месяца (июля) +14,0°C, самого холодного (января) –13,2°C. Число дней с температурой воздуха выше 0°C 168 суток (с 25.04 по 10.10), выше +5°C 123 суток (с 20.05 по 20.09), выше +10°C 66 суток (с 20.06 по 25.08). Сумма активных температур составляет 1000°C. Среднегодовое количество атмосферных осадков 443 мм. Продолжительность вегетационного периода 123 суток. Продолжительность безморозного периода 115 суток max и 87 суток min. Полярная ночь длится 22 суток с 10 декабря по 3 января. Полярный день продолжается 54 суток с 26 мая по 18 июля (Атлас Мурманской области, 1971).

Состав почв местности, где расположен дендрарий, относится к первому, подзолисто-му типу. Они сформированы на хорошо дренированной завалуненной песчаной морене без заметных признаков переувлажнения. Данный тип почвы характеризуется кислой реакцией и отличается сильной ненасыщенностью поглощающего комплекса. Характерной особенностью подзола является низкое содержание азота (Манаков, Никонов, 1981).

Объектами интродукционных исследований были роды *Tamarix* и *Rosa*.

Род *Tamarix* относится к сем. Гребенщиковых, или Тамариковых – *Tamaricaceae*. Тамариксы – кустарники с мелкими чешуевидными листьями и многочисленными кистями цветков, собранными в метельчатые соцветия; по отцветании образуются плоды-коробочки, несущие мелкие семена, снабженные волосистым хохолком. Живые семена у большинства видов светло-коричневые, при потере всхожести они темнеют. К осени тамариксы желтеют и у них опадают не отдельные листья, но мелкие веточки.

По литературным данным род *Tamarix* представлен почти 90 видами, а на территории азиатской России произрастают всего 2 вида – *T. laxa*, *T. gracilis* Willd. (Карпачинский, Встовская, 2002), на территории России в целом и стран Содружества – 19 видов (Деревья и кустарники СССР, 1949). Растения этого рода представляют собой некрупные деревья, часто растущие кустовидно. На юго-востоке Ростовской было выявлено два вида тамариксы – *T. laxa* Willd., *T. ramosissima* Ledeb. Эти виды произрастают на водораздельных пространствах и приводораздельных склонах, в условиях затрудненного поверхностного стока на плоских водоразделах, выположенных склонах и террасах, а также на сильнозасоленных участках с солонцовыми и солончаковыми пятнами.

В ПАБСИ опыты по интродукции представителей рода *Tamarix* велись в 1989–1997 гг. Первоначально из Мангышлакского экспериментального ботанического сада (г. Шевченко, Гурьевская обл., Казахстан) было получено черенками 4 вида тамариксов: *T. hohenackeri* Bunge, *T. laxa* Willd., *T. meyeri* Boiss. *T. ramosissima* Ledeb. Все эти указанные виды недолго пробыли в испытании (от 2 до 7 лет). Установлено, что все эти виды, за исключением *T. hohenackeri*, не завершали рост и одревеснение годичных побегов, не успевали до начала заморозков завершить период вегетации, начало которого у них приходилось на первую и вторую декаду июня. Дольше других видов в эксперименте продержался *T. hohenackeri*. В отдельные годы этот вид успевал завершить рост побегов до середины сентября, однако одревеснение побегов текущего года не завершал на всем протяжении исследования. При интродукции всех испытываемых видов тамариксы, в том числе и *T. laxa* Willd., *T. ramosissima* Ledeb. установлено, что качество перезимовки не превышало 6 баллов по шкале зимостойкости, принятой в Ботанических садах (Гонтарь, 2006). В Ботаническом саду Южного федерального государственного университета интродуцировано 2 вида этого рода *T. ramosissima* Ledeb. и *T. tetrandra* Pall. Оба вида в условиях Ростова незначительно подмерзают, ежегодно цветут и хорошо плодоносят (Козловский и др., 2000).

Интродукция *Rosa laxa* в ПАБСИ была более успешной. Однако, следует отметить, что первые эксперименты, проведенные с образцом, полученным из Санкт-Петербурга в 1939 году, завершились гибелью растений в 1940 г. Позднее, при повторном испытании данного вида, введение его в культуру позволило получить собственную репродукцию, которая в настоящее время находится в коллекции древесных растений открытого грунта. *R. laxa* относится к видам засухоустойчивым, быстрорастущим, достаточно зимостойким. В ПАБСИ в возрасте 50 лет она достигла высоты в 1,5 м, иногда незначительно повреждается во время зимнего периода, ежегодно цветет и плодоносит. Начало вегетации у *R. laxa* в условиях Кольского полуострова наступает 19 мая ±7 суток; окончание вегетации (пожелтение листы) – 25 августа ±5 суток; сбрасывание листы – 7 октября ±7 дней. Рост годичных побегов исследуемого вида завершается 10 августа ±10 дней, одревеснение побегов – 19 августа ±9 суток. Начало цветения приходится на 7 июля ±5 суток и длится около 10 дней. Семена созревают в середине сентября в диапазоне ±10 суток. Большая часть признаков роста и развития *R. laxa* относится к средним по окончанию периодов фенотипам.

Таким образом, опыт успешной интродукции типичного представителя засушливых степей *Rosa laxa* на Кольский Север представляет научный интерес для интродукционных исследований других засухоустойчивых и морозоустойчивых древесных видов растений Ростовской области, несмотря на значительную разницу климатических условий естественного и интродуцированного ареалов.

Литература

- Агроклиматические ресурсы Ростовской области, Л., 1972. 251 с.  
 Атлас Мурманской области. Мурманск, 1971. 33 с.  
 Гонтарь О.Б. Возможность интродукции древесных видов Ростовской области на Кольский Север // Вестник Южного научного центра РАН. 2006. Т. 2. № 2. С. 79–82.  
 Деревья и кустарники СССР / Ред. С.Я. Соколов. М.-Л., 1949. Т. 4. С. 795–822.  
 Жиров В.К., Руденко С.Н., Жибоедов Л.М. Покой и зимостойкость растений на Крайнем Севере. Апатиты, 1990. 111 с.  
 Жиров В.К., Кузьмин А.В., Руденко С.Н., Жибоедов Л.М., Костюк В.И., Кашулин Т.А., Рапотина И.В., Литвинова С.В. Адаптогенез и возрастная изменчивость растений на Севере. Апатиты, 2001. 213 с.  
 Ильина Л.П., Невидомская Д.Г. Солевой режим каштаново-солонцовых почвенных комплексов долины Маныча // Вестн. Южного научного центра РАН. 2007. Т. 3. № 4. С. 47–53.  
 Карапачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.  
 Козловский Б.Л., Огородников А.Я., Огородникова Т.К., Куропятников М.В., Федоринова О.И. Цветковые древесные растения Ботанического сада Ростовского университета. Ростов-на-Дону, 2000. 139 с.  
 Манаков К.Н., Никонов В.В. Биологический круговорот минеральных элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера. Л., 1981. 196 с.  
 Минкин М.Б., Калинин В.П., Садименко П.А. Регулирование гидрологического режима комплексных солонцовых почв. Ростов-на-Дону, 1986. 232 с.

# ИНТРОДУКЦИЯ ВИДОВ ТРОПИЧЕСКОЙ И СУБТРОПИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ ПОРЯДКА *ASPARAGALES* В ДОНЕЦКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД НАН УКРАИНЫ

Горницкая И.П., Ткачук Л.П.

Донецк, Донецкий ботанический сад НАН Украины

В фондах Донецкого ботанического сада НАН Украины (далее ДБС) порядок *Asparagales* представлен шестью семействами, 13 родами (Тахтаджян, 1987) – *Convallariaceae* Horan. (*Reineckea* Kunth., *Aspidistra* Ker-Gawl., *Liriope* Ker-Gawl., *Ophiopogon* Ker-Gawl.), *Ruscaceae* Hutch. (*Danaë* Medic., *Ruscus* L.), *Asparagaceae* Juss. (*Asparagus* L.), *Dracaenaceae* Salisb. (*Dracaena* Vand. ex L.; *Sansevieria* Thunb.), *Nolinaceae* Nakai (*Nolina* Michx., *Calibanus* Rose, *Dasyllirion* Zucc.) и *Asteliaceae* Dum. (*Cordyline* Comm. ex Juss.), 49 видами и 26 культиварами, являющимися многолетними травянистыми растениями, полукустарниками и кустарниками, деревьями, а также лианами.

Исходя из основного направления научных исследований ДБС, определённого как промышленная ботаника, и региональных особенностей Донбасса, виды, относящиеся к порядку *Asparagales*, выделены нами, на основании многолетних интродукционных исследований, как растения, характеризующиеся простотой содержания, выращивания и размножения, устойчивостью к вредителям. Ряд видов, как представители родов *Liriope* (лириоппе), *Ophiopogon* (офиопогон), имеющие вид компактных невысоких травянистых растений, незаменимы при чрезвычайно ограниченной площади для фитодизайна. Растения лириоппе способны очищать воздух (Ван дер Нееп, 2005) от формальдегида, аммиака (эффективность очистки 6,2 при диапазоне 0–10), а офиопогон снижать общее содержание микробных клеток в воздухе помещений на 30% (Казаринова, Ткаченко, 2003), благодаря выделению летучих фитогормонических соединений (ЛФОС), или фитонцидов. В этом же плане следует назвать и виды рода *Sansevieria* (сансевиера), снижающие общее содержание микробных клеток в воздухе на 70% (стафилококки, стрептококки, сарцина, споры грибов).

Учитывая, что в квартирах и офисах, где имеются работающие компьютеры, принтеры, ксероксы, в помещениях с табачным дымом, накапливается аммиак, растения лириоппе, высаженные в контейнеры, плошки, образуют не только зелёную мини-лужайку живых растений, занимающих минимальную площадь, а и очищают воздух.

При выполнении работ по фитодизайну широко использовали многие виды из вышеназванных родов (зимние сады, композиции в контейнерах разного размера, каменные горки в помещениях, групповые композиции из горшечных растений на подоконниках и др.) в различных типах интерьеров – от промышленных до детских учреждений.

Большинство рассматриваемых видов имеют толстые или тонкие, длинные или короткие корневища, что важно при грунтовых посадках в зимних садах, а также в различных неглубоких ёмкостях. При грунтовых посадках такие растения сравнительно быстро формируют куртины.

Отличительной чертой ряда видов является их универсальность восприятия света. Это особенно относится к роду офиопогон (освещённость от 50 до 2600 лк); значительный диапазон также у видов родов *Dracaena*, *Nolina* (от 700 до 3000 лк), *Ruscus* (от 500 до 2500 лк). К особо теневыносливым растениям

## ИНТРОДУКЦИЯ

следует отнести виды лириопе и *Aspidistra* (аспидистра), произрастающие в природных ареалах по тенистым склонам гор и на затенённых скалах.

Среди представителей данной коллекции имеется монотипный род *Danaë*, дитипный – *Reineckea*; семь эндемичных видов – *Aspidistra elatior* Blume, *Ophiopogon jaburan* Lodd., *Reineckea carnea* Kunth, *Dracaena draco* L., *Calibanus hookeri* Trel., *Dasyllirion longissimum* Lem., *D. matapensis* Wiggins. Виды семейства представляют разные флоры – С. Америки; Южной, Восточной и Юго-Восточной Азии; Австралии; разных регионов Африки, а также островную флору (о-ва: Мадагаскар, Канарские, Азорские, Маврикий, Мадейра, Шри Ланка, Зелёного мыса). Африканские виды – *Asparagus asparagoides* (L.) Wight., *A. setaceus* (Kunth) Jessop., *Sansevieria senegambica* Bak., *S. trifasciata* Prain, а также восточноазиатский вид *Liriope spicata* Lour. имеют в пределах своих ареалов очень широкий спектр мест произрастания – от саванн до влажных лесов, от берегов рек до склонов гор. Разные экологические ниши в разных типах лесов занимают *Asparagus scandens* var. *deflexus* Bak., *Cordyline terminalis* (L.) Kunth, *Ophiopogon jaburan*, *O. japonicus* (Thunb.) Ker-Gawl., *Reineckea carnea*, *Dracaena hookeriana* C. Koch, *Sansevieria cylindrica* Bojer, *Nolina longifolia* Hemsley, *Danaë racemosa* (L.) Moench., *Ruscus aculeatus* L., *R. hyrcanus* G. Woron., *R. ponticus* G. Woron.

Объём всего коллекционного фонда порядка *Asparagales* представлен в таблице. Согласно полученным данным наиболее успешно (от 88 до 100%) интродуцированы растения из семейств *Asparagaceae*, *Convallariaceae*, *Ruscaceae*, а также *Dracaenaceae*. Меньше всего интродуцировано растений из рода *Cordyline*, не интродуцированы виды родов *Calibanus*, *Dasyllirion*, *Nolina*, что связано с недостаточной отработкой технологии размножения некоторых видов. В целом же успешность интродукции, в результате интегральной оценки по оригинальным шкалам (Горницкая, Ткачук, 1999) составила 69%, что является довольно высоким показателем. Большинство представителей порядка размножается естественным вегетативным способом (67,5%); семенами размножается 17,5%, а двумя способами – 16,2%. К сожалению, в настоящее время не удалось получить семена высокодекоративного вида *Asparagus retrofractus* Schousb., который интенсивно растёт, цветёт, но не образует семян. Более половины растений имеют выраженный период покоя (54%), особенно в роде *Asparagus*, *Ophiopogon* и *Dracaena*.

**Объём порядка *Asparagales* в фондах ДБС и основные показатели по интродукции его представителей в защищённый грунт**

| Семейство                     | Род                             | Количество                            |                              |       |                  |                         | Способы размножения |                          |                 |
|-------------------------------|---------------------------------|---------------------------------------|------------------------------|-------|------------------|-------------------------|---------------------|--------------------------|-----------------|
|                               |                                 | видов, разновидностей, природных форм | культивируемых, садовых форм | всего | в т.ч.           |                         | семенами            | естественно-вегетативный | двумя способами |
|                               |                                 |                                       |                              |       | с периодом покоя | успешно интродуцировано |                     |                          |                 |
| <i>Asparagaceae</i> Juss.     | <i>Asparagus</i> L.             | 9                                     | 1                            | 10    | 5                | 9                       | 5                   | 8                        | 5               |
| <i>Asteliaceae</i> Dum.       | <i>Cordyline</i> Comm. ex Juss. | 2                                     | 5                            | 7     | 1                | 1                       | –                   | 1                        | –               |
|                               | <i>Aspidistra</i> Ker-Gawl.     | 2                                     | –                            | 2     | 1                | 2                       | –                   | 2                        | –               |
| <i>Convallariaceae</i> Horan. | <i>Liriope</i> Lour.            | 1                                     | –                            | 1     | 1                | 1                       | 1                   | 1                        | 1               |
|                               | <i>Ophiopogon</i> Ker-Gawl.     | 4                                     | 1                            | 5     | 5                | 5                       | 3                   | 5                        | 3               |
|                               | <i>Reineckea</i> Kunth.         | 1                                     | –                            | 1     | 1                | 1                       | 1                   | 1                        | 1               |
| <i>Dracaenaceae</i> Salisb.   | <i>Dracaena</i> Vand. ex L.     | 10                                    | 15                           | 25    | 23               | 21                      | 2                   | 20                       | 1               |
|                               | <i>Sansevieria</i> Thunb.       | 10                                    | 4                            | 14    | 2                | 7                       | 1                   | 8                        | 1               |
|                               | <i>Calibanus</i> Rose           | 1                                     | –                            | 1     | –                | –                       | –                   | –                        | –               |
| <i>Nolinaceae</i> Nakai       | <i>Dasyllirion</i> Zucc.        | 1                                     | –                            | 1     | 1                | –                       | –                   | –                        | –               |
|                               | <i>Nolina</i> Mchx.             | 3                                     | –                            | 3     | –                | –                       | –                   | –                        | –               |
|                               | <i>Danaë</i> Medic.             | 1                                     | –                            | 1     | –                | 1                       | –                   | 1                        | –               |
| <i>Ruscaceae</i> Hutch.       | <i>Ruscus</i> L.                | 3                                     | –                            | 3     | –                | 3                       | –                   | 3                        | –               |
| Итого:                        |                                 | 48                                    | 26                           | 74    | 40               | 51                      | 13                  | 50                       | 12              |

За пределами оранжерей прошли испытания и широко использованы при создании Зимних садов все роды семейств *Convallariaceae*, *Ruscaceae*, большинство представителей родов *Asparagus* и *Dracaena*, представляющие преимущественно флору Африки и Азии.

### Литература

- Ван дер Неер. Всё о комнатных растениях, очищающих воздух. СПб., М., 2005. 128 с.  
 Горницкая И.П., Ткачук Л.П. Итоги интродукции тропических и субтропических растений в Донецком ботаническом саду НАН Украины: в 2-х т. Донецк, 1999. Т. 1. 304 с.  
 Казаринова Н.В., Ткаченко К.Г. Здоровье дарят комнатные растения. СПб., 2003. 128 с.  
 Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

## РАЗВИТИЕ САЖЕНЦЕВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *JUGLANS* L. В УСЛОВИЯХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

Горохова С.В.

с. Горнотаежное, Приморский край, Горнотаежная станция ДВО РАН

Род *Juglans* L. относится к семейству ореховых (*Juglandaceae* L.), которое включает еще восемь родов. Представители этих родов распространены, главным образом, в Азии и Америке, где род *Juglans* достиг наибольшего разнообразия. Встречаются представители этого рода встречаются в Европе (Озол, 1958).

Род *Juglans* L. по Редеру (Rehder, 1949) включает в себя девять видов. По «Сосудистым растениям Советского Дальнего Востока» в это род входит 15 видов (Харкевич, 1987). По другим источникам количество видов увеличилось уже до 40 (Щепотьев, 1969). Таким образом, единой систематики рода *Juglans* L. нет.

На территории России естественно произрастает только два вида: орех маньчжурский (*Juglans mandshurica* Maxim.) и орех айлантолистный (*J. ailanthifolia* Maxim) (Харкевич, 1987). Оба вида являются представителями дальневосточной флоры с той разницей, что последний встречается только на Сахалине и Курильских островах. Ареал ореха грецкого (*J. regia* L.) в нынешние границы России не входит. По данных некоторых авторов (Добровольский, 1957) орех айлантолистный объединяет два вида: орех Зибольда (*J. sieboldiana* Max.) и орех сердцевидный (*J. cordiformis* Maxim.). Мы склонны придерживаться последней точки зрения.

Представители рода *Juglans* L. – деревья высотой до 30 м, иногда кустарники. Диаметр ствола может достигать 100 см. Корневая система мощная, с глубоким стержневым и хорошо развитыми, неглубоко залегающими боковыми корнями. Стволы прямые, полндревесные. Кора разного цвета и разной трещиноватости (в зависимости от видовой принадлежности). Листья непарноперистые, очередно расположенные. Это однодомные растения с раздельнополыми цветами. Плод – ложная костянка, внутреннюю часть которого называют орехом. Семя ореха не имеет эндосперма (Озол, 1958). Большинство растений этого рода светолюбивы, требовательны к почве, характеризуются высокой силой роста.

Исследования проводились на территории Горнотаежной станции им. В.Л. Комарова ДВО РАН. Станция расположена на юге Приморского края, в 25 км от г. Уссурийска. Юг Приморского края – довольно уникальное место России. Находясь почти на одной широте с Крымом (43° с.ш.) и являясь таким же приморским районом, он имеет совершенно другие климатические условия. Здесь, можно сказать, сосуществуют два климата: выраженный зимний континентальный и летний муссонный. Этот факт обуславливает весьма специфические климатические условия, которые существенно влияют на успешность интродукции. Зимой массы холодного и сухого воздуха перемещаются с континента к морю, а летом наблюдается обратный процесс.

На территории Горнотаежной станции расположено три метеорологических поста, оборудованных соответственно ГОСТу. Посты установлены на разных элементах рельефа (южный и северный склоны, долина), что дает относительно полную картину о климатических условиях района исследования. Приведем некоторые метеорологические данные за последний одиннадцатилетний период (период солнечного цикла). Средняя годовая температура воздуха за эти годы составила 4,8°C. Средняя годовая сумма температур – 1757,6°C. Максимальная температура воздуха – 35,3°C, минимальная – -37,7°C. Количество дней с положительными среднесуточными показателями за этот период колебалось от 222 до 253 в год. Средняя сумма положительных температур составила 3113,4°C, выше +5°C – 2037,1°C (184–219 дней), выше +10°C – 1139,6°C (147–179 дня). Продолжительность безморозного периода 105–120 дней. Средняя годовая температура на поверхности почвы около 6°C. Абсолютный максимум на почве – 58,3°C, минимум – -49,2°C. Все показатели сильно варьируют по годам. Так минимальная годовая сумма температур за последние одиннадцать лет зафиксирована для 2000 г. и составила 1366,9°C, а максимальная – 2039,5°C в 2004 г. Таким образом, разница составляет почти 700°C. Причем сильно отличаться этот показатель может даже в пределах двух лет (разница между 1999 и 2000 гг. составляет 459,5°C). Аналогичная картина и со среднегодовыми температурами воздуха. Максимальный показатель за тот же период зафиксирован в 2004 г. – 5,6°C, минимальный – 3,7°C в 2000 г. Следует отметить, что колебания среднегодового температурного показателя в таких пределах являются весьма экстремальным фактом. Средняя температура самого холодного месяца за последние одиннадцать лет составила -15,1°C. Самый низкий среднемесячный показатель (-18,9°C) зафиксирован для января 2000 г. Таким образом, по пятибалльной шкале суровости зимы Горнотаежная станция, как и весь Приморский край, относится к холодному типу зимовки. На территории Горнотаежной станции выпадает в среднем 632, 6 мм осадков. Этот показатель также сильно варьирует по годам. За последние одиннадцать лет наименьшее количество осадков выпало в 2003 г. – 424,7 мм, наибольшее – 923,3 мм в 2000 г. Характерной особенностью Приморского климата является концентрация осадков в теплое время года. Наиболее влажными, как правило, являются июнь-август – средняя влажность воздуха 75%. В эти месяцы выпадает основная масса осадков, обусловленная тропическими циклонами (тайфунами). Самый сухой период – март-апрель (средняя влажность воздуха 54%). Средне годовая влажность воздуха за последние одиннадцать лет составила 67%. Показатель увлажнения (гидротермический коэффициент) по Таранкову (1974) колеблется в пределах

## ИНТРОДУКЦИЯ

1,3–1,8, но в отдельные месяцы может быть меньше 1,0. Особенно высокие показатели увлажнения отмечаются в июле-сентябре (осадки превышают испарение в 2–5 раз).

В состав Горнотажной станции входит дендрологический парк общей площадью около 50 га. По итогам последней инвентаризации (2006 г.) коллекция дендрария представлена 840 видами преимущественно североамериканской, европейской и восточно-азиатской флоры. В дендрарии имеется большой участок с посадками представителей рода *Juglans* L. общей площадью более 1 га, заложенный в 70-х годах. При закладке на него было высажено 510 саженцев разных видов ореха. Сохранилось всего 163 дерева следующих видов: орех маньчжурский, грецкий, сердцевидный, Зибольда, большой (*J. major* (Тогг.) Heller), и их гибриды. Больше половины деревьев на участке – это орех маньчжурский и его гибридные формы. Более трех десятков орехов сердцевидного и Зибольда. Состояние растений различное. Лучшие всех растут и развиваются представители местной флоры – орех маньчжурский и его гибриды. Удовлетворительное состояние у орехов Зибольда и сердцевидного родина, которых Япония и Сахалин. Хорошо приспособился к местным условиям орех серый, естественный ареал которого находится в Северной Америке. В своем развитии он не отстает от местного вида, и судя по описаниям (Добровольский, 1957) от своих сородичей, произрастающих на родине. В фауном состоянии находится орех грецкий, представленный в настоящее время всего одним деревом. В дендрарии произрастает также всего один экземпляр ореха большого, который хорошо развивается, обильно плодоносит. В 1992 году на один из участков дендрария было высажено несколько саженцев ореха скального (*J. rupestris* Engelm.). Сохранилось одно растение, которое неплохо развивается и практически не повреждается морозом. В 2005 г. оно начало плодоносить.

В дендрарии в разные года высаживались единичные деревья и других видов ореха (*J. nigra* L., *J. hindsii* (Jeps.)), различные сорта ореха грецкого, а также представителей рода *Carya* (*C. ovata* Britt., *C. olivaeifolia* Britt.). Все растения вымерзли.

### Развитие саженцев орехов разных видов на питомнике

| Вид ореха                                 | Высота саженца, см 2004 г. 2005 г. 2006 г.                                                                                        | Диаметр саженца, см 2004 г. 2005 г. 2006 г.                                                           |
|-------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Грядка № 1</b>                         |                                                                                                                                   |                                                                                                       |
| <i>Juglans cinerea</i>                    | 120,0 210,0 272,0<br>19,0 69,0–<br>126,0 220,0 288,0<br>71,0 105,0–<br>57,0 135,0 160,0                                           | 2,0 2,6 3,0<br>0,7 1,2–<br>1,9 2,5 2,7<br>1,5 1,9–<br>1,7 1,9 2,1                                     |
| <i>J. cordiformis</i>                     | 47,0 151,0 289,0<br>–35,0–                                                                                                        | 3,0 4,2 5,5<br>–0,5–                                                                                  |
| <i>J. sieboldiana</i>                     | 23,0 63,0 135,0<br>46,0 141,0 257,0<br>26,0 123,0 188,0<br>37,0 154,0 244,0                                                       | 1,3 1,7 2,0<br>2,9 3,6 4,3<br>2,0 2,6 3,0<br>2,1 2,7 3,0                                              |
| <i>J. cinerea+ manshurica</i>             | 77,0 157,0 239,0<br>56,0 151,0 255,0<br>36,0 105,0 205,0<br>70,0 117,0 213,0<br>67,0 169,0 280,0<br>62,0 182,0 254,0              | 2,1 2,7 3,0<br>2,4 3,1 3,7<br>1,2 1,6 1,8<br>1,6 2,1 2,7<br>2,0 2,6 3,0<br>2,8 3,7 4,4                |
| Гибриды<br>( <i>regia + manshurica</i> )  | 25,0 63,0–<br>41,0 123,0 163,0<br>25,0 76,0–<br>72,0 188,0 236,0<br>77,0 87,0–<br>56,0 150,0 177,0<br>36,0 77,0 165,0             | 1,7 2,2–<br>2,0 2,7 3,0<br>1,5 1,2–<br>1,1 2,2 4,0<br>2,1 2,4 –<br>2,4 1,7 3,0<br>1,2 1,4 1,2         |
| <b>Грядка № 2</b>                         |                                                                                                                                   |                                                                                                       |
| Гибриды<br>( <i>cinerea+ manshurica</i> ) | 22,0 75,0 173,0<br>28,0 87,0 158,0<br>23,0 81,0 138,0<br>22,0 65,5 188,0<br>25,0 67,0 180,0<br>24,0 70,5 169,0<br>21,0 72,5 133,0 | 1,4 2,1 3,8<br>2,0 2,4 2,7<br>1,4 2,3 2,6<br>1,5 2,2 3,0<br>1,1 1,8 2,3<br>1,2 1,7 2,1<br>1,3 1,6 2,0 |
| Гибриды<br>( <i>regia + manshurica</i> )  | 21,0 60,0 180,0<br>25,0 77,0 92,0<br>20,0 62,0 158,0<br>18,0 56,0 150,0<br>20,0 69,0 175,0                                        | 1,2 1,7 2,6<br>1,3 1,5 1,7<br>1,4 1,9 2,6<br>1,5 2,2 3,9<br>1,9 2,5 4,2                               |
| <b>Грядка № 3</b>                         |                                                                                                                                   |                                                                                                       |
| <i>J. nigra</i>                           | –28,0 89,5<br>–37,0 93,0                                                                                                          | –1,8 2,5<br>–2,0 2,7                                                                                  |

Одной из основных задач, как ботанических садов, так и дендропарков является расширение коллекций – мы продолжаем интродукционные работы в этом направлении. Заказываются семенной материал из ботанических садов, дендропарков России и зарубежных стран. Основными проблемами при обмене семян являются:

- малое высылаемое количество (учитывая размеры плодов орехов, их количество в посылке обычно не превышает 4-х шт.);
- несоответствие видов, или присылаются уже гибридные (переопыленные) формы;
- плохая всхожесть.

Таким образом, получить хорошие всходы, а затем растения из присланного материала очень сложно. При этом практически не остается вариантов для естественного отбора и селекции. Поэтому, многие саженцы неплохо себя чувствующие в условиях питомника, при пересадке в дендрарий погибают. Больше шансов провести успешно интродукцию – выращивать растения из семян, собранных лично. Но, естественно, что такой возможности у нас нет. В результате, посеяв семена нескольких видов, присланных из ботсадов Москвы, Липецка, Кишинева, Тбилиси, Берлина и пр., мы получили саженцы лишь из плодов, привезенных с командировок. (Санкт-Петербург и Сочи). В таблице приведены данные трехлетних наблюдений за ростом и развитием саженцев орехов следующих видов: *J. cinerea* L. (г. Санкт-Петербург), *J. nigra* (г. Сочи), *J. cordiformis* и *J. sieboldiana* (дендрарий ГТС), а также гибриды: *J. cinerea* + *J. mandshurica* (г. Санкт-Петербург) и *J. mandshurica* + *J. regia* (дендрарий ГТС). Последний гибрид мы намеренно культивируем, в надежде получить морозоустойчивую форму с высокими вкусовыми качествами плодов.

Из таблицы видно, что рост и развитие саженцев разных видов и форм происходит по-разному. Так наиболее быстрорастущим видом в наших условиях оказался орех серый и его гибриды с орехом маньчжурским. Причем у гибридной формы все показатели ровные, без разброса, как у других видов. Уже гибрид ореха маньчжурского с грецким имеет менее стабильные показатели и выпад растений. Высокий прирост в первые годы жизни дали саженцы орехов сердцевидного и Зибольда. Но у ореха Зибольда отмечена лучшая всхожесть и не отмечался выпад. Средние темпы роста показал орех черный. Всходы ореха черного появились на год позже остальных орехов, поэтому данные для него приводятся за двухлетний период. Следует отметить, что как на всхожесть, так и на развитие саженцев большое влияние оказывают условия роста. Так грядка № 1 находится на участке с повышенной влажностью и трофностью почвы, по сравнению с грядкой № 2. Это оказало существенное влияние на всхожесть и процессы роста. Растения, растущие на грядке № 2 (с менее благоприятными условиями) хуже всходили и медленнее росли, особенно в первые два года. Если же сравнивать процессы роста и развития саженцев с местным видом – орехом маньчжурским (в первый год жизни растение достигает больше 1 м в высоту и 2 см в диаметре) – то лишь орех серый имеет аналогичные показатели.

#### Литература

- Добровольский В.И. Черный орех. Серый орех. Орех Зибольда. Сердцевидный орех. Маньчжурский орех // Культура орехоплодных. М., 1957. 416 с.
- Озол А.М., Харьков Е.И. Грецкий орех его интродукция и акклиматизация. Рига, 1958. 304 с.
- Таранков В.И. Микроклимат лесов Южного Приморья. Новосибирск, 1974. 224 с.
- Харкевич С.С. Ореховые – *Juglandaceae* / Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л., 1987. Том 2. С. 69–72.
- Щепотьев Ф.Л., А.А. Рихтер, И.Г. Команич и др. Орехоплодные древесные породы. М., 1969. 368 с.
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs. New York, 1949. 996 p.

## ИНТРОДУКЦИОННАЯ ОЦЕНКА РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА *APIACEAE* LINDL.

Грудзинская Л.М., Тажкулова Н.

Алматы, Республика Казахстан, Институт ботаники и фитоинтродукции МОН РК

Семейство *Apiaceae* Lindl. считается одним из наиболее крупных и наиболее важных в хозяйственном отношении. Благодаря высокому содержанию разнообразных эфирных масел и ценных алкалоидов, растения этого семейства особенно широко используются в медицине. Оно включает около 300 родов и более 3000 видов, встречающихся преимущественно, в умеренно теплых и субтропических областях северного полушария (Жизнь растений, 1981). На коллекционном участке лекарственных растений ботанического сада, расположенного в предгорной зоне Заилийского Алатау (г. Алматы) отдельные виды этого семейства испытываются более 50 лет (Цицина, 1981). К настоящему времени накоплены экспериментальные данные по культуре 48 видов *Apiaceae*. Фенологические исследования проводились по «Методике фенологических наблюдений в ботанических садах» (1975), определение качества семян по М.К. Фирсовой (1959) и Б.А. Карпову (1974), продуктивность сырья и семян, отработка агротехнических приемов по «Возделывание лекарственных растений» (1954) и «Методические указания по семеноведению интродуцентов» (1980). В соответствии с жизненным состоянием растений, рассчитан индекс успешности интродукции вида (ИУИ), изменяющийся от 1 до 6.

Большинство испытанных растений семейства в наших условиях проявляют себя как четкие монокарпики с 1–3-летним жизненным циклом. Исключение составляют *Chaerophyllum aromaticum* L., *Cnidium*



*silaefolium* (Jacq.) Simonk., *Ferula soongarica* Pall. ex Spreng., *Levisticum officinale* Koch, *Mediasia macrophylla* (Regel et Schmalh.) V. Pimen., *Peucedanum morisonii* Bess., плодоносящие 5–10 лет. Самовозобновление отмечено у 14 видов данного семейства (*Ammi majus* L., *Visnaga daucooides* Gaertn., *Bupleurum rotundifolium* L., *Chaerophyllum aromaticum* L., *C. temulum* L., *Coriandrum sativum* L., *Eryngium planum* L., *Foeniculum vulgare* Mill., *Pastinaca sativa* L., *Pimpinella major* (L.) Huds., *P. saxifraga* L., *P. rhodantha* Boiss., *Seseli sessiliflorum* Schrenk, *Trachyspermum ammi* (L.) Sprague). Сорничают в наших условиях 5 видов (*Chaerophyllum bulbosum* L., *Eryngium planum* L., *Pastinaca sativa* L., *Pimpinella major* (L.) Huds., *P. saxifraga* L.).

Большинство испытанных видов проявляют довольно высокий индекс успешности интродукции в наших условиях. Высший ИУИ = 6, характерен для 7 видов, натурализовавшихся в данных условиях. Это 5 сорничающих видов и 2 вида, поддерживающихся в составе коллекции самовозобновлением, но не выходящих за пределы своих делянок (*Foeniculum vulgare*, *Chaerophyllum aromaticum*). Регулярно цветут и плодоносят, давая высококачественный семенной материал (ИУИ = 5) 19 видов, однако их интродукционные популяции поддерживаются периодическим пересевом семян по мере старения вида. Нерегулярное (или единичное) по годам наблюдений плодоношение, с ИУИ = 4, характерно для 17 видов данного семейства, однако, возможно, для ряда видов это объясняется недостаточной по времени изученностью. При создании соответствующей температуры и влажности удалось получить полноценный семенной материал у *Bupleurum falcatum* L., *Ferula iliensis* Krasn. ex Kogov. и *Trachyspermum ammi* – ИУИ = 3. Несмотря на многочисленные попытки и использование семян различного происхождения (как из естественных условий, так и полученных по делектусам) в наших условиях не удалось добиться цветения и плодоношения среднеазиатского вида – *Bunium persicum* (Boiss.) B. Fedtsch., который выпадает на 2–3 год в фазе ювенильного развития. Свыше 10 лет произрастает на участке *Ferula tenuisecta* Kogov., полученная от семян из природных популяций, однако цветения и семеношения вида до сих пор не наблюдалось.

Достаточно четкой зависимости между происхождением вида и успешностью его интродукции в предгорной зоне Заилийского Алатау установить не удалось.

Проанализированы многолетние фенологические данные большинства интродуцированных видов семейства. Для многолетних видов характерно весеннее отрастание в конце марта – начале апреля, разброс дат по видам (межвидовая изменчивость) невелик и укладывается, примерно, в одну декаду. Цветение большинства видов начинается не раньше середины – конца июня, для некоторых – в середине июля, внутривидовая изменчивость невелика. Разброс дат по видам (межвидовая изменчивость) составляет около месяца. Созревание семян в центральных зонтиках у большинства видов происходит в августе и растягивается, как минимум, на 1,5 месяца. Конец вегетации, в основном, приходится на сентябрь. Минимальная продолжительность вегетационного периода у большинства видов Сельдерейных определяется созреванием семян в центральных (наиболее продуктивных) и боковых зонтиках 1-го порядка, после которого растения отмирают, однако у ряда видов вегетативная сфера продолжает функционировать до первых заморозков (*Mediasia macrophylla*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Cnidium silaefolium*, *Eryngium planum*, *Levisticum officinale*, *Pimpinella major*, *P. saxifraga*). Замечено, что максимальная длина вегетационного периода характерна, преимущественно, для молодых интродукционных популяций видов. Полученные данные свидетельствуют о том, что хотя общая продолжительность периода вегетации по видам существенно различается, соответствуя типу развития конкретного вида, цветение и плодоношение у всех интродуцированных видов семейства проходит в близкие сроки.

Множественные по годам фенологические данные (за 10–20 лет) дали возможность определить границы изменчивости фенологических признаков у видов семейства. Разброс показателей исследуемых признаков достаточно велик, однако прослеживается определенная закономерность в увеличении вариативности фенологических показателей многолетних видов семейства от начала – к концу вегетации. В то же время, фенологические признаки однолетних пересеваемых видов сильнее варьируют при начале вегетации и снижаются до среднего уровня в конце. Ритмы цветения и плодоношения практически всех изученных видов данного семейства более стабильны.

Показатель «масса семян» весьма интересен как одна из составляющих общей интродукционной характеристики вида. При множественных данных по годам наблюдений, этот показатель может характеризовать адаптационные возможности вида: стабильность показателя свидетельствует о высокой устойчивости вида в данных условиях интродукции, а высокая изменчивость по годам говорит о зависимости вида от колебаний погодных условий. Анализ изменчивости «массы семян» показал, что все Сельдерейные очень чувствительны к колебаниям климатических факторов и этот показатель существенно варьирует по годам. Хотя характер формирования урожая семян обуславливают множественные факторы, но у Сельдерейных именно он имеет наибольшее значение. Масса семян *Ammi majus*, *Eryngium planum*, *Foeniculum vulgare*, *Myrrhis odorata* и *Pastinaca sativa* варьирует на повышенном уровне, *Ammi majus*, *Cnidium silaefolium*, *Coriandrum sativum*, *Levisticum officinale*, *Pimpinella anisum* и *Pimpinella saxifraga* на высоком, а *Peucedanum morisonii* на очень высоком уровне изменчивости. Точность опыта (*p*) у большинства контрольных видов, кроме *Peucedanum morisonii*, близка к 5% уровню. Замечено, что вариативность этого показателя высока не только по годам, но и внутри одного растения.

Очень важным показателем успешности интродукции вида является лабораторная всхожесть семян. Ранее установлено, что адаптированные в наших условиях растения характеризуются достаточно стабильной

и высокой лабораторной всхожестью семян. В то же время, многие растения, дающие высокую всхожесть семян, не обладают стабильностью этого показателя по годам, максимальная всхожесть превышает минимальную иногда в 5–7 раз, обычно в 2–3 раза. Данный факт свидетельствует о том, что генетически эти растения имеют высокую всхожесть, однако адаптационные возможности вида слабее и они больше подвержены колебаниям погодных условий года репродукции.

Лабораторная всхожесть семян Сельдерейных собственной репродукции в целом по семейству весьма неоднозначна. Стабильно высокой всхожестью, соответствующей уровню «товарной», отличаются семена *Trachyspermum ammi*,  $M=87,17\pm 6,239$ , при средней энергии прорастания 50%. Достаточно высокая и относительно стабильная по годам всхожесть семян характерна для *Pimpinella saxifraga*, *Foeniculum vulgare*, *Eryngium planum*. Относительно высокая, но не стабильная по годам всхожесть семян характерна для *Ammi majus*, *Ammi visnaga*, *Cnidium silaefolium*, *Levisticum officinale*, *Pastinaca sativa*, *Pimpinella anisum*. Несколько повышается всхожесть семян после стратификации у *Ferula soongarica*, *Carum carvi* и *Athamantha macrophylla*. Практически не прорастают в лабораторных условиях, но имеют неплохую полевую всхожесть семена *Coriandrum sativum*. Характерно, что многие Сельдерейные с низкой или отсутствующей лабораторной всхожестью, дают неплохой самосев, в частности: *Coriandrum sativum*, *Bupleurum rotundifolium*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Chaerophyllum bulbosum*, *Chaerophyllum temulum*.

Жизнеспособность семян оценивалась по энергии прорастания. Относительно высокая энергия прорастания характерна только для *Trachyspermum ammi*. В целом, семена Сельдерейных прорастают очень медленно и не дружно, период прорастания семян в лабораторных условиях составляет, в среднем, 10–20 дней, у ряда видов растягиваясь свыше 30 дней.

Многолетние наблюдения за растениями изучаемого семейства выявили, что показатель «лабораторная всхожесть семян» отличается высокой степенью изменчивости по годам. Только 2 вида (*Cnidium silaefolium* и *Eryngium planum*) варьируют на повышенном уровне, а большинство остальных зашкаливают все допустимые пределы. Соответственно, точность опыта падает, ошибка данных по этим выборкам составляет 10–29%. При этом, расчеты показали, что величина выборки существенно не влияет на точность опыта.

Для ряда видов Сельдерейных установлены сроки хранения семян. В течение 6–8 лет сохраняют биологическую всхожесть (до 10–20% и выше) семена *Ammi majus*, *A. visnaga*, *Carum carvi*, *Foeniculum vulgare*, *Pastinaca sativa*; в течение 2–4 лет достаточно хорошая биологическая всхожесть семян сохраняется у *Eryngium planum*, *Foeniculum vulgare*, *Levisticum officinale*, *Pimpinella anisum* и *P. majus*. Показатель «срок хранения семян» имеет достаточно четкую видоспецифичность и обусловлен, преимущественно, биологическими особенностями семян (величиной эндосперма, строением семенной оболочки и т.п.). В то же время замечено, что агротехника выращивания и микроклиматические особенности года репродукции существенно меняют качество семян и, соответственно, сроки их хранения.

Анализ закономерностей формирования продуктивности сырья и семян у *Apiaceae* в наших условиях проведен впервые (продуктивность определялась в пересчете на одно растение). У большинства *Apiaceae* основным сырьем служат корни, поэтому показатели продуктивности сырья нередко носят точечный характер. Как и следовало ожидать, характер формирования продуктивности преимущественно определяют климатические особенности года интродукции и агротехнические условия. По характеру плодоношения большинство испытанных растений семейства в наших условиях – монокарпики, либо однолетники. Более продолжительный жизненный цикл имеют *Mediasia macrophylla*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Cnidium silaefolium*, *Ferula soongarica*, *Levisticum officinale*, *Peucedanum morisonii*, которые начинают плодоносить со 2–3 года жизни, причем наибольшая продуктивность семян характерна для растений в первые 2–3 года генеративной фазы развития, затем интенсивность плодоношения снижается и в сенильной фазе растения практически не дают полноценных семян. Для *Ferula soongarica* и *Peucedanum morisonii*, культивирующихся в коллекции свыше 25 лет, свойственна еще и определенная цикличность плодоношения. Для однолетних культур, кроме того, большое значение имеет площадь питания, загущенные посевы *Ammi majus* и *Coriandrum sativum* снижают продуктивность семян в 2–13 раз, *Foeniculum vulgare* и *Pimpinella anisum* – в 2–5 раз, однако, для двух последних видов, загущенные строчные посевы оказываются более рентабельны экономически. Культура *Carum carvi* в наших условиях очень неустойчивая, растения плодоносят на 3–4 год, урожайность весьма далека от товарно значимой, независимо от сроков посева и условий выращивания. Культура *Trachyspermum ammi* рентабельна только в условиях усиленной агротехники, при осенних сроках посева: в парнике продуктивность одного растения достигает 6,9 г семян, тогда как средняя продуктивность растений в условиях мелкоделяночного культивирования составляет 0,847 г. Замечено, что растения *Carum carvi*, *Coriandrum sativum*, *Pimpinella anisum*, *Trachyspermum ammi* снижают качество семян и общую продуктивность по годам, при пересеве семенами собственной репродукции.

Большинство испытанных в культуре видов семейства успешно растут и регулярно плодоносят в нашей зоне. Для 27% видов характерно нерегулярное (или единичное) по годам наблюдений плодоношение. В пределах данного семейства четкой зависимости между происхождением вида и успешностью его интродукции в предгорной зоне Заилийского Алатау установить не удалось.

Все Сельдерейные в наших условиях очень чувствительны к колебаниям климатических факторов. Фенологические показатели многолетних видов при начале вегетации варьируют на низком уровне (2,5–6%), к концу вегетации повышаются до среднего (8–16%). Фенологические показатели однолетних (пересеваемых) видов сильно варьируют при начале вегетации (20–33%) и снижаются до среднего уровня в конце (8–19%). Лабораторная всхожесть семян Сельдерейных собственной репродукции в целом по семейству весьма неоднородна и варьирует у изученных видов от 0 до 87%. Изменчивость этого показателя по годам чрезвычайно высока. Сроки хранения семян Сельдерейных варьируют у разных видов от 2 до 8 лет.

Характер формирования продуктивности сырья в наших условиях также определяют климатические особенности года интродукции и агротехнические условия. Практически для всех видов характерна высокая изменчивость показателей продуктивности сырья и семян, всецело зависящая от колебаний погодных условий. Для однолетних культур, кроме того, большое значение имеет площадь питания.

Выявлено, что ряд однолетних растений (*Carum carvi*, *Coriandrum sativum*, *Pimpinella anisum*, *Trachyspermum ammi*) снижают качество семян и общую продуктивность по годам при пересеве семенами собственной репродукции. Это свидетельствует о том, что условия предгорной зоны Заилийского Алатау далеки от экологического оптимума этих видов.

#### Литература

- Возделывание лекарственных растений. М., 1954. 420 с.  
Жизнь растений (под ред. акад. А.Л. Тахтаджяна). Цветковые растения. Т. 5. Ч. 2. М., 1981. С. 302–309.  
Карпов Б.А. Уборка, обработка и хранение семян. М., 1974. 208 с.  
Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М., 1975.  
Методические указания по семеноведению интродуцентов. М., 1980. 64 с.  
Фирсова М.К. Методы определения качества семян. М., 1959. 224с.  
Цицина С.И. Лекарственные растения. Алма-Ата, 1981. 145 с.

## ИНТРОДУКЦИЯ УЗКОЛОКАЛЬНОГО ЭНДЕМА Р. БУРЕЯ – *TARAXACUM LINEARE*

Дарман Г.Ф.

Благовещенск, Амурский филиал БСИ ДВО РАН

Строительство Бурейской ГЭС и образование Бурейского водохранилища нанесли невосполнимый ущерб состоянию узколокального эндема Буреи – *Taraxacum lineare* Worosch. et Schaga и субэндема – *Saxifraga korshinskii* Kom. Первый вид вне долины Буреи (в среднем течении Буреи) нигде больше не обнаружен на Земном шаре, а второй найден в крайне ограниченном количестве только в бассейне Тумнина (Красная ..., 1988; Красная ..., 1999). В настоящее время все известные по материалам полевых исследований и литературным данным местообитания этих растений в пределах Амурской области приурочены строго к долине Буреи на участке Новобурейский – Талакан (Старченко и др., 2007а, 2007, 1995, 2005).

Одуванчик линейнолистный (*Taraxacum lineare*) – своеобразное растение с узкими линейными или обратноланцетно-линейными, цельнокрайними, реже зубчатыми листьями, произрастающее на береговых скалах, галечниках и расщелинах валунов. Впервые растение было найдено в 1964 г. в Хабаровском крае на р. Бурее (левый приток Амура) в районе Чеугды, устья р. Талая и устья р. Нижний Мельгин (Ворошилов, Шага, 1968). В зависимости от места произрастания особи вида габитуально сильно различаются. На береговых скалах растения образует вытянутую розетку, листья которой свисают вниз и в одну сторону, а на плоской поверхности одуванчик образует компактную розетку с приподнимающимися листьями. Надо отметить, что у скальных растений край листа, в основном, цельный, тогда как в других местообитаниях край листа у одуванчика сильно варьирует по степени надрезанности.

В результате заполнения Бурейского водохранилища были уничтожены locus classicus вида и места, где собраны паратипы *Taraxacum lineare*, а также затоплено подавляющее большинство известных и неизвестных популяций этих видов в долине Буреи в Хабаровском крае и в Амурской области. В настоящее время по материалам полевых работ 2004–2007 гг. сохранившиеся популяции *Taraxacum lineare* найдены только на участке Талакан – Новобурейский (рис.).

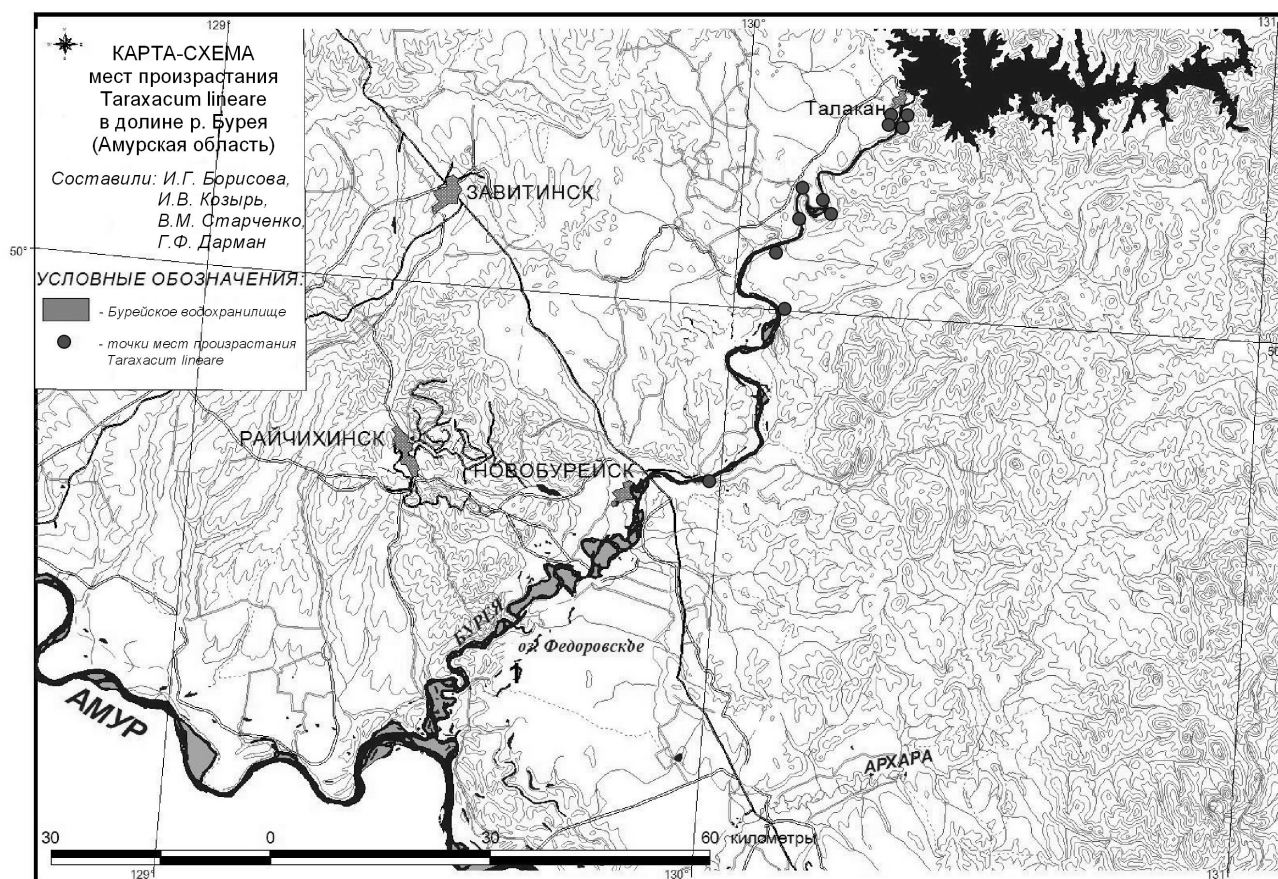
Современная численность популяций *Taraxacum lineare* обусловлена экстремальными условиями существования в 2004–2005 гг., вызванными заполнением водохранилища. Наибольшая численность растений отмечена для популяций в районе Талакана, ниже количество особей резко уменьшается.

К сожалению, эндемичные растения зоны влияния Бурейской ГЭС, наиболее нуждающиеся в охране, обладают узко-специфическими требованиями к среде обитания. Эндемики крайне трудно интродуцировать именно по причине их происхождения и эколого-ценотической приуроченности. Для сохранения узколокального эндема *Taraxacum lineare* в природе крайне важен постоянный мониторинг популяций ниже Талакана,

возможно, реинтродукция вида на подходящих местообитаниях в верхнем бьефе после стабилизации уровня водохранилища. В настоящее время автором предприняты попытки интродукции *Saxifraga korshinskii* и ведутся работы по акклиматизации *Taraxacum lineare* и получению семенного материала.

В 2004 г. на экспериментальный участок ботанического сада было высажено 3 взрослых растения, привезенных из окрестностей пос. Талакан. Последующие наблюдения показали, что взрослые растения долго болеют (корневая система у *Taraxacum* мощная стержневая и растение невозможно изъять из естественного места произрастания без повреждения) и требуют постоянного ухода. Эти особенности растения создают трудности для успешного эксперимента по акклиматизации взрослого растения на новом месте и в новых условиях. В 2004 г. приживаемость составила 75%. В зиму 2004–2005 гг. ушло 2 взрослых растения, которые нормально росли, цвели, плодоносили и перезимовали. Летом 2006 г. был привезен и высажен 1 взрослый экземпляр. В зиму 2006–2007 гг. взрослые растения (3 экз.) ушли в хорошем состоянии, но весной 2007 г. ни одна розетка в рост не пошла, т.е. растения погибли.

Работа по семенной акклиматизации *Taraxacum lineare* под руководством автора была начата в небольшом объеме в 2006 г. В мае, выращенные из семян сеянцы (7 экз.), были высажены на экспериментальном участке Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН. Все сеянцы принялись и хорошо росли на протяжении всего вегетационного периода. В фазу цветения в первый год растения не вступили и ушли в зиму в фазе вегетации. Зиму пережили только 3 растения (42,8%), которые и перенесли в середине мая на второй экспериментальный участок. 26 мая 2007 г. появился первый цветок, а массовое цветение наблюдалось 2 июня (в природе массовое цветение приходится на конец июня). Также в 2007 г. с двукратным повтором: 23 января и 16 февраля были заложены в чашки Петри семена *Taraxacum lineare* (39 и 40 семян соответственно) на проращивание. В первом случае всхожесть составила 94,8%, во втором – 87,5%.



Карта-схема мест произрастания *Taraxacum lineare*

Первая партия проростков (38 экз.) была высажена в песочно-земляную смесь 10 февраля. Ее приживаемость составила 100%, но растения оказались очень капризными: требовательными к высокой влажности почвы и содержанию при ярком рассеянном свете или полутени. На момент высадки в грунт (10 мая) в живых

остались только 10 сеянцев или 27% от проросших семян. К середине апреля листья сеянцев первого посева достигли длины взрослых, а к концу апреля появились хорошо сформированные розетки.

Приживаемость второй партии проростков (35 экз.) составила 91,4% (высажены в грунт 28 февраля). Были учтены ошибки по уходу за первой партией *Taraxacum*, но к 10 мая в наличии осталось 26 сеянцев (81,2%).

10 мая все сеянцы (1-я и 2-я партии) были высажены на экспериментальный участок № 2 в земельную смесь с добавлением значительного количества песка и мелкой гальки. Растения хорошо перенесли пересадку, и приживаемость составила 100%. Первый цветок появился 28 июня. Цветение продолжалось около 2 недель, но цвели только хорошо сформировавшиеся розетки из первого посева.

При инвентаризации опытного участка (19 июля) было обнаружено лишнее растение *Taraxacum lineare*. Видимо произошел самосев при цветении взрослых растений 2006 г., зацветших в конце мая 2007 г., и одной семянке удалось прорасти и сформировать жизнеспособную розетку.

Уход за *Taraxacum* сводился к прополке от сорняков, полив не проводился. Лето было сухое и жаркое, но к 19 июля погибло только одно растение, остальные были в хорошем состоянии. Из-за недостатка влаги к 9 августа растения немного повяли (потеряли тургор) и нижние листья пожелтели, но после прошедших дождей все растения набрали тургор и к 3 сентября были в удовлетворительном состоянии. К концу сентября без видимых причин выпали еще 2 розетки *Taraxacum lineare*. На 15 октября на экспериментальном участке № 2 осталось 37 растений (3 экз. 2006 г. и 34 экз. 2007 г.), которые ушли на зимовку.

К сожалению, из-за полевых работ автора, проводившихся на удаленной территории, удалось собрать семена только один раз – 14 июня. В 2008 г. будет продолжена работа по интродукции с семенами, собранными в 2005–2007 гг. Достаточно удачное начало интродукции *Taraxacum lineare* и получение семенного материала в 2007 г. позволяет успешно продолжить эксперимент в ближайшие годы, что дает надежду на сохранение этого уникального растения.

#### Литература

- Ворошилов В.Н., Шага В.С. Новости систематики высших растений. Изд-во «Наука», Ленинградское отделение. Л., 1968. С. 230–232.
- Красная книга РСФСР (растения). М., 1968. 590 с.
- Красная книга Хабаровского края. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 1999. С. 15–245.
- Старченко В.М., Борисова И. Г., Дарман Г.Ф. Растительность и редкие виды в зоне влияния Бурейского гидроузла (Амурская область) // Растения в муссонном климате. Материалы IV научной конференции. (Владивосток, 10–13 октября 2006 г.). Владивосток, 2007а. С. 443–449.
- Старченко В.М., Борисова И.Г., Дарман Г.Ф. Краснокнижные виды и особо охраняемые природные территории зоны влияния Бурейской ГЭС // VIII Дальневосточная конференция по заповедному делу. Материалы конференции. (Благовещенск, 1–4 октября 2007 г.). В 2-х т. Благовещенск, 2007б. Т. 2. С. 50–57.
- Старченко В.М., Дарман Г.Ф., Шаповал И.И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.
- Старченко В.М., Дарман Г.Ф., Борисова И.Г. Состояние краснокнижных видов растений в зоне влияния Бурейского гидроузла // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Материалы всерос. науч.- практ. конф. (Хабаровск, 28 февр.–3 марта 2005 г.). Хабаровск, 2005. С. 156–158.

## ВОПРОСЫ ТЕОРИИ И МЕТОДЫ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ, РАЗРАБОТАННЫЕ В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН

Демидов А.С., Потапова С.А.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Главный ботанический сад внес определенный вклад в интродукцию растений, а именно в методологию формирования интродукционных популяций, создание ботанико-географических экспозиций, а также в отдаленную гибридизацию растений.

Основополагающим положением формирования интродукционных популяций был тезис о том, что вид должен быть представлен в культуре не в качестве нескольких случайных экземпляров, которые в любой момент могут погибнуть, а в качестве устойчивой в местных условиях интродукционной популяции, по возможности более полно отражающей изменчивость вида. Для этого необходимо изучение внутривидовой изменчивости, как индивидуальной внутрипопуляционной, так и экологической и географической.

Ряд наблюдений и исследований, касающихся изучения внутривидовой изменчивости был сделан в отделе флоры под руководством А.К. Скворцова.

Возможный диапазон географической изменчивости аборигенных видов изучался на кровохлебе (*Sanguiforba officinale*) и золотой розге (*Solidago virgaurea*). Методика заключалась в выращивании в единооб-

разных условиях серии популяций, отстоящих друг от друга на 2° по широте – от Хибинских гор и Полярного Урала до Волгограда. Полная постепенность перехода между широтными звеньями свидетельствовала о клональном и адаптивном характере обнаруженной изменчивости (Скворцов, Зайцева, 1989).

Были также проведены исследования возможного наличия в рамках одной локальной популяции нескольких адаптивных экотипов. Так, различия двух экотипов в популяциях ракитника русского (*Cytisus ruthenicus*) поддерживается неодинаковой способностью растений противостоять засыпанию подвижными песками: один тип при засыпании погибает, другой – сохраняется благодаря способности быстро вытягивать междоузлия (Дронова, Скворцов, 1984).

Различия между популяциями разных географических широт выявлены на ряде других объектов, что дает основания говорить о возможности микроэволюции вида.

Начатые в 50 годы работы А.К. Скворцовым по созданию интродукционных популяций нашли свое развитие в работах его учеников Ю.К. Виноградовой, А.Г. Куклиной, Л.А. Крамаренко, М.В. Костиной в результате которых сформированы устойчивые интродукционные популяции абрикоса, черешни, черемухи, жимолости, смородины, аронии (Скворцов, Виноградова, Куклина, Крамаренко, Костина, 2005).

При отборе образцов интродуктор должен четко поставить перед собою цель. Если он хочет иметь растения, наиболее устойчивые в данном климате, то он должен ориентироваться на почвенно-климатические аналоги; если его интересует продуктивность биомассы – то надо обратить внимание на районы, расположенные южнее места интродукции, т.к. практика интродукции свидетельствует о том, что агротехнический уход имеет значение для растений южного происхождения. Для отбора наиболее декоративных форм следует ориентироваться на внутрипопуляционную индивидуальную изменчивость, в меньшей степени – на экологическую и менее всего на географическую изменчивость. Обеспечение полиморфизма в интродукционной популяции позволяет создать базу для дальнейшего отбора и обеспечить ее устойчивость во времени.

В Главном ботаническом саду есть опыт создания ландшафтных ботанико-географических экспедиций. Он основан на подборе растений с учетом эколого-исторического метода М.В. Культиасова (Культиасов, 1953), закономерностей структуры и состава естественных фитоценозов. Эколого-фитоценотический метод положен в основу создания ботанико-географических экспозиций отдела природной флоры ГБС (Трулевич, Алферова, Виноградова, Гутовская, Двораковская, Костылева, Куклина, Павлова, Шатко, Швецов, 2007).

Начиная с 1946 г. для посадок ботанико-географические экспозиции привлекались растения природных местообитаний из районов Средней Азии, Кавказа, Сибири и Дальнего Востока. Предусматривался сбор растений из различных частей ареала с учетом внутривидовой и внутрипопуляционной изменчивости.

При создании искусственных ценозов учитывалась их структура, т.е. ярусность и парциальность. Для каждого яруса отбирали виды, подходящие по экологии, что позволило расширить видовой состав интродуцентов. Эдифекторы растительных сообществ сочетаются с сопутствующими им видами. Таким образом, было проведено моделирование разнообразных по числу компонентов группы растений, различных по числу ярусов, степени их сомкнутости, ритмами сезонного развития. Созданы многоярусные, многокомпонентные эколого-фитоценотические группы, примерами которых являются лиственничники Сибири и Дальнего Востока, фрагменты хвойных лесов Дальнего Востока, Сибири, Средней Азии, Кавказа и некоторые другие.

Например, первый ярус темнохвойного леса Дальнего Востока формирует ель аянская (*Picea ajanensis*) и пихта почкочешуйная (*Abies nephrolepis*), некоторые деревья достигают высоты 20 м. Встречается тисс остроконечный (*Taxus cuspidata*) – до 10 м высотой. Из лиственных пород имеются береза ребристая (*Betula costata*), клен желтый (*Acer ukurunduense*).

Второй ярус формируют кустарники – рябина бузинолистная (*Sorbus sambucifolia*), жимолость Шамисо (*Lonicera chamissoi*), вейгела Миддендорфа (*Weigela middendorffiana*), дейция гладкая (*Deutzia glabrata*), сирень Вольфа (*Syringa wolffi*). В травяном ярусе находятся вальдшнепия тройчатая (*Waldsteinia ternata*), многорядник трехраздельный (*Polystichum tripterum*), лилия слабая (*Lilium debile*), василистник клубненосный (*Thalictrum tuberiferum*), михения крапиволистная (*Meehania urticifolia*).

В отделе отдаленной гибридизации под руководством академика Н.В. Цицина (Цицин, 1978) с момента возникновения сада ведутся работы по отдаленной гибридизации. Известно, что скрещивание филогенетически отдаленных растений сопровождается возникновением широкого формообразовательного процесса. Впервые в истории отдаленной гибридизации получены устойчивые гибриды: пшеница × пырей, пшеница × элимус, рожь × пырей. За прошедшие годы учеными Главного ботанического сада была создана целая серия пшенично-пырейных гибридов самых различных биологических свойств: яровые, озимые, отрастающие, которые в течение всего вегетационного периода не прекращают роста и развития, а также ряд сортов многолетней пшеницы, отличающиеся по степени многолетности, по различным морфологическим признакам, по длине вегетационного периода и другим особенностям. Одним из очень интересных и важных разделов работы является создание продуктивных форм пшенично-ржаных гибридов типа тритикале. В настоящее время в меньшем объеме продолжается работа по созданию новых сортов. Так в 2007 г. были представлены на производственное испытание сорт аллоцитоплазматической пшеницы «Эритроспермум 154» и тритикале АД 1605.

Учеными Главного ботанического сада внесен значительный вклад в такие важные разделы отдаленной гибридизации, как подбор родительских пар, преодоление стерильности и нескрещиваемости.

В работе с пшенично-пырейными гибридами применялся метод мутагенеза – различные концентрации водных растворов химических мутагенов, семена облучали гамма- и рентгеновскими лучами, нейтронами и протонами высоких энергий, обрабатывали в электрополях высокой напряженности.

Большая кропотливая работа по подбору родительских пар и методике выращивания зародышей на искусственных питательных средах позволила получить гибриды первого и поколения от скрещивания трех видов элимуса с пятью видами пшениц: F<sub>1</sub> пшенично-элимусных гибридов – это жизнеспособные, хорошо развивающиеся растения, но почти полностью стерильные.

Метод полиплоидии широко использовался в опытах для преодоления нескрещиваемости. Прием кратного увеличения числа хромосом колхицинированием оказывается полезным для преодоления стерильности гибридов, но одновременно значительно сужается размах процессов формообразования.

Отдаленная гибридизация является неисчерпаемым резервом создания новых форм культурных растений, отвечающих высоким требованиям современного растениеводства.

#### Литература

- Дронова С.П., Скворцов А.К. Дизруптивный отбор в популяциях ракитника русского: Микроэволюция. М. 1984, С. 103–104.
- Культиасов М.В. Эколого-исторический метод в интродукции растений // Бюл. Гл. бот. сада. 1953. Вып. 15. С. 24–39.
- Скворцов А.К., Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Крамаренко Л.А., Костина М.В. Формирование устойчивых интродукционных популяций: абрикос, черешня, черемуха, жимолость, смородина, арония М.: Наука, 2005. 187 с.
- Скворцов А.К., Зайцева Т.А. Широкий профиль эколого-географической изменчивости *Solidago virgaurea* L. // Бюл. МОИП: Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 6. С. 53–59.
- Трулевич Н.В., Алферова З.Р., Виноградова Ю.К., Гutowская Н.И., Двораковская В.М., Костылева Н.В., Куклина А.Г., Павлова И.В., Шатко В.Г., Швецов А.Н. Ботанико-географические экспозиции растений природной флоры. М.: ТЕОС, 2007. 226 с.

## ИНТРОДУКЦИЯ ДЕРЕВЯНИСТЫХ ЛИАН В УМЕРЕННОМ ПОЯСЕ ЕВРАЗИИ

Денисов Н.И.

Владивосток, Ботанический сад-институт ДВО РАН

Анализ литературных источников (Лучник, 1970; Давыдович, 1971; Плотникова, 1971, 1988; Холоденко, 1974; Салахитдинова, 1977; Древесные растения Главного ботанического сада, 1975; Древесные растения Центрального ботанического сада АН БССР, 1982; Встовская, 1983; Каталог растений Донецкого ботанического сада, 1988; Костырко, 1989; Каталог культивируемых древесных растений России, 1999; Кондрашкина, 2000; Недолужко и др., 2001) свидетельствует, что в СНГ (особенно, в Европейской части СНГ и в Сибири, характеризующихся весьма суровыми климатическими условиями) интродуцировано значительное число видов деревянистых лиан различного географического происхождения. Наибольшее их число (68 видов, или 55,7% от общего числа) являются представителями Восточной Азии.

Перспективность интродуцированных видов деревянистых лиан можно оценивать на основании исследования их биологических особенностей (цветение, плодоношение, зимостойкость). В различных географических пунктах она в значительной степени варьирует.

Нами проведен расчет перспективности деревянистых лиан в нижеуказанных интродукционных пунктах. Преобладающее число прошедших испытание видов разделены для каждой зоны на три группы (по Л.С. Плотниковой, 1988).

В зоне «Средняя полоса Европейской части СНГ» (Москва, Санкт-Петербург, Минск, Нижний Новгород) выделены следующие группы видов:

Первая группа (при среднем значении показателя перспективности от 1,0 до 1,4 балла): деревянистые лианы Восточной Азии (ВА) – *Actinidia kolomikta*, *A. polygama*, *Ampelopsis bodinieri*, *Aristolochia manshuriensis*, *Atragene ochotensis*, *Celastrus flagellaris*, *C. strigillosus*, *Clematis orientalis*, *C. tangutica*, *Hydrangea petiolaris*, *Menispermum dauricum*, *Rosa maximowicziana*, *Schisandra chinensis*, *Tripterygium regelii*, *Vitis amurensis*, *V. flexuosa*; деревянистые лианы Европы и Средиземноморья (ЕС) – *Lonicera caprifolium*, *L. periclymenum*; деревянистые лианы Северной Америки (СА) – *Celastrus scandens*, *Lonicera hirsuta*, *L. flava*, *L. prolifera*, *Parthenocissus inserta*, *P. quinquefolia*, *P. vitacea*, *Vitis labrusca*, *V. palmata*, *V. vulpina*; деревянистые лианы гибридного происхождения (Г) – *Lonicera* × *brownii*, *L.* × *tellmanniana*. Таким образом, в первой группе перспективности на долю деревянистых лиан российского Дальнего Востока (выделены подчеркиванием) приходится 38,7% (12 видов из 31).

Вторая группа (перспективность от 1,5 до 2,4 балла): BA – *Actinidia arguta*, *A. melanandra*, *A. purpurea*, *Ampelopsis aconitifolia*, *A. brevipedunculata*, *A. heterophylla*, *A. japonica*, *A. megalophylla*, *Atragene macropetala*, *A. sibirica*, *Celastrus angulata*, *C. rugosa*, *Clematis brevicaudata*, *C. dioscoreifolia*, *C. fargesii*, *C. fruticosa*, *C. fusca*, *C. glauca*, *C. heracleifolia*, *C. integrifolia*, *C. lanuginosa*, *C. paniculata*, *C. serratifolia*, *Vitis coignetiae*, *V. davidii*, *Wisteria sinensis*; EC – *Atragene alpina*, *Clematis flammula*, *C. vitalba*, *C. viticella*, *Hedera helix*, *Vitis vinifera*; CA – *Aristolochia durior*, *A. macrophylla*, *Clematis crispa*, *C. virginiana*, *Lonicera ciliosa*, *L. dioica*, *Menispermum canadense*, *Vitis acerifolia*, *V. riparia*, *V. rupestris*; Г – *Clematis* × *jackmanii*. Доля деревянистых лиан российского Дальнего Востока – 23,3% (10 видов из 43).

Третья группа (перспективность 2,5 балла и более): BA – *Actinidia chinensis*, *Celastrus loeseneri*, *Lonicera japonica*, *Parthenocissus tricuspidata*, *Schizophragma hydrangeoides*; EC – *Vitis silvestris*; CA – *Aristolochia tomentosa*, *Campsis radicans*, *Vitis monticola*. Деревянистые лианы российского Дальнего Востока – 22,2% (два вида из девяти).

В зону «Южные районы СНГ» включены подзоны «Южные районы Европейской части СНГ» и «Средняя Азия», для которых характерно преобладание высокоперспективных видов деревянистых лиан.

В первой подзоне – «Южные районы Европейской части СНГ» (Донецк, Киев, Кишинев) к первой группе перспективности относятся: лианы BA – *Actinidia arguta*, *A. kolomikta*, *Ampelopsis aconitifolia*, *A. heterophylla*, *Aristolochia manshuriensis*, *A. contorta*, *Celastrus flagellaris*, *C. orbiculata*, *Clematis brevicaudata*, *C. fusca*, *C. glauca*, *C. orientalis*, *C. serratifolia*, *Lonicera japonica*, *Menispermum dauricum*, *Parthenocissus tricuspidata*, *Schisandra chinensis*, *Vitis amurensis*, *V. coignetiae*, *Wisteria floribunda*, *W. sinensis*; EC – *Atragene alpina*, *Clematis flammula*, *C. vitalba*, *C. viticella*, *Lonicera caprifolium*, *L. periclymenum*; CA – *Aristolochia macrophylla*, *A. tomentosa*, *Campsis radicans*, *Celastrus scandens*, *Lonicera flava*, *L. flavida*, *Menispermum canadense*, *Parthenocissus inserta*, *P. quinquefolia*, *Vitis acerifolia*, *V. californica*, *V. labrusca*, *V. palmata*, *V. riparia*, *V. rupestris*, *V. vulpina*; Г – *Clematis* × *jackmanii*, *Lonicera* × *tellmanniana*. Деревянистые лианы российского Дальнего Востока – 33,3% (15 видов из 45). Во вторую группу включаются: BA – *Clematis paniculata*, *C. tangutica*; EC – *Dioscorea caucasica*, *Hedera helix*, *Lonicera etrusca*, *Vitis silvestris*; CA – *Clematis virginiana*, *Wisteria frutescens*; Г – *Lonicera* × *brownii*.

Во второй подзоне – «Средняя Азия» (Бишкек – ранее Фрунзе) к первой группе перспективности относятся: BA – *Ampelopsis aconitifolia*, *A. heterophylla*, *Celastrus orbiculata*, *Clematis brevicaudata*, *C. serratifolia*, *Lonicera japonica*, *Vitis amurensis*; EC – *Clematis viticella*, *Lonicera caprifolium*; CA – *Campsis radicans*, *Lonicera flava*, *L. flavida*, *Parthenocissus inserta*, *P. quinquefolia*, *Vitis californica*, *V. labrusca*, *V. riparia*, *V. rupestris*, *V. vulpina*; Г – *Clematis* × *jackmanii*. Деревянистые лианы российского Дальнего Востока составляют 25,0% (пять видов из 20). Во вторую группу включены: BA – *Schisandra chinensis*; EC – *Vitis silvestris*; CA – *Clematis virginiana*; Г – *Lonicera* × *brownii*.

В зоне «Западная Сибирь» (Барнаул) деревянистые лианы BA разделяются на две группы перспективности: к первой относятся – *Rosa maximowicziana*, *Schisandra chinensis* (лианы российского Дальнего Востока – 100%); ко второй – *Actinidia arguta*, *A. kolomikta*, *A. polygama*, *Ampelopsis brevipedunculata*, *Aristolochia manshuriensis*, *Celastrus flagellaris*, *C. orbiculata*, *Clematis brevicaudata*, *C. serratifolia*, *Menispermum dauricum*, *Vitis amurensis* (лианы российского Дальнего Востока – 100%).

В зоне «Восточная Сибирь» (Якутск) по сведениям А.Е. Петровой (1987) к первой группе перспективности относится *Atragene sibirica* (местный вид), ко второй (малоперспективной) – *Clematis fusca* и третьей (неперспективной) – *Lonicera caprifolium* (инорайонные виды).

В зоне «Южная часть российского Дальнего Востока» (Владивосток) к первой группе перспективности относятся: BA – *Actinidia arguta*, *A. kolomikta*, *A. polygama*, *Ampelopsis aconitifolia*, *A. brevipedunculata*, *A. japonica*, *Aristolochia manshuriensis*, *A. contorta*, *Celastrus flagellaris*, *C. orbiculata*, *C. strigillosus*, *Lonicera japonica*, *Menispermum dauricum*, *Parthenocissus tricuspidata*, *Rosa maximowicziana*, *Schisandra chinensis*, *Tripterygium regelii*, *Vitis amurensis*, *Wisteria sinensis*; EC – *Lonicera periclymenum*; CA – *Celastrus scandens*, *Lonicera flava*, *L. flavida*, *L. prolifera*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Vitis riparia*; Г – *Lonicera* × *tellmanniana*. Деревянистые лианы российского Дальнего Востока составляют 55,6% (15 видов из 27 интродуцированных). Во вторую группу включены: BA – *Ampelopsis heterophylla*, *Clematis brevicaudata*, *C. fusca*, *C. heracleifolia*, *C. lanuginosa*, *C. serratifolia*, *Pueraria hirsuta*, *Vitis coignetiae*; EC – *Clematis vitalba*; CA – *Aristolochia macrophylla*, *Vitis vulpina*; Г – *Lonicera* × *brownii* (лианы российского Дальнего Востока составляют 50%, т.е. шесть видов из 12). К третьей группе относятся: BA – *Hydrangea petiolaris*, *Schizophragma hydrangeoides* (лианы российского Дальнего Востока – 100%).

Весьма обширные коллекции деревянистых лиан имеются и в ботанических учреждениях государств дальнего зарубежья. В таблице отражено процентное соотношение видов различного географического происхождения, выявленное нами по литературным источникам и делектусам, характеризующим коллекции ботанических садов, дендрариев и питомников умеренного пояса Евразии. Характерно, что наиболее представленными почти во всех зонах являются деревянистые лианы российского Дальнего Востока.



**Распределение видов деревянистых лиан в коллекциях ботанических учреждений Евразии по происхождению (в процентах)**

| Зоны интродукции и интродукционные пункты | Происхождение |      |      |     |
|-------------------------------------------|---------------|------|------|-----|
|                                           | ВА            | ЕС   | СА   | Г   |
| СпЕчСНГ                                   |               |      |      |     |
| Москва                                    | 54,0          | 12,7 | 28,6 | 4,7 |
| Минск                                     | 45,8          | 14,6 | 33,3 | 6,3 |
| Нижний Новгород                           | 55,6          | 11,1 | 30,1 | 3,2 |
| Воронеж                                   | 45,5          | 22,7 | 27,3 | 4,5 |
| Липецкая область                          | 42,5          | 12,5 | 42,5 | 2,5 |
| Самара                                    | 48,3          | 17,2 | 31,0 | 3,5 |
| Уфа                                       | 63,2          | 10,5 | 26,3 | 0   |
| СЗЕчСНГ                                   |               |      |      |     |
| Санкт-Петербург                           | 55,8          | 9,3  | 32,6 | 2,3 |
| Калининград                               | 42,5          | 12,5 | 42,5 | 2,5 |
| СЕчСНГ                                    |               |      |      |     |
| Кировск                                   | 72,7          | 18,2 | 9,1  | 0   |
| Архангельск                               | 60,0          | 0    | 40,0 | 0   |
| ЮпЕчСНГ                                   |               |      |      |     |
| Донецк                                    | 51,8          | 12,5 | 33,9 | 1,8 |
| Киев                                      | 65,6          | 12,5 | 18,8 | 3,1 |
| Кишинев                                   | 50,0          | 20,6 | 26,5 | 2,9 |
| Сочи                                      | 57,1          | 21,4 | 17,9 | 3,6 |
| Ростов-на-Дону                            | 43,6          | 17,9 | 30,8 | 7,7 |
| Пятигорск                                 | 55,0          | 25,0 | 20,0 | 0   |
| Волгоградская область                     | 57,9          | 10,5 | 31,6 | 0   |
| РДВ                                       |               |      |      |     |
| Владивосток                               | 61,0          | 7,3  | 24,4 | 7,3 |
| Хабаровск                                 | 87,5          | 12,5 | 0    | 0   |
| Средняя Азия                              |               |      |      |     |
| Фрунзе                                    | 34,8          | 13,0 | 47,8 | 4,4 |
| Сибирь                                    |               |      |      |     |
| Абакан                                    | 69,4          | 5,6  | 22,2 | 2,8 |
| Барнаул                                   | 58,1          | 6,4  | 35,5 | 0   |
| Новосибирск                               | 61,9          | 4,8  | 33,3 | 0   |
| Чебоксары                                 | 55,0          | 10,0 | 30,0 | 5,0 |
| Екатеринбург                              | 62,5          | 12,5 | 25,0 | 0   |
| Иркутск                                   | 50,0          | 8,3  | 33,4 | 8,3 |
| Восточная Азия                            |               |      |      |     |
| Япония (Tsucuba)                          | 100           | 0    | 0    | 0   |
| Западная Европа                           |               |      |      |     |
| Дания (Lustrup)                           | 66,7          | 22,2 | 11,1 | 0   |
| Италия (Padova)                           | 47,1          | 17,6 | 35,3 | 0   |
| Германия (Berlin)                         | 30,0          | 50,0 | 0    | 0   |
| Франция (Lion)                            | 60,0          | 40,0 | 0    | 0   |

*Примечания:* происхождение вида: ВА – Восточная Азия, ЕС – Европа и Средиземноморье, СА – Северная Америка, Г – гибрид; зона интродукции: СпЕчСНГ – средняя полоса европейской части СНГ; ЮпЕчСНГ – южные районы европейской части СНГ; СЗЕчСНГ – северо-западные районы европейской части СНГ; СЕчСНГ – северные районы европейской части СНГ; РДВ – российский Дальний Восток.

Наибольший интерес для выявления перспективности интродукции деревянистых лиан представляют различные районы умеренного пояса Евразии. Зная даты начала и окончания вегетации, продолжительность вегетационного периода, а также способность к плодоношению, размножению (генеративному и вегетативному), зимостойкость и другие биологические свойства деревянистых лиан в различных пунктах интродукции, можно со значительной степенью достоверности прогнозировать перспективность введения в культуру заданной интродукционной зоны представителей любого рода. Это подтверждено многолетним опытом интродукционной работы в СНГ (ранее – СССР) и за рубежом.

Анализ материалов по интродукции деревянистых лиан, являющихся представителями флоры всех флористических областей умеренного пояса Земли, позволил решить следующие важные задачи: 1) определить возможность успешного интродукционного обмена различными видами деревянистых лиан между флористическими областями Европы (Средиземноморье, западная и восточная части Европы, западные районы СНГ), Северной Америки, Восточной Азии, горных районов Средней Азии, в т.ч. установить успешность интродукции деревянистых лиан из Приморья в различные флористические области Евразии, Америки, Австра-

лии; 2) создать аннотированный список видов деревянистых лиан с характеристикой культигенного ареала, биологических особенностей в интродукционных центрах и перспектив интродукции.

*Литература*

- Воробьев Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., 1968. 278 с.  
 Встовская Т.Н. Интродукция древесных растений Дальнего Востока в Западной Сибири. Новосибирск, 1983. 196 с.  
 Давыдович Б.В. Вертикальное озеленение. Киев, 1971. 102 с.  
 Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР. М., 1975. 547 с.  
 Древесные растения Центрального ботанического сада АН БССР. Минск, 1982. 293 с.  
 Каталог культивируемых древесных растений России. Сочи; Петрозаводск, 1999. 174 с.  
 Каталог растений Донецкого ботанического сада. Донецк: Наукова думка, 1988. 528 с.  
 Кондрашук Г.А. Итоги интродукции деревянистых лиан восточноазиатской флористической области в центральной части Нижегородского Поволжья // Растения муссонного климата. Тез. II междунар. конф. Владивосток, 2000. С. 104–105.  
 Костырко Д.Р. Лианы в Донбассе. Киев, 1989. 132 с.  
 Лучник З.И. Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае. М., 1970. 656 с.  
 Недолужко В.А., Денисов Н.И., Храпко О.В. и др. Сосудистые растения Ботанического сада-института ДВО РАН: Каталог. Владивосток, 2001. 262 с.  
 Петрова А.Е. Интродукция деревьев и кустарников в ботаническом саду // Интродукционные исследования растений в Якутии. Якутск, 1987. С. 32–46.  
 Плотникова Л.С. Интродукция древесных растений Китайско-Японской флористической подобласти в Москве. М., 1971. 136 с.  
 Плотникова Л.С. Научные основы интродукции и охраны культурных растений флоры СССР. М., 1988. 264 с.  
 Салахитдинова Р.К. Лианы для озеленения города. Фрунзе, 1977. 96 с.  
 Усенко Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск, 1969. 415 с.  
 Холоденко В.Г. Деревья и кустарники для озеленения в Молдавии. Кишинев, 1974. 268 с.

## КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА КОЛЛЕКЦИИ РОДА *ACER* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ НА УРАЛЕ

Дорофеева Л.М.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

Интродукция видов в различные природно-климатические зоны в составе родовых комплексов позволяет решить целый ряд теоретических и практических задач: оценить биоразнообразие рода, его биологический и генетический потенциал, особенности адаптационной стратегии родового комплекса в целом и специфике реакции его отдельных представителей на новые условия произрастания. При этом важным итогом работы в формировании родовых комплексов является создание ботанических коллекций живых растений. В свою очередь, эти коллекции являются важным научным полигоном для решения теоретических и практических задач в проведении исследований по систематике, физиологии, биохимии, генетике и др.

Работу по формированию и анализу коллекции можно разделить на ряд наиболее важных этапов.

Оценка видового разнообразия рода, введение в культуру новых видов и форм. При этом в качестве исходного материала для интродуктора служат обычно семена, полученные по дефектумам и собранные в природе или живые растения. Данный этап в интродукции растений затягивается на продолжительное время, особенно, для древесных многолетних растений.

При более полном формировании коллекции наступает анализ систематической достоверности каждого отдельного таксона родового комплекса. Для подтверждения ботанической достоверности необходимо создание гербария интродуцированных видов. Важным этапом в анализе коллекции является выбор параметров, по которым оцениваются таксоны родового комплекса. Изучение ритмики и особенностей роста в новых условиях, на наш взгляд, является базовой основой при определении различных параметров. Именно особенности роста являются критерием адаптации растений в новых условиях существования. В данном случае проявляется степень соответствия жизненного ритма растения с новыми климатическими условиями, что отражается на подготовке к условиям зимовки, следовательно, и на уровне его зимостойкости. Для более полной характеристики специфики роста важно оценить особенности роста побегов интродукента на фоне различных по своим климатическим параметрам вегетационных периодах.

В Ботаническом саду УрО РАН была проведена комплексная оценка видов коллекции рода *Acer* L., Коллекция начала создаваться еще в 60-е годы, и обогащалась новыми видами и формами почти в течение четырех десятилетий. За этот период было испытано более трехсот образцов клена различного происхождения.

Установлена специфика линейного роста побегов различных видов клена на фоне отличающихся по своим климатическим особенностям вегетационных периодов. Определен критерий в динамике роста побегов, который оказывает влияние на формирование зимостойкости различных видов клена.

## ИНТРОДУКЦИЯ

Генофонд более или менее устойчивых в относительно континентальном климате видов клена не очень велик и ограничивается 25–30 таксонами (Пояркова, 1933; Замятин, 1958; Соколов, Связева, 1965; Аксенова, 1974; Кохно, 1982; Беляева и др., 1999). На Урале он еще более снижен (Горчаковский П. Л., 1958; Мамаев, Дорофеева, 2005) и составляет 18–20 видов (табл.).

Представители рода весьма неоднородны к условиям внешней среды, но их объединяет одно общее свойство – слабая морозостойкость и зимостойкость.

Поэтому определение зимостойкости и потенциальной термостойкости для характеристики рода весьма актуально. С этой целью проведена оценка потенциальной устойчивости к низким и высоким температурам с позиций изменчивости. При этом получены данные о потенциальной устойчивости различных структурных единиц растения: листа, побега, цветка, пыльцевых зерен у видов, составляющих коллекцию рода *Acer*.

Установлен высокий уровень индивидуальной изменчивости свойства термостойкости в пределах одного вида. Выявлены различия в пределах вида, но у особей разного происхождения, что показало испытание экотипов клена остролистного.

Полученные данные дают представление о комплексной устойчивости видов рода Клен в культуре на Урале и позволяют прогнозировать успешность интродукции различных видов клена в другие районы. Проявление высокого уровня показателей изменчивости потенциальной термостойкости подтверждает закономерность о существовании в пределах вида генетической изменчивости, этого важного биологического показателя и позволяет надеяться на расширение интродукционного потенциала видов рода *Acer*. Это особенно важно при большой потребности в увеличении ассортимента растений данной ценной группы таксонов.

**Виды рода *Acer* L. в коллекции Ботанического сада УрО РАН**

| Вид                                                  | Район естественного распространения | Происхождение семян               | Возраст растений, лет | Зимостойкость * |
|------------------------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------|-----------------|
| Секция <i>Platanioidea</i> Pax                       |                                     |                                   |                       |                 |
| <i>A. platanoides</i> L.                             | Европа                              | Москва, Латвия, Пермская область. | 5–20                  | I (II)          |
| Шведлера <i>A. p. f. Schwedleri</i> (C.Koch.)        | <<                                  | Германия, Польша                  | 30                    | II              |
| <i>A. mono</i> Maxim.                                | Дальний Восток                      | Дальний Восток,                   | 10–30                 | I               |
| <i>A. campestre</i> L.                               | Европа                              | Украина                           | 40                    | III-IV          |
| <i>A. turcestanicum</i> Pax                          | Средняя Азия                        | Белоруссия                        | 25                    | III-IV          |
| Секция <i>Microcarpa</i> Pojark.                     |                                     |                                   |                       |                 |
| <i>A. ucureduense</i> Trautv. et Mey.                | Дальний Восток                      | Амурская область, Барнаул         | 20–25                 | II              |
| <i>A. spicatum</i> Lam.                              | Северная Америка                    | Минск                             | 20                    | II              |
| Секция <i>Trilobata</i> Pojark.                      |                                     |                                   |                       |                 |
| <i>A. ginnala</i> Maxim.                             | Дальний Восток                      | Владивосток, Москва               | 5–40                  | I               |
| <i>A. tataricum</i> L.                               | Европа                              | Местные семена                    | 5–50                  | I               |
| <i>A. semenovii</i> Regel et Herd                    | Средняя Азия                        | Воронеж, Дальний Восток           | 45                    | II              |
| Секция <i>Palmata</i> Pax                            |                                     |                                   |                       |                 |
| <i>A. pseudosibodianum</i> (Pax) Kom.                | Дальний Восток                      | Дальний Восток, Приморье          | 20–35                 | (I)-II          |
| <i>A. circinatum</i> Pursh                           | Сев. Америка                        | Липецкая ЛОС                      | 30                    | IV-V            |
| Секция <i>Macrantha</i> Pax                          |                                     |                                   |                       |                 |
| <i>A. tegmentosum</i> Maxim.                         | Дальний Восток                      | Приморский край, Берлин, Москва   | 30–40                 | I-II            |
| Секция <i>Trifoliata</i> (Pax) Koidz.                |                                     |                                   |                       |                 |
| <i>A. mandschuricum</i> Maxim.                       | Дальний Восток                      | Владивосток                       | 20                    | I-II            |
| Секция <i>Arguta</i> Rehd.                           |                                     |                                   |                       |                 |
| <i>A. barbinerve</i> Maxim.                          | Дальний Восток                      | Москва, Польша                    | 20–30                 | I-II            |
| <i>A. tetramerum</i> var. <i>betulifolium</i> Maxim. | Китай                               | Киргизия                          | 40                    | II-III          |
| Секция <i>Rubra</i> Pax                              |                                     |                                   |                       |                 |
| <i>A. saccharinum</i> L.                             | Сев. Америка                        | Украина                           | 30–40                 | I-II            |
| Секция <i>Negundo</i> (Boehm.) Pax                   |                                     |                                   |                       |                 |
| <i>A. negundo</i> L.                                 | Сев. Америка.                       | местные семена                    | до 50                 | I               |

Примечание: \* По шкале ГБС (Лапин, Сиднева, 1973).

### Литература

- Аксенова Н.А. Клены. М, 1975. 95с.  
 Беляева Ю.Е., Мухина Л.Н., Якушина Э.И. Результаты интродукции клена в Главном ботаническом саду РАН // Бюлл. ГБС. 1999. Вып. 177. С. 17–34.  
 Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск, 1968. 207 с.  
 Замятин Б.Н. Семейство Кленовые // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1958. Т. IV. С. 405–499.  
 Кохно Н.А. Клены Украины. Киев, 1982. 183 с.  
 Лапин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М. 1973. С. 7–67.

- Мамаев С.А., Дорофеева Л.М. Интродукция клена на Урале. Екатеринбург, 2005. 103с.
- Пояркова А.И. Ботанико-географический обзор кленов в связи с историей всего рода Асег // Флора и систематика высших растений. Сер. 1. Вып. 1. М., 1933. С. 225–374.
- Соколов С.Я., Связева О.А. География древесных пород СССР. М.; Л., 1965. 256 с.

## ФЛОРА ГРАНИТНЫХ НАБЕРЕЖНЫХ (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, КАНАЛ ГРИБОЕДОВА, РЕКА МОЙКА)

Дубенская Г.И.

Санкт-Петербург, Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена

Стремительный процесс урбанизации, идущий во всем мире, формирование специфической городской среды, а соответственно и особой городской флоры и растительности привлекает внимание многих исследователей. И этому есть причины, т.к. с одной стороны объект исследования находится рядом и доступен, с другой стороны, особые законы формирования флоры, отличные от формирования естественных экосистем, особый тип круговорота веществ делают эти исследования интересными и актуальными. Важной чертой городской флоры является ее высокая динамичность и лабильность видового состава, которая обусловлена тем, что кроме целенаправленного формирования видового состава идет и нецеленаправленное, стихийное (Ильминских, Шмидт, 1994). И отслеживание этих процессов требует постоянных мониторинговых исследований.

Городская среда необычайно разнородна. Попытки классифицировать антропогенные экотопы принимаются разными авторами и далеки от завершения (Ильминских, 1993; Рыжова, 2000). Наиболее богатой флорой характеризуется декоративная группа (парки, скверы, сады, бульвары, газоны, цветники) и она особенно близка по видовому составу к флоре естественных биотопов.

Специфические же рудеральные местообитания города также неоднородны и выделяют:

1. Эрозионную группу – экотопы обнажений, насыпей, пустырей.
2. Придорожную группу – экотопы вдоль автострад.
3. Железнодорожную группу – экотопы вдоль железнодорожных путей.
4. Щелевую группу – щели на асфальтовых и бетонных покрытиях, вдоль мостовых, около стен.
5. Свалочную группу – свалки, мусорные кучи, развалины.
6. Кладбищенскую группу.
7. Настенную группу – стены, крыши.
8. Переуплотненную группу – дворы, стадионы, площадки.

Из всех групп, пожалуй, наиболее интересной является настенная группа. Флора ее разнообразна, особенно в тропических городах и зависит от свойств материала. В то же время крыши и стены, как экотопы, имеют разный характер. Так, большинство крыш имеют скаты различной крутизны, либо представляют собой плоские поверхности и покрыты специфическим материалом (металл, черепица, толь и т.д.) Стены же зданий, а тем более набережных – строго вертикальные сооружения, закрепиться на которых высшим растениям практически невозможно и они используют щели между блоками, которые заполнены раствором. Материал стен и набережных более традиционен – это кирпич, гранит. Кроме того, у набережных есть и еще одна специфическая черта – наличие близко расположенной водной поверхности.

Набережные канала Грибоедова (бывшего Екатерининского канала) появились в 1764–90 гг., а реки Мойки – в 1798–1811 гг. Именно с этого момента они начали интенсивно осваиваться растениями. Для облицовки набережных добывался розовый финский гранит рапакиви на островах и побережье Финского залива, близ Выборга, Котки и Фридрихсгама (ныне Хамина, Финляндия), который и сейчас служит субстратом для растений.

Нами исследовались гранитные набережные на всем протяжении канала Грибоедова и набережной реки Мойки города Санкт-Петербурга.

В результате проведенных исследований было собрано и определено 52 вида высших растений, из них 3 вида (2 вида папоротника и 1 вид хвоща), т.е. 6%, относятся к споровым, а остальные 94% – к покрытосеменным растениям (*Magnoliophyta*). На двудольные (*Magnoliopsida*) приходится 88% видов, а к однодольным (*Liliopsida*) относится лишь 6% видов.

Доминирующими семействами являются: сложноцветные (*Asteraceae*) – 25%, вторую и третью позицию занимают ивовые (*Salicaceae*) и крестоцветные (*Cruciferae*), семейство злаки (*Gramineae*) стоит на 4 месте. Неожиданным оказалось присутствие представителей семейства пасленовых (*Solanaceae*), в частности *Solanum dulcamara* L. и *Lycopersicon esculentum* Mill.

Анализ жизненных форм показал преобладание среди растений набережных гемикриптофитов (57%). Доля фанерофитов и терофитов соответственно составила 23 и 20%. Причем древесные растения (*Acer*

*platanoides* L., *A. negundo* L., *Fraxinus excelsior* L.) чаще встречались в виде проростков или ювенильных особей, в виргинильном же состоянии были встречены *Populus tremula* L., *P. suaveolens* Fisch., *Salix caprea* L., *Betula pendula* Roth., *Syringa vulgaris* L., экземпляры которых находились в угнетенном состоянии.

Разные берега одного и того же водотока могут существенно различаться. Так, измерение температуры и влажности гранитных поверхностей разных берегов показала следующее. Температура поверхности облицовки разных берегов различалась на 4–5°C, а влажность колебалась от 67 до 92%. Существуют различия в температурном и влажностном режиме и на разных уровнях одной и той же набережной. Так, температура, измеренная в нижней части облицовки набережной, у поверхности воды, может отличаться от температуры в верхней части набережной, у бордюра, на 6–8°C, а влажность – на 20–30%. Таким образом, даже в пределах казалось бы однородной поверхности существует некая мозаичность, которая используется разными видами.

Набережные – это открытые, ярко освещенные поверхности, где сосредоточены гелиофиты (их было найдено 90%) и часть факультативных гелиофитов, приуроченных к периодически затененным местообитаниям (бордюры; участки, затененные мостами и т.д.).

Мезофитный характер растительности (61% от всех видов), видимо, обусловлен смягчающим влиянием водной поверхности. Наличие мезоксерофитов (8%) и гигромезофитов (28%) объясняется расположением растений на разных уровнях набережной, характеризующихся разной влажностью.

Олиготрофы преобладают среди растений гранитных набережных (74%). Наличие же мезотрофов может быть связано с обогащением субстрата за счет смыва с расположенных рядом газонов, проезжей части и т.д., а также пуха и перьев птиц, которые были найдены в щелях между блоками, а также отмирающих частей растений.

По способу опыления среди растений гранитных набережных преобладают ветроопыляемые растения (55%), небольшую долю составляют насекомоопыляемые виды. Все это связано с наличием открытых местообитаний, с постоянными ветрами и малым количеством опылителей в городе.

#### Литература

Ильминских Н.Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды (на примере городов Вятско-Камского края): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1993. 36 с.

Ильминских Н.Г., Шмидт В.М. Специфика городской флоры и ее место в системе других флор // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Материалы рабочего совещ. Кунгур, 1988; СПб., 1994. С. 261–269.

Рыжова Е.В. Антропогенная трансформация растительного покрова урбоэкосистемы г. Тольятти: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2008. 20 с.

## ПЕРВИЧНАЯ ОЦЕНКА ИНТРОДУКЦИИ ВИДОВ РОДА *VIOLA* L. В ЦСБС СО РАН (Г. НОВОСИБИРСК)

Елисафенко Т.В.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Сохранение биоразнообразия, как одной из глобальных проблем биосферы, возможно только сохранив все генетическое разнообразие биоты. Интродукция видов независимо от степени редкости и экономической значимости вида на данном временном промежутке – действенный метод в решении этой проблемы.

Не смотря на то, что интродукция как научный метод существует около 500 лет, проблема объективной оценки интродукции растений остается до сих пор. При подведении итогов интродукции растений используют либо визуальную и количественную сравнительно-описательную оценку либо нередко прибегают к построению сравнительных (оценочных) шкал и таблиц. Наиболее разработана оценка древесных растений (Некрасов, 1980; Лапин, Сиднева, 1968). Описательная характеристика вида и часто используемые трехбалловые шкалы не отражают разнообразие явлений, наблюдаемых при интродукции и их сложно применять как универсальный метод оценки для растений, у которых выражено вегетативное размножение. Часто используются признаки, которые возможно оценить только после длительного культивирования растений (изменение габитуса по сравнению с природными популяциями, биология прорастания семян).

Цель данного исследования – провести первичную оценку интродукции для видов рода *Viola*.

Работа проводилась на базе коллекции «*Violaceae*» в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск). Основа коллекции «*Violaceae*» – 7 сибирских видов, интродуцированных Г.П. Семеновой в 1979–1990 гг. В настоящее время коллекция представлена 37 видами в 52 популяциях. В коллекции произрастает более 50% сибирских видов рода *Viola*. *V. incisa* включен в Красную книгу РСФСР (1989), *V. alexandrowiana*, *V. canina*, *V. dactyloides*, *V. dissecta*, *V. incisa*, *V. irtutiana*, *V. patrenii*, *V. rupestris* (*V. arenaria*), *V. selkirkii*, *V. uniflora* входят в списки региональных Красных книг. Большинство интродукционных популяций выращены из семян и живых растений из природных популяций Иркутской, Новосибирской, Сахалинской областей, Красноярского края, рес-

публик Алтай, Бурятия, Саха и Тыва, Армении, Канады. Популяции *V. elatior*, *V. tricolor*, *V. alba*, *V. cornuta*, *V. cucullata*, *V. joii*, *V. orphanidis* и *V. wittrockiana* созданы размножением из семян, полученных из ботанических садов европейских стран. *V. alexandrowiana*, *V. arenaria*, *V. dissecta*, *V. elatior*, *V. hirta*, *V. collina*, *V. incisa*, *V. selkirkii* – представлены несколькими популяциями.

В естественных условиях виды рода *Viola* L. проявляют свойства эксплерентов и ценотических пациентов, но никогда не являются доминантами. Такие виды могут исчезнуть из фитоценоза при значительном нарушении условий местообитания. При введении в культуру вид проходит первый этап интродукции, по результату которого можно судить об адаптивных возможностях вида, о его толерантности к экологическим факторам. Вид в новых условиях может изменить ряд признаков, свойственных ему в естественных условиях. Предсказать результат интродукции вида сложно, так как изменяется весь спектр экологических факторов. Многие виды, которые являются неустойчивыми в конкурентном отношении в естественных условиях, в интродукции при снижении конкурентности и наличии агротехнических мероприятий изменяют сезонный ритм развития, жизненную форму, габитус. Большинство видов рода *Viola* в естественных условиях не декоративны. В условиях культуры многие виды рода *Viola* (*V. alexandrowiana*, *V. collina*, *V. czemalensis*, *V. dactyloides*, *V. dissecta* Ledeb., *V. elatior* Fries, *V. gmeliniana*, *V. hirta*, *V. incisa*, *V. irtutiana*, *V. mauritii*, *V. mirabilis*, *V. patrenii*, *V. prionantha*, *V. sacchalensis*, *V. selkirkii*, *V. variegata*) становятся декоративными – увеличивается вегетативная сфера – число и размер листьев, число генеративных побегов, семенная продуктивность, ритм цветения (появляется вторичное цветение).

Оценка успешности интродукции включает кроме первичной оценки сравнительную характеристику с природными популяциями (которая проводится либо на оригинальном материале, либо по литературным данным), лабораторную всхожесть семян (поиск условий, необходимых для прорастания семян, часто оказывается очень длительным и требует много семенного материала), жизнеспособность семян при длительном хранении, интенсивность отпада особей в прегенеративный период и продолжительность жизни популяции в коллекции. Формы связи и характер зависимости между изучаемыми признаками могут быть самыми разными. Основная трудность – определить величину вклада каждого показателя в общую оценку: для повышения точности оценки требуется привлекать дополнительный экспериментальный материал и использовать факторный анализ. Такой метод приемлем для оценки успешности интродукции, а не для первичной оценки интродукции, т.к. обычно при культивировании вида в течение 2–3 лет недостаточно фактических данных для полной оценки и факторного анализа. При первичной оценке интродукции мы допускаем, что все признаки являются лимитирующими факторами и равнозначны по влиянию для жизни растения.

В данной работе мы ограничиваемся только оценкой первичной интродукции, так как большинство видов произрастает в коллекции менее 5 лет. *V. acuminata*, *V. alexandrowiana* (2 популяции), *V. dactyloides*, *V. dissecta* (1 популяция), *V. incisa* (1 популяция), *V. irtutiana*, *V. variegata* были интродуцированы Г.П. Семеновой (2001) с 1979–1986 гг.

Таблица 1

Трехбалльная шкала для первичной оценки интродукции видов рода *Viola* L.

| Признак                              | 1                                                                      | 2                                                       | 3                                             |
|--------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|
| Феноритм                             |                                                                        |                                                         |                                               |
| Цветение                             | отсутствует                                                            | кратковременное хазмогамное цветение                    | длительное (хазмогамное или клейстогамное)    |
| Диссеминация                         | отсутствует                                                            | не ежегодно                                             | регулярно                                     |
| Размножение                          |                                                                        |                                                         |                                               |
| Процент семенификации, %*            | низкий                                                                 | средний                                                 | высокий                                       |
| Грунтовая всхожесть*                 | низкая                                                                 | средняя                                                 | высокая                                       |
| Самосев или вегетативное размножение | отсутствует                                                            | незначительный самосев, слабая вегетативная подвижность | обильный самосев или вегетативная подвижность |
| Поддержание в коллекции              |                                                                        |                                                         |                                               |
| Продолжительность жизни особи        | вегетационный сезон                                                    | 2–4 года                                                | большой жизненный цикл                        |
| Агрессивность                        | не агрессивен                                                          | незначительная миграция за границы делянки              | сорничают                                     |
| Способ размножения в коллекции       | лабораторно-теплично-грунтовым, методом или вегетативно                | посев через 3–4 года                                    | самоподдерживается                            |
| Болезни и вредители                  | повреждения ежегодные массовые                                         | повреждения не массовые                                 | не повреждается                               |
| Засухоустойчивость                   | полив обязателен                                                       | полив желателен                                         | полив необязателен                            |
| Морозоустойчивость, зимостойкость    | повреждения ежегодные массовые, требуется укрытие                      | повреждения не массовые                                 | морозоустойчив, зимостоек                     |
| Мульчирование                        | сильное выпирание корней или уплотнение почвы ведет к гибели растений. | 3–4 года требуется мульчирование                        | нет необходимости                             |

Примечание: «\*» – Грунтовую всхожесть и процент семенификации считаем высокими при значении более 50%, средними – 30–50%, низкими – ниже 30%.

Оценка первичной интродукции видов рода *Viola* L. в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск)

| Вид                             | Происхождение | Группа | Вид                           | Происхождение | Группа |
|---------------------------------|---------------|--------|-------------------------------|---------------|--------|
| подрод <i>Nominium</i>          |               |        | секция <i>Violidium</i>       |               |        |
| секция <i>Arction</i>           |               |        | <i>V. gmeliniana</i>          | Иркут. обл.   | I      |
| <i>V. kamtschadalarum</i>       | Сахалин. обл. | I      | <i>V. incisa</i>              | Красн. край   | I      |
| секция <i>Borealiamericanae</i> |               |        | <i>V. incisa</i>              | Иркут. обл.   | II     |
| <i>V. cucullata</i>             | Италия        | I      | <i>V. irtutiana</i>           | Иркут. обл.   | II     |
| секция <i>Hypocarpa</i>         |               |        | <i>V. jooi</i>                | Германия      | I      |
| <i>V. alba</i>                  | Германия      | I      | <i>V. patrenii</i>            | Кол. ЦСБС     | I      |
| <i>V. collina</i>               | Респ. Алтай   | II     | <i>V. prionantha</i>          | Новосиб. обл. | I      |
| <i>V. hirta</i>                 | Новосиб. обл. | II     | <i>V. selkirkii</i>           | Новосиб. обл. | II     |
| секция <i>Trigonocarpa</i>      |               |        | <i>V. selkirkii</i>           | Красн. край   | II     |
| <i>V. acuminata</i>             | Читин. обл.   | I      | <i>V. variegata</i>           | Иркут. обл.   | II     |
| <i>V. arenaria</i>              | Новосиб. обл. | II     | секция <i>Bilobatae</i>       |               |        |
| <i>V. arenaria</i>              | Респ. Алтай   | II     | <i>V. verecunda</i>           | Сахалин. обл. | II     |
| <i>V. canina</i>                | Новосиб. обл. | I      | подрод <i>Dischidium</i>      |               |        |
| <i>V. elatior</i>               | Красн. край   | I      | <i>V. biflora</i>             | Респ. Алтай   | II     |
| <i>V. elatior</i>               | Германия      | I      | подрод <i>Chamaemelanium</i>  |               |        |
| <i>V. labradorica</i>           | Сев. Америка  | I      | <i>V. uniflora</i>            | Респ. Алтай   | II     |
| <i>V. mauritii</i>              | Красн. край   | II     | <i>V. uniflora</i>            | Красн. край   | II     |
| <i>V. mirabilis</i>             | Новосиб. обл. | I      | подрод <i>Melanium</i>        |               |        |
| секция <i>Violidium</i>         |               |        | секция <i>Pseudonovercula</i> |               |        |
| <i>V. alexandrowiana</i>        | Иркут. обл.   | I      | <i>V. cornuta</i>             | Германия      | I      |
| <i>V. alexandrowiana</i>        | Респ. Бурятия | I      | <i>V. orphanidis</i>          | Германия      | II     |
| <i>V. czemalensis</i>           | Респ. Алтай   | I      | секция <i>Novercula</i>       |               |        |
| <i>V. dactyloides</i>           | Респ. Саха    | I      | <i>V. arvensis</i>            | Новосиб. обл. | I      |
| <i>V. dissecta</i>              | Красн. край   | I      | <i>V. tricolor</i>            | БИН, г. СПб   | I      |
| <i>V. dissecta</i>              | Респ. Алтай   | I      | <i>V. x wittrockiana</i>      | Германия      | II     |
| <i>V. dissecta</i>              | Респ. Тыва    | I      | секция <i>Caudicales</i>      |               |        |
| <i>V. dissecta</i> x ?          | Новосиб. обл. | II     | <i>V. altaica</i>             | Респ. Алтай   | II     |

Примечание: I группа – перспективные виды; II группа – среднеперспективные

Для первичной оценки интродукции выделено 12 признаков, которые можно объединить в 3 группы: характеристики феноритма, размножения и поддержания вида в коллекции (см. табл. 1). Каждый признак целесообразно оценивать трехбалльной системой. Г.П. Семенова (2001), учитывая критерии приспособленности (морозо-, зимостойкость, отношение к увлажнению, стабильность сезонного ритма развития, продолжительность большого жизненного цикла развития, активность семенного и вегетативного размножения), используя сравнительно-описательную характеристику, выделяет 4 группы растений: перспективные, средне-, мало- и неперспективные. Мы так же выделили 4 группы, но использовали суммы баллов по каждому признаку: I группа (перспективные виды) – 31–36 баллов; II группа (среднеперспективные) – 25–30 баллов; III группа (малоперспективные) – 19–24 баллов и IV группа (неперспективные) – 12–18 баллов. Изучаемые виды относятся к перспективным (58,8%) и среднеперспективным (41,1%). Установлено, что первичная оценка интродукции не зависит от таксономического положения вида (система рода *Viola* L. принята по С.В. Юзепчук (1949)). Виды, представленные несколькими популяциями, относятся к одной группе перспективности (за исключением *Viola incisa*). Вероятно, происхождение популяции не влияет на перспективность интродукции вида.

Данная система, как и система подобного рода, схематична, но ее применение позволяет более единообразно оценивать поведение видов разной жизненной формы и систематического положения.

#### Литература

- Некрасов В.И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М., 1980. 101 с.  
 Латин П.И., Сиднева С.В. Определение перспективности растений для интродукции по данным фенологии // Бюлл. ГБС. 1968. Вып. 69. С. 14–21.  
 Семенова Г.П. Интродукция редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск, 2001. 132 с.  
 Юзепчук С.В. Семейство *Violaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 350–451.

ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ ЛИАНОВЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА САМАРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА И В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

Жавкина Т.М.

Самара, ботанический сад Самарского государственного университета

Группа растений, имеющих жизненную форму – лиан, занимает обособленное место в мире живой природы. Морфологические особенности, активный рост, декоративные качества и полезные свойства группы данных растений, заслуживают пристального внимания для исследований при акклиматизации и интродукции лиановых растений в условиях Самарского ботанического сада и в Среднем Поволжье.

Планомерная интродукция лиан в Самарском ботаническом саду начата в 1969 году Потаповым Сергеем Ивановичем, когда на интродукционном питомнике была устроена экспозиция из декоративных видов, форм и сортов.

В первую очередь в коллекцию включались виды природного происхождения из разных частей его ареала. Это позволяло получить систематически достоверный, генетически чистый, объективно документированный материал. Большое количество семян, черенков и саженцев актинидий, например, было получено из мест естественного обитания с дальнего Востока (А.А. Титлянов), ДВО РАН (1970), Благовещенск (1971), из ЦРБС (1980, 1985). Саженцы крупноцветковых клематисов из Киевского ботанического сада: ЦРБС АН УССР, М.И. Орлов (1985). Днепропетровского ботанического сада (З.И. Невесенко, 1970), Никитского ботанического сада (М.А. Бескаравайная, 1983), из Минска от П. Ломонос (1992), из Латвии (Сигулда Ирве Арбес, 1985), из Литвы (Вильнюс, 1996), из Москвы (М.Ф. Шаронова, 1989) и Усть-Каменогорска (1987) (Бескаравайная, 1981, 1982; Риекстиня, Риекстиньш, 1990). Из Голландии от фирмы «Е. Фопма» получены сорта *Atragene* (1990). Лианы рода *Aristolochia*: *A. macrophylla*, *A. mandschurensis*, рода *Dioscorea* и другие, были получены из естественных мест обитания от А.А. Титлянова – ДВО РАН, из Благовещенска, из ЦРБС и ДБС (Титлянов, 1969).

Кроме того, семена, черенки и саженцы лиан выписывались по делектусам как из ботанических садов бывшего СССР, так и из-за рубежа. Ежегодно в интродукционные исследования включалось в среднем по 70 таксонов лиановидных растений. Итоги интродукции лиан в коллекции Самарского ботанического сада представлены в таблице.

При интродукции лиан на коллекционном участке были испытаны таксоны из 14 семейств, включающих 21 род, 108 видов и 80 форм. В настоящее время (2007 год) в коллекции сада представлены 12 семейств, 19 родов и 118 видов, форм, сортов и гибридов лиан. Возраст лиан, находящихся в коллекции составляет от 3 до 57 лет. Успешно растут, цветут и плодоносят 77 таксонов лиановидных растений. Цветут, но не образуют семян 45 таксонов лиан. Это в основном растения более длинного периода роста, основная фаза цветения которых приходится на август и сентябрь месяцы, и некоторые сортовые клематисы, не образующие полноценных выполненных семян. В фазе вегетации находятся 3 вида лиан

Систематический состав лиан в интродукционной коллекции Самарского ботанического сада

| № п/п | Семейство                                      | Использовано при интродукции |                  |                                 | По состоянию на 2007 год |                  |                                 |
|-------|------------------------------------------------|------------------------------|------------------|---------------------------------|--------------------------|------------------|---------------------------------|
|       |                                                | Количество родов             | Количество видов | Гибриды, сорта, формы, вариации | Количество родов         | Количество видов | Гибриды, сорта, формы, вариации |
| 1     | <i>Actinidiaceae</i> Hutch. (Актинидиевые)     | 1                            | 6                |                                 | 1                        | 3                |                                 |
| 2     | <i>Aristolochiaceae</i> Juss. (Кирказоновые)   | 1                            | 3                |                                 | 1                        | 2                |                                 |
| 3     | <i>Asclepiadaceae</i> R. Br. (Ластовневые)     | 1                            | 2                |                                 | –                        | –                |                                 |
| 4     | <i>Bignoniaceae</i> Juss. (Бигониевые)         | 1                            | 1                |                                 | 1                        | 1                |                                 |
| 5     | <i>Caprifoliaceae</i> Juss. (Жимолостные)      | 1                            | 9                | 2<br>1                          | 1                        | 7                | 2<br>1                          |
| 6     | <i>Celastraceae</i> R. Br. (Бересклетовые)     | 2                            | 6                |                                 | 2                        | 4                |                                 |
| 7     | <i>Dioscoreaceae</i> R. Br. (Диоскорейные)     | 1                            | 2                |                                 | 1                        | 2                |                                 |
| 8     | <i>Menispermaceae</i> Juss. (Луносемянниковые) | 1                            | 2                |                                 | 1                        | 2                |                                 |
| 9     | <i>Polygonaceae</i> Lindl. (Гречишные)         | 1                            | 1                |                                 | –                        | –                |                                 |
| 10    | <i>Ranunculaceae</i> Juss. (Лютиковые)         | 2                            | 42               | 73                              | 2                        | 26               | 41                              |
| 11    | <i>Rosaceae</i> Juss. (Розоцветные)            | 3                            | 5                |                                 | 3                        | 3                |                                 |
| 12    | <i>Schisandraceae</i> Blume (Лимонниковые)     | 1                            | 1                |                                 | 1                        | 1                |                                 |
| 13    | <i>Solanaceae</i> Juss. (Пасленовые)           | 2                            | 3                |                                 | 2                        | 3                |                                 |
| 14    | <i>Vitaceae</i> Juss. (Виноградовые)           | 3                            | 25               | 4                               | 3                        | 17               | 3                               |
|       | Итого                                          | 21                           | 108              | 80                              | 19                       | 71               | 47                              |



Рассматривая изучаемые лианы, нами были выделены природные ареалы по следующим регионам: Европы и Средиземноморья, Восточно-Азиатский, Северная Америка, а также проанализированы интродуценты гибридного происхождения. Наибольшее количество экземпляров в коллекции ботанического сада представлено растениями Восточно-Азиатского происхождения – 35 экземпляров; из регионов Северной Америки – 23 экземпляра; из Европы и Средиземноморья – 13 экземпляров; растений гибридного происхождения – 47 экземпляров. (Соколов, Связева, 1965; Шмитхюзен, 1966; Жавкина, 2007).

При анализе распределения деревянистых лиан – интродуцентов по России и Ближнему Зарубежью, была выделена группа растений с наибольшим распространением, которая включает в себя 9 видов. Из них пять видов, являются представителям Восточно-Азиатской флоры: *Actinidia kolomikta* Rupr. Maxim., *Celastrus orbiculata* Thunb., *Menispermum dauricum* DC., *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Vitis amurensis* Rupr. Два представителя из Европы и Средиземноморья: *Lonicera caprifolium* L., *Rubus caesius* L. Из флоры Северной Америки выделено два вида лиан *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., *Vitis riparia* Michx.

Анализ распространения древовидных лиан в условиях интродукции, свидетельствует, что многие виды прочно вошли в культуру, дали множество сортов и широко используются человеком. Неприхотливость и обильное плодоношение многих видов лиан, собранных в экспозиции, позволяют сохранить данный биологический материал, а также использовать коллекционный материал как учебно-познавательный для проведения занятий по ботанике, экологии и морфологии растений. В условиях Среднего Поволжья, ценными плодово-ягодными и лекарственными растениями являются *Actinidia arguta*, *Actinidia kolomikta*, *Schisandra chinensis*. Многие виды лиан: *Aristolochia*, *Lonicera*, *Celastrus*, *Menispermum*, *Atragene*, *Clematis*, *Ampelopsis*, *Parthenocissus* и *Vitis* можно широко использовать в декоративном садоводстве для вертикального озеленения.

#### Литература

- Бескаравайная М.А., Слирик Л.Н. Методические рекомендации по культуре в Крыму. Ялта, 1981. 30 с.  
Бескаравайная М.А. Итоги интродукционных испытаний видов рода *Clematis* на Южном берегу Крыма // Бюлл. Гл. бот сада АН СССР, 1982. Вып. 126. С. 7–12.  
Жавкина Т.М. К особенностям коллекций лиановых растений в ботанических садах // Вестник СамГУ – Естественная серия. 2007. № 8 (58). С. 351–360.  
Риекстиня В.Э., Риекстиньш И.Р. Клематисы. Л., 1990. 287 с.  
Соколов С.А., Связева О.А. География древесных растений СССР. М.-Л., 1965. 264 с.  
Титлянов А.А. Актинидии и лимонник. Владивосток, 1969. 174 с.  
Шмитхюзен И. Общая география растительности. М., 1966. 310 с.

### КРАТКИЕ ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ РОДА *SORBUS* L. В ГОРНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ДНЦ РАН

Залибеков М.Д., Хасаева З.Б.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Одним из направлений работы Горного ботанического сада является сохранение исчезающих и редких видов, создание коллекционных фондов (родовых комплексов), выявление в природе и введение в культуру горного растениеводства Дагестана важнейших групп плодовых и ягодных древесных растений, отобранных в результате интродукции и акклиматизации (Газиев, Омариев, 1996).

Источником пополнения генофонда могут быть дикорастущие плодовые (древесные) растения (Магомедмирзаев, 1978), которые по своим питательным и вкусовым качествам не уступают традиционным плодовым культурам. До последнего времени рябина не относилась к числу таких плодовых культур. Высокая зимостойкость рябины, по сравнению с другими плодовыми культурами, делают её перспективной для горного пловодства.

Виды рябины (*Sorbus* L.) представлены одноствольными, немногоствольными и многоствольными деревьями, распространенные в умеренном поясе Северного полушария. Из 84 видов и многих гибридных форм, в бывшем Советском Союзе произрастает 34 вида, в России отмечено 28, на Кавказе – 19, в Дагестане – 7 видов, из них введены в культуру 14 видов и сортов. (Деревья и кустарники, 1954; Львов, 1964).

Родовой комплекс видов рябины (*Sorbus* L.) ГорБС включает в себя 31 вид, 5 разновидностей, 10 сортов и 13 форм *Sorbus aucuparia* L. из различных географических районов Горного Дагестана. Некоторые из них представлены единичными особями, что объясняется низкой всхожестью семян, полученных по делектусам, отпадом в питомнике или при посадках. По ареалу естественного произрастания (Максимова, 1977) в коллекции преобладают: Европейско-средиземноморских – 14 видов, Восточно-азиатских видов – 11, Среднеазиатских – 3, Североамериканских – 1, Дагестанских – 6 видов (табл.).

Основные характеристики видов *Sorbus* L., интродуцированных в ГорБС

| Названия вида, форм, сорта.                                                     | Происхождения материала | Возраст | Период развития | Географическое происхождения.                              |
|---------------------------------------------------------------------------------|-------------------------|---------|-----------------|------------------------------------------------------------|
| <i>Sorbus aucuparia</i> L.                                                      | Дагестан. Сем.          | 5       | В               | Евр. ч. России, Дагестан, Кавказ, Крым, Европа, Средиз-рье |
| <i>S. a. var. «rossica»</i> Spath.                                              | Мичуринск. Саж.         | 19      | П               | Влад-ая область – Россия. В культуре                       |
| <i>S. a. var. «pendula»</i> (Kirehu) C. Koch.                                   | ГБС Москва Сем.         | 13      | П               | В культуре                                                 |
| <i>S. × thuringiaca</i> (Ilse) Fritsch ( <i>S. aucuparia</i> × <i>S. aria</i> ) | НижегорГУ. Сем.         | 4       | В               | Европа                                                     |
| <i>S. alnifolia</i> (Siebold & Zucc.) K. Koch.                                  | Англия. Сем.            | 4       | В               | Д. Восток, сев. Китай, Корея, Япония                       |
| <i>S. amurensis</i> Koehne                                                      | ГБС Москва. Сем.        | 16      | П               | Д. Восток – приморье. Китай, Корея                         |
| <i>S. aria</i> (L.) Crantz                                                      | ГБС Москва. Сем.        | 14      | П               | Евр. ч. России, Европа                                     |
| <i>S. cashmiriana</i> Held.                                                     | ГБС Москва. Сем.        | 14      | П               | Ср. Азия                                                   |
| <i>S. caucasica</i> Zinserl.                                                    | Дагестан. Саж.          | 7       | В               | Дагестан, Кавказ                                           |
| <i>S. chamaemespilus</i> (L.) Crantz                                            | ЛатвБС. Сем.            | 4       | В               | Европа                                                     |
| <i>S. commixta</i> Hedl.                                                        | ЛатвБС. Сем.            | 4       | В               | Д. Восток, сев. Китай, Япония                              |
| <i>S. decora</i> (Sarg.) C. K. Schneid.                                         | ЛатвБС. Сем.            | 4       | В               | Сев. Америка                                               |
| <i>S. domestica</i> L.                                                          | СтаврБС. Сем.           | 2       | В               | Крым, юг Европы, Средиз-рье                                |
| <i>S. hybrida</i> L.                                                            | ЛатвБС Сем.             | 16      | П               | Европа – Скандинавия                                       |
| <i>S. hypohensis</i> C. K. Schneid.                                             | Италия. Сем.            | 4       | В               | Восточная Азия – Китай                                     |
| <i>S. intermedia</i> (Ehrn) Pers.                                               | СтаврБС. Саж.           | 18      | П               | Евр. ч. России, Европа                                     |
| <i>S. intermedia var. arranensis</i> (Hedl.) Rehd.                              | ЛатвБС. Сем.            | 4       | В               | Европа                                                     |
| <i>S. karpatii</i> Boros                                                        | ЛатвБС. Сем.            | 4       | В               | Европа – Венгрия                                           |
| <i>S. koehneana</i> C. K. Schneid.                                              | ГБС Москва. Сем.        | 12      | П               | Центр Китая – Д. Восток                                    |
| <i>S. kusnetzovii</i> Zinserl.                                                  | Дагестан. Чер.          | 2       | В               | Дагестан, Кавказ, Турция – Мал. Азия                       |
| <i>S. latissima</i> Karpati                                                     | ЛатвБС. Сем.            | 4       | В               | Европа – Венгрия                                           |
| <i>S. mougeotii</i> Soy. – Willen et Godr.                                      | Италия. Сем.            | 6       | В               | Европа – Италия                                            |
| <i>S. pohuashanensis</i> (Hance) Hedl.                                          | СтаврБС. Саж.           | 18      | П               | Д. Восток. – сев. Китай                                    |
| <i>S. rehderiana</i> Koehne                                                     | СахалинБС. Сем.         | 5       | В               | Китай                                                      |
| <i>S. rufoferruginea</i> (Schneid.) Schneid.                                    | ГБС Москва. Сем.        | 16      | П               | Д. Восток – Япония                                         |
| <i>S. sambucifolia</i> (Cham. & Schetdl.) M. Roem.                              | НижегБС. Сем.           | 4       | В               | Дальний Восток                                             |
| <i>S. sargentiana</i> Koehne                                                    | СтаврБС. Саж.           | 18      | П               | Д. Восток – Япония                                         |
| <i>S. serotina</i> Koehne                                                       | ЛатвБС. Сем.            | 4       | В               | Сев. Китай – Д. Восток                                     |
| <i>S. subfusca</i> (Lebed.) Boiss.                                              | Дагестан. Сем.          | 3       | В               | Кавказ, Дагестан                                           |
| <i>S. tianschanica</i> Rupr.                                                    | ГБС Москва. Сем.        | 14      | П               | Ср. Азия                                                   |
| <i>S. torminalis</i> (L.) Crantz                                                | Дагестан. Сем.          | 3       | В               | Евр. ч. России, Дагестан, Кавказ, Крым, Европа, Средиз-рье |
| <i>S. turcica</i> Zinserl.                                                      | ГБС Москва. Сем.        | 14      | П               | Кавказ, Крым, Средиз-рье                                   |
| <i>S. graeca</i> (Spach) Held.                                                  | Дагестан. Сем.          | 5       | П               | Дагестан, Кавказ, Крым, Европа, Средиз-рье                 |

Интродукцию и акклиматизацию древесных растений проводим методом родового комплекса (Русанов, 1971), объектом изучения становится род в целом, со всеми его видами. Изучается биология видов от момента произрастания семян до старения и отмирания, их фенология и экология, отношения к местным условиям произрастания, биология цветения и плодоношения. Зимостойкость интродуцированных видов рябины в Горном ботаническом саду оценивали по семибальной шкале принятой Советом ботанических садов СССР (Лапин и др., 1979).

Большинство видов рябины в коллекции выращено из семян, полученных из разных ботанических садов России и стран ближнего и дальнего зарубежья, а также собранных в экспедициях по Дагестану. Настоящее сообщение является предварительным и характеризует интродукционное состояние видов рябины на 2007 год.

Фенологические наблюдения рябин различного географического происхождения нами проводились с 1998 по 2007 гг., в соответствии с принятой методикой (Иваненко, 1962). За начало вегетации мы принимали дату весеннего распускания почек, за конец – дату массового листопада, при котором рябина теряет около 70% листы.

Изучение сезонного ритма и развития видов рябины проводится на территории экспериментальной базы Горного ботанического сада (Гунибское плато, 1750 м над ур. м.). Годовое количество осадков 680 мм, средняя температура воздуха 6,7°C, средняя температура самого теплого месяца – августа – равна 16,5°C, самого холодного месяца – января – 5,2°C. Сумма температур выше +5°C – 2456, выше +15°C – 1000. Безморозный период – 167 дней (Физическая география Дагестана, 1996).

Основными лимитирующими факторами для видов рябин в условиях Горного Дагестана являются нарастание континентального климата с высотой, резкие перепады температур, снижение относительной и абсолютной влажности. Оценка зимостойкости видов рябины из различных географических районов показала их высокую устойчивость – 1 балл.

Распускание почек и начало роста побегов наблюдалось во второй-третьей декаде апреля при средне-суточной температуре 8,1–10,7°C. Первыми начинают вегетацию среднеазиатские виды *S. caschmiriana* и

*S. tianschanica*, последними – европейско-средиземноморские виды *S. turcica* и *S. aria* – в первой-второй декаде мая, при температуре 10,2–12,3°C. Заложение верхушечных почек проходит с конца июня по начало июля, а конец роста побегов у интродуцентов продолжается до конца июля. В среднем рост побегов длится 88–100 дней. Наиболее длинный период роста побегов отмечен у видов *S. caschmiriana* и *S. tianschanica*, наиболее короткий – у *S. turcica* и *S. aria*.

Одновременно с распусканием почек интенсивно растут побеги и вскоре появляются цветочные бутоны. Вслед за бутонизацией идет фаза цветения. Цветение наступает в третьей декаде мая и длится по первую-вторую декаду июня при средне суточной температуре воздуха 11–13,6°C. Массовое цветение наступает в среднем через 5–7 дней.

Созревание плодов начинается со второй-третьей декады августа у видов *S. a. f. «pendula»*, *S. pahuashanensis*, *S. sargentiana* (подрод *Eu-sorbus*), а у *S. intermedia*, *S. hybrida* (подрод *Hahnia*) в первой-второй декаде сентября. К концу третьей декады сентября плоды созревают полностью (приобретают свой естественный цвет) независимо от видовой принадлежности.

Сроки листопада (конец вегетации) и начало роста (начало вегетации) зависят от биологических особенностей вида и метеорологических условий. Первыми заканчивают вегетацию виды *S. sargentiana*, *S. caschmiriana* (подрод *Eu-sorbus*), к второй-третьей декаде октября. Последними, к первой декаде ноября, завершают вегетацию *S. turcica*, *S. aria* (подрод *Hahnia*).

Большинство видов рябин – мезофильные лесные растения. Как и многие другие древесные растения, они обладают различными биологическими свойствами и по разному реагируют на условия произрастания. Поэтому при интродукции необходимо проследить за ростом и развитием потомства интродуцируемых рябин, полученных из семян своей репродукции. Изучение роста и развития потомства служит надежным методом проверки адаптивного потенциала потомств семенного происхождения на устойчивость и продуктивность, ибо для интродукционных целей важны показатели акклиматизации, определяемые именно по росту, развитию и устойчивости рябин в условиях интродукции (Некрасов, 1993). Использовали разные модели структурного анализа побегов интродуцентов – при переходе в генеративное состояние, по соотношению лидерных и боковых осей роста, в динамике роста сеянцев и другими морфологическими признаками. Общей для разных видов является модель динамики роста сеянцев рябин в первые критические годы, которая может быть использована для интродукционного прогнозирования (межвидовые различия) и селекционных целей (межпопуляционная изменчивость и индивидуальная изменчивость).

Для изучения жизнеспособности использовали семена местной репродукции собранные с деревьев рябины в коллекции ГЭБ. Всего были изучены сеянцы 10 видов и 5 форм *S. aucuparia* различного географического происхождения. *S. sargentiana*, *S. pahuashanensis*, *S. caschmiriana*, *S. intermedia*, *S. turcica*, *S. arranensis*, *S. boconyensis*, *S. karpattii*, *S. turingiaca*, *S. aucuparia* var. «*pendula*», *S. aucuparia* var. «*rossica*», *S. aucuparia* (Хупри, Дагестан), *S. aucuparia* (Ширах, Дагестан), *S. aucuparia* (Колоб, Дагестан)

Прорастание семян у видов рябины надземное. В третьей декаде апреля, когда среднемесячная температура воздуха составила 4,9–6,5°C, появляются две темно-зеленые, мясистые, супротивно расположенные семядоли. Во второй-третьей декаде мая появляются первые листья. Раньше всех их появление отмечалось у *S. caschmiriana*, *S. pahuashanensis*. Позднее всего – *S. intermedia*, *S. aria*, *S. turcica*. У большинства же растений первые листья формировались через 10–25 дней после появления всходов.

В мае интенсивность роста сеянцев всех видов была одинаковая. Среднемесячный прирост не превышал 1,8 см. В дальнейшем более интенсивным ростом отличались *S. aucuparia* (Россия) 10,1 см, *S. boconyensis* 12,3 см, *S. intermedia* var. *arranensis* 9,2 см. Рост продолжался до июля месяца. Наименьший прирост наблюдался у *S. sargentiana* 3,2 см, *S. turcica* 5,1 см, *S. aucuparia* (Дагестан) 4,6 см.

В третьей декаде августа семядоли сморщиваются и опадают. Продолжительность жизни семядолей составляет 115–130 дней. Верхушечная почка начинает формироваться со второй декады сентября (*S. sargentiana*, *S. × turingiaca*) и продолжается до второй декады октября (*S. pahuashanensis*, *S. intermedia*). Конец вегетации во многом зависит от осенних заморозков, первыми заканчивают вегетацию *S. sargentiana*, *S. aucuparia* во второй-третьей декаде октября, остальные виды в первой декаде ноября или уходят под снег не сбросив оставшиеся листья.

На второй год жизненного цикла у сеянцев большинства видов прирост увеличивается, а продолжительность вегетации сокращается, лидирующая роль терминальной почки сохраняется, обеспечивая монопоидальный рост побега. Во второй год интенсивность роста побегов затухает во второй-третьей декаде августа, в среднем на 25–30 дней позже, чем у взрослых интродуцентов. Наибольший прирост на сеянцах *S. pahuashanensis* 37,2 см, *S. aucuparia* (Россия) 34,6 см, *S. i. var. arranensis* 41,4 см, наименьший – *S. sargentiana* 5,1 см, *S. aucuparia* (Дагестан) 17,6 см, *S. karpattii* 13,4 см.

Таким образом, данные фенологических наблюдений за 1998–2007 гг. позволили выявить наиболее перспективные виды *Sorbus* L. к условиям внешней среды Горного Дагестана. Результаты исследований дина-

мики роста побегов сеянцев рябины, при возделывании в одних и тех же условиях зависит от биологических особенностях вида, погодных условий вегетационного периода.

Литература

- Газиев М.А., Омариев М.М. Ресурсы обогащения горной древесной флоры и развития садоводства в Дагестане // Интродукционные ресурсы горного растениеводства. Махачкала, 1996. С. 4–14.
- Деревья и кустарники СССР. М.-Л., 1954. Т. III. С. 458–484.
- Ивоненко Б.И. Фенология древесных и кустарниковых пород. М., 1962. 184 с.
- Латин П.И., Калущий К.К., Калущая О.Н. Интродукция лесных пород. М., 1979. 224 с.
- Львов П.Л. Леса Дагестана. Махачкала, 1964. 215 с.
- Магомедмирзаев М.М. Пути выявления и использования генетических ресурсов высших растений // Общая генетика. М., 1978. Т. 3. С. 130–168.
- Максимова Г.В. Виды рода *Sorbus* L., интродуцированных Ботаническим садом АН УзССР // Ташкент. 1977. С. 142–220.
- Некрасов В.И. Генетические аспекты естественного и искусственного отборов в интродукции растений // Журнал общей биологии. 1993. Т. 54. № 3. С. 333–341.
- Николаева М.Г., Лязгунова И.В. и др. Биология семян. М., 1999. 224 с.
- Русанов Ф.Н. Метод родовых комплексов в интродукции растений и его дальнейшее развитие // Бюлл. ГБС АН СССР. 1971. Вып. 81. С. 15–20.
- Физическая география Дагестана // Махачкала 1996. 383 с.

**ЭКСПОЗИЦИИ И КОЛЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ ФОНДОВОЙ ОРАНЖЕРЕИ ГБС РАН:  
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ**

**Золкин С.Ю.**

*Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН*

В современном мире с каждым годом все меньше остается нетронутых участков, занятых естественными природными ассоциациями растений. Практически не осталось первичных степей, стремительно уменьшаются площади лесов, особенно тропических, увеличивается загрязненность рек и озер. Саванны перемещаются в сторону экватора, вследствие вырубок тропических лесов, но площадь их остается почти постоянной, из-за наступления пустынь. Если 20 лет назад в Нигерии и Центрально-Африканской Республике площадь тропических лесов была 30%, то сейчас в результате демографического взрыва и стремительной урбанизации их практически не осталось. В 3 раза уменьшились площади лесов в Коста-Рике. Чуть лучше ситуация в Конго, Бразилии и Индонезии, где площади экваториальных лесов за те же 20 лет уменьшились на 10–15%. Кроме того, отдельные виды растений, прежде всего из тропических лесов, обладают повышенной чувствительностью к загрязнению воздуха, ухудшению водного питания, не выдерживают конкуренции с инвазионными видами. Следствием этого является ещё более быстрое уничтожение «чувствительных видов», а растительные сообщества становятся менее разнообразными, уменьшается их экологическая гибкость, что может привести к их гибели в случае резких изменений климата. В создавшейся ситуации наиболее значимой задачей ботанических садов (в т.ч. оранжерей) является содействие охране биоразнообразия и экологического образования населения. Коллекции растений представляют собой генные банки, на основе которых можно и нужно проводить работы по репатриации редких видов.

В фондовой оранжерее ГБС на конец 2007 года насчитывалось 6386 наименований (5576 видов, подвидов и 810 сортов), относящихся к 1423 роду и 219 семействам. За последние годы общее число родов, видов и сортов растений увеличивалось (табл. 1), за счет превышения пополнения новыми таксонами над выпадом (табл. 2). Площадь оранжереи составляет 5000 м<sup>2</sup>, максимальная высота – 14,5 м. В коллекции собраны растения тропиков и субтропиков, относящиеся ко всем отделам ныне живущих сосудистых растений.

Таблица 1

**Общие систематические данные по оранжерее ГБС (по годам)**

| Год  | Число семейств | Число родов | Число видов, подвидов и сортов |
|------|----------------|-------------|--------------------------------|
| 2003 | 212            | 1215        | 5386                           |
| 2004 | 211            | 1277        | 5624                           |
| 2005 | 212            | 1312        | 5754                           |
| 2006 | 213            | 1340        | 5906                           |
| 2007 | 219            | 1423        | 6386                           |

Таблица 2

## Пополнение коллекций и экспозиций (по годам, с учетом выпавших)

| Год  | Число семейств | Число родов | Число видов, подвидов и сортов |
|------|----------------|-------------|--------------------------------|
| 2004 | -1             | 62          | 238                            |
| 2005 | 1              | 35          | 130                            |
| 2006 | 1              | 63          | 267                            |
| 2007 | 6              | 83          | 480                            |

Отделения фондовой оранжереи делятся на экспозиционные и коллекционные.

Обзорно-ознакомительные экскурсии проводятся во всех 5 экспозиционных отделениях: «Тропики Старого Света», «Тропики Нового Света», «Сухие субтропики», «Влажные субтропики» и «Растения Австралии и Новой Зеландии». За прошедшие более полувека принципы экспонирования растений в оранжерее менялись. В первые 10–15 лет функционирования оранжереи растения на экспозициях были сгруппированы по их географическому происхождению. Следующим этапом стало создание ботанико-географических экспозиций, отражающих растительный покров отдельных крупных районов тропических и субтропических зон земного шара (Дыбская, 1975). Эта концепция была подготовлена на основании предварительной комплексной научной работы. К 1969 г. была создана оригинальная детальная схема ботанико – географической классификации растительных единиц Земли, а к 1972 г. проведено ботанико – географическое районирование нашей планеты на основе совпадений границ ареалов ценофильных видов на границах фитохорий (Разумовский, 1969, 1980). Однако со временем практика введения таких экспозиций, в которых на малых площадях в пределах одного оранжерейного отделения с определенными влажностно – температурными режимами выращивались виды из конкретного географического региона, но разные по экологии, привело к выпадению, либо к угнетению ряда растений, и экспозиции теряли выставочный вид. Поэтому с 1984 года экспозиции были реконструированы по эколого-географическому принципу. На каждой экспозиции старались представить доминантные виды сообществ (*Quercus ilex*, *Ficus benghalensis*, виды *Eugenia*, *Eucalyptus*, *Acacia*) и ландшафтно-важные виды, играющие заметную роль в современном растительном покрове (*Cecropia lyratiloba*, *Ceiba pentandra*, *Adansonia digitata*, *Casuarina* spp.). В настоящее время такие экспозиции дополняются и создаются новые, в первую очередь высаживаются именно доминантные и ландшафтно-важные виды. В 2004 г. была реконструирована и значительно дополнена новыми видами экспозиция суккулентных растений Америки. В наше время меняются основные принципы пополнения экспозиций. Если раньше основной задачей было представить максимальное для данной площади разнообразие семейств, а в пределах семейств – родов и видов, то сейчас первоочередной целью представляется сохранение в культуре и демонстрация посетителям редких и исчезающих растений мировой флоры, многие из которых являются реликтовыми и эндемичными (*Metasequoia glyptostroboides*, *Sequoiadendron giganteum*, *Stangeria eriopus* и др.). В 2006 и 2008 гг. в оранжерею были подарены по экземпляру *Wollemia nobilis* W.G. Jones, K.D. Hill et J.M. Allen (*Araucariaceae*) – (*Araucariaceae*) – недавно открытого нового монотипного рода, «живого ископаемого», эндемичного для узкой долины в горных лесах Юго-Восточной Австралии. Также важным является стремление показать посетителям, которые может быть никогда не побывают в южных странах, многообразие растительного мира. Во-первых, это растения с метаморфизированными побегами (виды *Ruscus*, *Phyllanthus angustifolius*, *Muehlenbeckia platyclados*). Во-вторых, растения, сохранившие в своей структуре примитивные признаки, которые сближают их с возможными древними предками. Например, вильчатое жилкование листьев *Stangeria eriopus* (*Stangeriaceae*), *Ginkgo biloba* (*Ginkgoaceae*) – оба вида из отдела *Gymnospermae* – напоминает аналогичное жилкование типа *Marattia* из отдела *Polypodiophyta*. Древесина *Trochodendron aralioides* (*Trochodendraceae*) из *Angiospermae* не имеет сосудов и водопроводящие элементы представлены исключительно очень длинными трахеидами, которые гораздо более примитивные, чем у большинства современных *Gymnospermae*. В-третьих, важно показать виды экологически крайних местообитаний – низменных и горных субтропических и тропических лесов, саванн и пустынь. Особый интерес представляет экспозиция растений из засушливой Юго-Западной Австралии – это небольшие деревца и кустарники *Melaleuca*, *Callistemon* (*Myrtaceae*), *Nakea* (*Proteaceae*). Эти растения очень декоративны, и кроме того, являются пиропитами – быстро восстанавливаются после пожаров. Обгоревшие, но уцелевшие растения дают новые молодые побеги, а на месте погибших появляются массовые всходы – семена этих растений могут долго храниться в почве, и начинают активно прорастать после обработки огнем (вероятно, в оболочке семян содержатся особые вещества или ферменты, стимулирующие прорастание после высокотемпературной обработки). В коллекции содержатся и планируется создать общедоступную экспозицию из насекомоядных растений (виды *Drosera*, *Drosophyllum*, *Sarracenia*, *Nepenthes*). Небольшая, но своеобразная группа мирмекофильных растений представлена на экспозиции (*Cecropia lyratiloba*) и в коллекциях (*Dischidia rafflesiana*, *Hydnophytum formicarum*). Растения эти интересны тем, что имеют разнообразные по морфологии модифицированные органы, но поскольку они в природе занимают различные экологические ниши, есть определенные сложности в их демонстрации на одной экспозиции.

Уникальное собрание разных групп растений находится в 14 коллекционных отделениях. Первыми поступлениями были растения, переданные из ботанических садов Германии, прежде всего из Сансуси (Потсдам) в 1948–

1950 гг. В течение первых десяти – пятнадцати лет функционирования оранжереи основной задачей было оперативное накопление основного фонда растений. В этот период было получено много растений из БИН РАН, а также ботанических садов Москвы, Киева, Сочи, Сухуми, Баку и Батуми. Так из оранжерей БИНа прижились растения *Podocarpus totara*, *Sequoia sempervirens*, *Metasequoia glyptostroboides*, некоторые виды *Nymphaea*, из ботанического сада МГУ – древовидные папоротники *Alsophila glabra*, *Blechnum brasiliense* var. *crispum* Hort., а также *Colocasias antiquorum* из семейства ароидных и *Villaresia grandiflora* из икациновых. Любопытно отметить, что в это время коллекции семейств *Orchidaceae* и *Cactaceae* насчитывали 65 и 45 видов соответственно, уступая 79 видам семейства *Polypodiaceae*. Однако, многие семейства было представлены весьма неполно – всего 1–2 видами. Значительное число видов растений было выращено из семян, полученных по делектусам ботанических садов, и уже в начале 60-х годов в оранжерее ГБС были представлены многие виды, ассортимент которых обычно предлагается для обмена ботаническими садами Европы. С этого времени начинается второй этап – формирование определенных коллекций растений. Расширяются международные связи и устанавливаются научные контакты с ботаническими садами Австралии, Новой Зеландии, ЮАР, Кубы, Канарских островов. Из этих регионов стали поступать семена, собранные в природе. Очень важным для комплектования коллекции явились сборы в природе в ходе научных экспедиций в Индию (1961), США (1976, 1977, 1984), Вьетнам (1989), в страны бассейна Атлантического и Индийского океанов на исследовательском судне «Академик Вернадский» (1981). В итоге оранжерея ГБС пополнилась несколькими сотнями новых видов растений, которые сейчас составляют основу коллекций орхидных, кактусовых и ароидных. В настоящее время принцип пополнения коллекций подробно документированными сборами из природы стал приоритетным. Во-первых, за последнее время намного возросли возможности путешествовать в самые отдаленные и труднодоступные уголки мира, и сотрудники оранжереи, а чаще её посетители привозят самые разнообразные растения. При этом усложнилась задача их таксономической проверки – не хватает современных определителей по ряду тропических и субтропических семейств, а систематика многих таксонов является спорной. Во-вторых, увеличилось число присылаемых семян, выписанных по делектусам ботанических садов и специализированных фирм, в которых точно описаны места сбора материала в природе. Коллекция представителей семейства *Orchidaceae*, насчитывающая 209 родов, 1159 видов и приблизительно 300 сортов, занимает четыре отделения и является самой крупной в оранжерее. Эта коллекция пополняется за счет сборов из природы, в основном из Вьетнама. Следующей по числу видов, подвидов и сортов является коллекция представителей семейства *Cactaceae*. В настоящий момент идет более подробная инвентаризация этой коллекции, поскольку много новых поступлений имеют полевые номера, т.е. были собраны в единичных дизъюнктивных популяциях, и в будущем могут быть описаны в ранге отдельных форм, подвидов, видов и даже родов. За 2007 год собрание кактусовых в оранжерее пополнилось 246 новыми наименованиями (более 50% от общего числа пополнения), из которых 117 относятся к роду *Sulcorebutia*. В коллекциях *Cactaceae* и *Orchidaceae* представлено много редких в природе и эндемичных видов. Сохранение и размножение в условиях оранжереи таких растений, а также трудных в культивировании является современным приоритетом формирования и пополнения коллекций. В отделении редких субтропических растений содержится уникальная в России коллекция представителей семейства *Proteaceae*, многие из которых эндемики, занесены в CITES, и очень прихотливы в культуре. Благодаря разработке опытным путем основ агротехники этих растений – условия прорастания семян, составление питательных субстратов, влияние температурных и световых факторов – почти все экземпляры протейных цветут, а некоторые дают семена. Кроме того, в этом отделении представлены и ежегодно пополняются редкие виды из других семейств – *Austrobaileya scandens* (*Austrobaileyaceae*), *Dysosma pleiantha* (*Berberidaceae*), *Brasenia schraberi* (*Cabombaceae*), *Fokienia hodginsii* (*Cupressaceae*), *Eriocaulon cinereum* и *E. coeruleum* (*Eriocaulaceae*), *Gunnera tinctoria* (*Gunneraceae*), *Helwingia japonica* (*Helwingiaceae*), *Backhousia citriodora* (*Myrtaceae*), *Sundacarpus amara* (*Podocarpaceae*) и др. В других отделениях собраны представительные коллекции *Araceae*, *Begoniaceae*, *Bromeliaceae*, *Cycadaceae*, *Ericaceae* (прежде всего виды и сорта *Rhododendron*), *Gesneriaceae*, разные семейства папоротников и тропических водных растений. Коллекции фондовой оранжереи являются прекрасной базой для научных исследований.

Завершается строительство нового комплекса оранжерей, который в высоту будет достигать 33,6 м. Он будет состоять из двух высоких симметричных экспозиционных оранжерей по краям с одной небольшой экспериментальной коллекционной оранжереей с водными растениями в центре. В одной экспозиционной оранжерее будет представлено разнообразие тропических растений, и, кроме того, будут три разных по площади бассейна с водными растениями. Позднее будет построена вторая экспозиционная оранжерея, в которой будут демонстрироваться субтропические растения. На настоящий момент обсуждаются будущий таксономический состав и принципы демонстрации растений на экспозициях, а также возможности их переноса из действующей фондовой оранжереи. Планируется, что на освободившихся площадях в фондовой оранжерее будут созданы новые тематические экспозиции.

#### Литература

Дыбская Т.И. Тропики и субтропики в Москве: Краткий путеводитель по Фондовой оранжерее Главного ботанического сада АН СССР. М., 1975. 56 с.

Разумовский С.М. О границах ареалов и флористических линиях // Бюлл. ГБС. 1969. Вып. 72. С. 20–28.

Разумовский С.М. Ботанико-географическое районирование Земли как предпосылка успешной интродукции растений // Интродукция тропических и субтропических растений. М., 1980. С. 10–27.

## СОПРЯЖЕННОСТЬ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *ACER* L. С ФЕНОЛОГИЧЕСКИМ КАЛЕНДАРЕМ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

Калугин Ю.Г.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Неоднократно отмечалось, что фенологическое развитие растений является одним из наиболее важных показателей адаптированности при интродукции. Поэтому фенология рода *Acer* L. всесторонне исследовалась как для отдельных регионов (Аксенова, 1975; Булыгин, Фирсов, 1983; Тагильцева, 1986), так и по отдельным фенофазам (Цхоидзе, 1974; Курдюк, 1987). Но остаются неучтенными вопросы сезонной сопряженности с местным фенологическим календарем и определение оптимальных сроков наступления фенофаз в конкретных условиях среды.

Основой для данной работы послужили материалы дендрофенологических наблюдений кафедры ботаники и дендрологии Санкт-Петербургской Государственной Лесотехнической академии (ГЛТА). Определение сроков наступления и индикация фенофаз производилось по методике Н.Е. Булыгина (Булыгин, 1979). Группы зимостойкости (ГЗм) приведены по Н.Е. Булыгину, Г.А. Фирсову (1983).

Самая ранняя фаза в сезонном развитии кленов – начало роста цветочных почек (Ц<sup>1</sup>). Она была зарегистрирована для 22 растений. Ее наступление охватило 3 феноэтапа (ФЭ) и составило 31 день. Первым набухание почек произошло у местного вида *A. platanoides* L. и совпало с ФЭ снеготаяния (СТ1), где индикатором этапа является начало сокодвижения у этого вида. Несколькими позже (СТ2), когда начинается сокодвижение у *Betula pendula* Rotch, в данную фазу вступают еще 8 видов и форм, в том числе *A. platanoides* L. 'Schwedleri', *A. mono* Maxim., *A. tegmentosum* Maxim., *A. rubrum* L., *A. negundo* L., *A. barbinerve* Maxim., *A. saccharinum* L. и *A. glabrum* Torr. И во время пыления *Alnus incana* (L.) Moench (ФЭ оживления весны (ОВ1)) фаза наступает у последних растений: старого экземпляра *A. mono*, *A. argutum*, *A. negundo* L., *A. pensylvanicum* L., старого экземпляра *A. rubrum*, а так же *A. saccharum* Marsh. Анализ внутривидовой изменчивости этой фазы показывает, что более старые экземпляры растений и их формы вступают в фазу позже. Так у *A. mono* при возрасте 93 и 28 лет разница в 11 дней, у *A. negundo* при 62 и 44, у *A. rubrum* при 92 и 40 года она составляет соответственно 8 и 10 дней, а у *A. saccharinum* и *A. saccharinum* L. 'Wieri' 5 дней.

С начала апреля и на протяжении 3 феноэтапов года начинается набухание вегетативных почек (ПБ<sup>1</sup>). На первом этапе (СТ2) в данную фазу вступило 5 видов (8 модельных особей) – *A. platanoides* L. (3 модели), *A. ukurunduense* Trautv. et Mey. (2 модели), *A. mono* Maxim., *A. tegmentosum* Maxim., *A. tataricum* L. При этом 6 растений данного списка относятся к моделям местной репродукции, и кроме *A. tegmentosum* Maxim., относятся либо к местным видам либо к дальневосточным. Для растений всей этой группы характерна высокая зимостойкость (средний балл равен 1,4). Во время следующего феноэтапа (ПБ1) в фазу вступает 72% исследуемых растений (40 видов). Однако, растения на этом феноэтапе обособливаются в две группы: вступающие в фазу в первой половине этапа (с 10.04 по 18.04) и имеющие высокую зимостойкость (ГЗм – 1.6), как, например, *Acer barbinerve* Maxim., *A. ginnala* Maxim., *A. glabrum* Torr., *A. rubrum* L., *A. pseudosieboldianum* (Pax) Komar., *A. negundo* L., *A. tschonoskii* Maxim., *A. ukurunduense* Trautv. et Mey., *A. platanoides* L., *A. saccharinum* L. и растения, вступающие в фазу во второй половине этапа (с 19.04 по 26.04) и имеющие среднюю ГЗм 3,1 (*Acer divergens* Koch ex Pax, *A. grosseri* Pax., *A. carpinifolium* Siebold. et Zucc., *A. cissifolium* (Siebold et Zucc.) K. Koch., *A. flabellatum* Rehd., *A. heldreichii* Orph., *A. japonicum* Thunb., *A. mandshuricum* Maxim., *A. opalus* Mill., *A. japonicum* Thunb., *A. palmatum* Thunb., *A. pensylvanicum* L., *A. pseudoplatanus* L., *A. robustum* Pax., *A. saccharinum* L., *A. saccharum* Marsh., *A. turkestanicum* Pax., *A. triflorum* Komar., *A. trautvetteri* Medwed. Так же следует отметить ряд видов с наименьшей внутривидовой фенологической изменчивостью по данной фазе и вступившей в нее в течение одного феноэтапа – *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Komar., *A. negundo* L., *A. ginnala* Maxim., *A. pseudoplatanus* L., *A. rubrum* L., *A. heldreichii* Orph., *A. saccharinum* L. Они достаточно зимостойки (ГЗм 1,0–2,0). Последний феноэтап (ОВ2, начало 27.04), где индикатором его наступления является зацветание *Salix caprea* L., охватывает такие виды как *Acer circinatum* Pursh., *A. oliverianum* Pax., *A. griseum* (Franch.) Pax., *A. hersii* Rehd., *A. miyabei* Maxim., *A. semenovii* Reg. et Herd., *A. sino-purpurascens* Cheng., *A. velutinum* Boiss. f. 'wolfii' (Schwer.) Rehd., *A. henryi* Pax., *A. rufinerve* Siebold et Zucc., *A. diabolicum* Blume ex K. Koch., *A. stachyophyllum* Hiern., *A. × coriaceum* Bosc ex Tausch. и формы *A. campestre* L. При этом данные виды имеют самую низкую группу зимостойкости – 4,0. Анализируя данные следует сказать, что формы и старые экземпляры всех видов всту-

падают в эту фазу на 7–10 дней позже. Так же более раннее (на 6–9 дней) наступление фазы наблюдается у растений местной репродукции. Таким образом, продолжительность этой фазы охватывает у разных видов месяц, где самым ранним является местный вид – *Acer platanoides* L. (2 апреля), а самыми поздними видами *A. diabolicum* Blume ex K. Koch. и *A. stachyophyllum* Hiern., *A. × coriaceum* Bosc ex Tausch., *A. sieboldianum* Miq. (соответственно 1, 2 и 3 мая).

С середины феноэтапа OB2 начинается вегетация (фаза Пб2 – разverzание вегетативных почек) у дальневосточных видов – *Acer barbinerve* Maxim., *A. ukurunduense* Trautv. et Mey., *A. ginnala* Maxim., *A. tegmentosum* Maxim.; Северо-Американских – *A. negundo* L., *A. spicatum* Lam., *A. saccharinum* L., а так же местного *A. platanoides* L. и хорошо акклиматизированного *A. tataricum* L. Данные растения, как указывалось ранее, вполне зимостойки (средняя ГЗм 1.2). 51% растений разverzает почки на феноэтапе PB1 (индикатор – начало облиствения *Betula pendula* Roth.), и как для предыдущей фазы делятся на две группы - с высокой зимостойкостью (ГЗм=1,6), разverzающие почки с 8 по 13 мая – *Acer tschonoskii* Maxim., *A. mandshuricum* Maxim., *A. rubrum* L., *A. glabrum* Torr. и экземпляры, из семян местной репродукции (*A. pseudosieboldianum* (Pax) Komar., *A. campestre* L., *A. heldreichii* Orph.) и зимостойкая группа видов (ГЗм=3,0) вступающая в фазу с 14 по 18 мая – *A. mono* Maxim., *A. japonicum* Thunb., *A. saccharum* Marsh., *A. cappadocicum* Gleditsch., *A. circinatum* Pursh., *A. pennsylvanicum* L., *A. turkestanicum* Pax., *A. cissifolium* (Siebold et Zucc.) K. Koch., *A. pseudosieboldianum* (Pax) Komar., *A. davidii* Franch., *A. grosseri* Pax., *A. rufinerve* Siebold et Zucc., *A. semenovii* Reg. et Herd. При этом 37% начинает вегетацию одновременно с зацветанием *Padus avium* Mill. (феноэтап PB2). Эти растения показали наименьшую приспособленность к данному климату (ГЗм=4,0) среди всех изученных моделей. Это Восточно-азиатские виды – *A. robustum* Pax., *A. sino-purpurascens* Cheng., *A. stachyophyllum* Hiern., *A. griseum* (Franch.) Pax., *A. henryi* Pax., *A. × coriaceum* Bosc ex Tausch., *A. flabellatum* Rehd., *A. oliverianum* Pax., *A. hersii* Rehd., *A. triflorum* Komar., *A. palmatum* Thunb., *A. carpinifolium* Siebold et Zucc., *A. diabolicum* Blume ex K. Koch., *A. miyabei* Maxim., и европейские – *A. hyrcanum* Fisch. et Mey., *A. velutinum* Boiss. (Schwer.) Rehd., *A. opalus* Mill., *A. monspessulanum* L., *A. pentapomicum*, *A. divergens* Koch ex Pax. Вследствие резкого увеличения среднесуточной температуры на данных периодах растения в целом более дружно вступают в фазу разverzания почек, чем их набухания и весь период занимает 2 декады (со 2 по 23 мая).

Столь же дружно наступает облиствение, проходящее в две последние декады мая (с 9 по 31) и охватывающее два феноэтапа – PB1 (31% растений) и PB2 (69% растений). Первыми вступают в фазу *A. platanoides* L., *A. barbinerve* Maxim., *A. spicatum* Lam., *A. ginnala* Maxim., *A. tegmentosum* Maxim., *A. rubrum* L., *A. tschonoskii* Maxim., *A. mandshuricum* Maxim., *A. shirasawanum* Koidz., *A. glabrum* Torr. Следует отметить, что 21 модель из 34, вступивших в данную фазу на первом этапе является растением местной репродукции. Остальные растения прошли фазу во время второго подэтапа разгара весны. Самыми ранними (19 мая) из них были *A. argutum* Maxim., *A. negundo* L. и старый экземпляр *A. platanoides* L., а самыми поздними (29 мая) – *A. carpinifolium* Siebold et Zucc., *A. diabolicum* Blume ex K. Koch., *A. divergens* Koch ex Pax., *A. opalus* Mill. ssp. *obtusatum* (Willd.) Gams., *A. sino-purpurascens* Cheng. и 31 мая – *A. hyrcanum* Fisch. et Mey. ssp. *stevenii* (Pojark.) E. Murray.

Одновременно с набуханием почек, начиная с 3-й декады апреля, наступает цветение у *A. saccharinum*, *A. rubrum*, *A. barbinerve*. Первым оно было у молодых (23 года) экземпляров местной репродукции и старого (114 лет) *A. saccharinum* – 21–23.04. За ним зацветают взрослые экземпляры (48 и 97 лет) этого же вида – 30.04–2.05. В разгар весны зацветает 78% всех вступивших в эту фазу видов, как *A. negundo*, *A. mono*, *A. tegmentosum*, *A. cappadocicum*, *A. platanoides*, *A. saccharum*, *A. turkestanicum*, *A. campestre*, *A. argutum*, *A. pennsylvanicum*, *A. mandshuricum*, *A. pseudosieboldianum*, *A. hyrcanum*, *A. glabrum*, *A. miyabei*, *A. heldreichii*, *A. spicatum*, *A. circinatum*, *A. ukurunduense*, *A. pseudoplatanus*, *A. trautvetteri*. И на этапе начала лета цветение наблюдается у *A. semenovii* и 2 местных – *A. ginnala* и *A. tataricum*. Тем самым данная фаза охватывает 3 феноэтапа (6 подэтапов) на протяжении 56 дней.

Самое раннее созревание плодов (Пл3) происходит у североамериканских видов *A. saccharinum* и *A. rubrum* в середине июня (18.06). Большинство видов проходит фазу с конца августа по вторую декаду октября. В основной группе созревание плодов первым наступает у местных *Acer ginnala*, *A. tataricum* (29.08–02.09) одновременно с пожелтением листьев березы повислой (феноэтап HO1), а во второй декаде сентября (ФЭ HO2) в фазу вступают *A. ukurunduense* и *A. semenovii* (12–13.09). Во время следующего феноэтапа (ЗО1, индикатор – пожелтение листьев Ивы козьей) массово начинается плодоношение таких кленов как *A. barbinerve*, *A. tegmentosum*, *A. mono*, *A. pseudosieboldianum*, *A. mandshuricum* (19–29.09). Последними, на рубеже очередного феноэтапа, плодоносят североамериканские виды – *A. spicatum*, *A. pennsylvanicum* (29.09–1.10). На второй этап золотой осени, одновременно с полным пожелтением листьев березы повислой, приходится самое большое количество видов, вступающих в фазу плодоношения (44%). Сюда вошли *A. argutum*, *A. saccharum*, *A. hyrcanum*, *A. campestre*, *A. circinatum*, *A. negundo*, *A. miyabei*, *A. heldreichii*, *A. platanoides*, *A. glabrum*, *A. cappadocicum*, которые осуществили фазу ПЛЗ до 14 октября. Лишь у *A. trautvetteri*, *A. turkestanicum*, *A. pseudoplatanus* средняя дата плодоношения (15–17.10) приходится на глущу



бокую осень (одновременно с полным опадением листвы березы повислой). И старое растение (112 лет) формы *'Purpureum'* клена ложноплатанового завершает последней (24.10) данную фазу развития среди всех наблюдаемых моделей. Амплитуда в динамике созревания урожая у исследованных видов (исключая сахаристый и красный) составляет в среднем 1,5 мес. Следует отметить, что плодоношение наблюдается только у растений зимостойких и сравнительно зимостойких, у которых в нормальные годы не наблюдается повреждений.

Самый продолжительный период времени занимает фаза завершения роста побегов (121 день и 11 феноэтапов). В конце 3-го этапа разгара весны, одновременно с зацветанием Сирени обыкновенной оканчивают рост побегов *A. tegmentosum*, взрослое растение местной репродукции, На двух этапах начала лета (индикаторы – зацветание *Rubus idaeus* L. и *Rubus caesicus* L.) оканчивают рост побегов старые экземпляры (63–114 лет) *A. mandshuricum*, *A. barbinerve*, *A. ginnala*, *A. ukurunduens*, *A. spicatum*, *A. pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *A. rubrum*, *A. saccharinum*, а также растения местной репродукции *A. rubrum*, *A. pseudosieboldianum*, *A. negundo*, *A. tataricum*, *A. campestre*, *A. ukurunduense*, *A. barbinerve*, *A. ginnala*. Данные экземпляры растений оказались хорошо адаптированы к местным условиям и лишь немного теряют в зимостойкости при более поздних сроках прохождения фазы (средняя группа зимостойкости от 1,1 до 1,3). Наступление этапов полного лета так же характеризует окончание роста побегов у возрастных растений *A. platanoides* L. *'Schwedleri'* (K. Koch.), *A. negundo*, *A. mono* и растений местной репродукции *A. heldreichii*, *A. pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *A. saccharinum*, *A. campestre*, *A. tegmentosum*, *A. mandshuricum*, *A. circinatum*, хотя и несколько менее зимостойких (ГЗ 1,7–1,9). На последнем этапе полного лета (индикатор – созревание плодов малины) оканчивают рост побегов сравнительно не зимостойкие экземпляры (средняя группа зимостойкости – 2,7) таких видов как *A. glabrum*, *A. campestre*, *A. miyabei*, *A. turkestanicum*, *A. shirasawanum*, *A. pseudoplatanus*, *A. japonicum*, *A. saccharinum*, *A. semenovii*, *A. spicatum*. С 7 по начало третьей декады августа происходит спад лета, во время которого плоды смородины альпийской и рябины обыкновенной, и одновременно с происходит завершение роста побегов у сравнительно не зимостойких и обмерзающих ежегодно и сильно экземпляров видов *A. heldreichii*, *A. circinatum*, *A. pseudoplatanus* L. *'Purpureum'*, *A. triflorum*, *A. monspessulanum*, *A. rufinerve*, *A. trautvetteri*, *A. campestre* L. var. *pseudomarsicum*, *A. opalus*, *A. palmatum*, *A. cappadocicum*. Наступление фазы ЗПБ4 совпадающее со временем начала желтения листвы березы повислой (первоосень) и позже, приводит к полному вымерзанию. Такое явление наблюдалось у представителей средне и восточно-азиатского региона *A. velutinum* Boiss. f. *'wolfii'* (Schwer.) Rehd., *A. carpinifolium*, *A. cissifolium*, *A. divergens*, *A. griseum*, *A. robustum*, *A. flabellatum*, *A. diabolicum*, *A. grosseri*, *A. stachyophyllum*, *A. hersii*, *A. × coriaceum*, *A. sino-purpurascens*, *A. henryi*, *A. oliverianum*, *A. pentapomicum*.

В течение третьей декады сентября (ФЭ Золотая осень) происходит полное пожелтение листьев *A. rubrum* и Дальневосточных видов – *A. barbinerve*, *A. mandshuricum*, *A. mono*, *A. tegmentosum*, *A. ukurunduense*, включая полностью адаптированный к данным условиям и *A. ginnala*. А на втором подэтапе золотой осени приобретают осеннюю окраску еще *A. pseudosieboldianum*, *A. tataricum*, *A. spicatum*, *A. negundo*, *A. turkestanicum*, *A. tataricum* и *A. platanoides*. Таким образом, к середине октября заканчивается вегетация всех местных и адаптированных видов рода Клен (средняя ГЗм 1.4). С 15 по 23 октября (1 подэтап Глубокой осени, где индикатором служит полное пожелтение листвы *Betula pendula*) происходит пожелтение листвы практически у всех интродуцентов (*A. circinatum*, *A. heldreichii*, *A. japonicum*, *A. palmatum*, *A. divergens*, *A. glabrum*, *A. griseum*, *A. pseudoplatanus*, *A. velutinum*, *A. opalus*, *A. stachyophyllum*, *A. hyrcanum*, *A. monspessulanum*, *A. pensylvanicum* и др.). И последними, на втором подэтапе Глубокой осени, одновременно с опадением листвы *Alnus incana* заканчивает осеннее раскрашивание группа форм кленов *A. campestre* var. *pseudomarsicum tauricum*, *A. pseudoplatanus* L. *'Purpureum'*, *A. platanoides* L. *'Schwedleri'*, *A. saccharinum* L. *'Wieri'*, а так же *A. davidii*. В среднем длительность фазы полного пожелтения листьев у растений рода клен происходит на протяжении 4 фенологических этапов года и занимает 37 дней.

#### Литература

- Аксенова Н.А. Клены. М., 1975. 96 с.  
 Булыгин Н.Е. Фенологические наблюдения над древесными растениями. Л., 1979. 97 с.  
 Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А. Интродукция Кленов на Северо-Западе РСФСР // Деп. в ВИНТИ. 1983. № 3006–83.  
 Курдюк А.М. Фенология цветения восточноазиатских кленов в условиях Киева // Интродукция и акклиматизация растений. 1987. № 8. С. 32–33.  
 Тагильцева В.М. Влияние температурного фактора на сезонное развитие клена на Дальнем Востоке // Бюлл. ГБС. Вып. 141. С. 18–20.  
 Цхондзе Т.К. Цветение и плодоношение кленов в Батумском Ботаническом саду // Известия Батумского Ботанического сада. 1974. № 20. С. 5–11.

ПОВЕДЕНИЕ ОСЕННЕЦВЕТУЩИХ ГЕОФИТОВ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ

Катомина А.П.<sup>1</sup>, Новикова Л.А.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

<sup>2</sup>Кировск, Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина РАН

Растения умеренных широт, цветущие в конце вегетационного сезона, вызывают особый интерес. В начале прошлого века для них было введено определение – гистерантные (Стефанов, 1926). Для гистерантных видов характерно разновременное распускание цветков и листьев. Эти растения цветут обычно осенью, когда зеленые листья уже отмерли, а плоды созревают в первую половину вегетационного сезона, появляясь одновременно с развивающимися фотосинтезирующими побегами. Типичным представителем этой группы являются растения рода *Colchicum*, и их биологические свойства хорошо отражены в русском названии – безвременники. При подземном формировании побега возобновления для этих растений характерно флоральное опережение, когда зачатки цветков, заложившиеся после вегетативных органов, развиваются очень быстрыми темпами. К осени цветки бывают полностью сформированными, и растения зацветают. Исследователи рода *Colchicum* (Стефанов, 1926; Шорина, 1967) считают гистерантность эволюционно продвинутым признаком, который позволяет растениям этой группы использовать свободную экологическую нишу в отношении времени цветения. Их, вероятно, можно назвать «эфемероидами наоборот», поскольку одним из признаков эфемероидности является ранневесеннее цветение. Но среди осеннецветущих видов есть и такие, у которых листья и цветки появляются одновременно осенью – *Crocus sativus*. Это древнее культурное растение, не образующее семян, его размножают только вегетативно. Кроме того, у некоторых видов созревание семян в местах естественного произрастания проходит не весной следующего, а поздней осенью текущего года, как у *Scilla autumnalis* (Закавказье, Средняя Европа, Средиземноморье). Таким образом, осеннецветущие виды, объединенные в одну группу по времени цветения, могут сильно различаться иными ритмологическими признаками.

Целью данного сообщения является подведение итогов выращивания осеннецветущих геофитов, представленных луковичными и клубнелуковичными растениями, в Полярно-альпийском ботаническом саду (ПАБС). ПАБС расположен в центральной части Кольского полуострова в 120 км севернее Полярного круга (67°38' с.ш. и 33°37' в.д.). Средняя годовая температура воздуха составляет -1,4° С. Снежный покров на питомниках интродуцированных растений устанавливается в октябре-ноябре, исчезает только в конце мая, иногда задерживаясь до начала июня. Лето короткое, прохладное и влажное. Средняя месячная температура летних месяцев не превышает 9–12° С. Характерной особенностью светового режима летом является непрерывный полярный день, продолжающийся с 26 мая по 18 июля, в это время солнце не заходит за горизонт. В целом климат ПАБС определяют как субарктический (Семко, 1972).

Осеннецветущие геофиты появились в ПАБС уже с первых лет его существования, т.е. в 1930-е годы. Растения привозили клубнелуковицами (луковицами) из экспедиций и других ботанических садов, их выращивали на едином с другими растениями-интродуцентами агрофоне без каких-либо дополнительных условий. Результаты испытания осеннецветущих геофитов в ПАБС представлены в табл. 1. Названия видов согласованы со сводкой С.К. Черепанова (1995). Все перечисленные виды являются осеннецветущими в местах естественного произрастания.

Ранее нами уже были подведены итоги интродукции в ПАБС растений рода *Colchicum* (Катомина, Новикова, 2001). Из 5 выращиваемых в разные годы видов 4 являются настоящими безвременниками, т.е. цветут в природе осенью. Их поведение в экстремальных условиях, какими для них являются условия ПАБС, характеризуется определенными особенностями. Наиболее ярко их продемонстрировали растения *Colchicum autumnale* (безвременник осенний). На протяжении первых 5–7 лет выращивания растения цветут, а чаще лишь бутонизируют в конце вегетационного сезона (сентябрь). Затем наблюдается такое явление, когда цветки и/или бутоны появляются то в конце, в начале вегетации. Изредка даже на одном и том же растении были отмечены цветки в июне и бутоны в сентябре. Подобное явление смещения сроков цветения интродуцентов в течение лета было названо Н.А. Авруриным (1956) «мечущимся» цветением. Оно наблюдается у растений, переселенных из районов или местообитаний, сильно отличающихся по природным условиям от пункта интродукции. Обычно оно имеет место в течение первых 2–5 лет выращивания в новых условиях. Но у осеннецветущих видов этот период растянут сильнее. Вероятно, это связано со значительно большим диапазоном смещения времени цветения с осеннего на весеннее. Последующие годы характеризуются переходом растений к весеннему цветению с редкими случаями осенней бутонизации. Таким образом, по крайней мере, один из безвременников – *Colchicum autumnale* – не является в ПАБС осеннецветущим и цветет регулярно в начале июня. Остальные виды также проявляют тенденцию перехода к весеннему цветению, но не в такой яркой форме, как описанный выше безвременник осенний. Однако здесь надо учитывать тот факт, что максимальным количеством растений введен в интродукцию в ПАБС именно *Colchicum autumnale*. Отдельные образцы насчитывали до 50 растений, и их

количество на протяжении ряда лет увеличивалось благодаря вегетативному размножению. Причину же гибели некоторых образцов других видов, особенно представленных лишь несколькими растениями, зачастую невозможно было установить. Все вышесказанное склоняет к предположению о том, что поведение *Colchicum autumnale* является типичным для растений рода *Colchicum* при интродукции в ПАБС.

Таблица 1

**Виды осеннецветущих луковичных и клубнелуковичных геофитов, испытанные в Полярно-альпийском ботаническом саду**

| №  | Вид                                 | Годы испытания        | Конечная фаза развития |
|----|-------------------------------------|-----------------------|------------------------|
| 1  | <i>Colchicum autumnale</i> L.       | 1978 – по наст. время | цвет.                  |
| 2  | <i>C. laetum</i> Stev.              | 1956–1988             | цвет.                  |
| 3  | <i>C. speciosum</i> Stev.           | 1936 – по наст. время | цвет.                  |
| 4  | <i>C. umbrosum</i> Stev.            | 1955 – по наст. время | цвет.                  |
| 5  | <i>Crocus banaticus</i> J. Gay      | 1974 – по наст. время | цвет.                  |
| 6  | <i>Cr. sativus</i> L. cv. Conqueror | 2003 – по наст. время | цвет.                  |
| 7  | <i>Cr. scharojanii</i> Rupr.        | 1973–2002             | плод.                  |
| 8  | <i>Cr. speciosus</i> Bieb.          | 1979 – по наст. время | вег.                   |
| 9  | <i>Cr. zonatus</i> J. Gay ex Klatt. | 1961–1983             | цвет.                  |
| 10 | <i>Scilla autumnalis</i> L.         | 1960–1961             | вег.                   |

Примечание: \* В графе «Годы испытания»: по наст. время – по настоящее время; в графе «Конечная фаза развития»: вег. – вегетация; цвет. – цветение; плод. – плодоношение.

В ПАБС прошли интродукционное испытание 12 видов *Crocus* (Катомина, Новикова, 2007). Из них 4 вида – осеннецветущие. Их поведение на протяжении ряда лет рассмотрим на примере *Crocus scharojanii* (табл. 2). Несколько первых лет растения цветут или только бутонизируют в конце сезона (начало сентября). Затем 3–5 лет растения не цветут, отмечены лишь бутоны осенью, а затем весной. В последующие годы наблюдается стабильное весеннее цветение, для ПАБС это июнь. В целом получается картина, сходная с поведением видов *Colchicum*. Переход к весеннему цветению у *Crocus* выражен даже более четко в связи с почти полным отсутствием в переходный период возврата к осеннему цветению.

Таблица 2

**Фенология *Crocus scharojanii* в Полярно-альпийском ботаническом саду**

| Год  | Начало вегетации | Бутонизация | Цветение |           | Созревание семян | Отмирание листьев |        |
|------|------------------|-------------|----------|-----------|------------------|-------------------|--------|
|      |                  |             | начало   | окончание |                  | начало            | полное |
| 1981 | 02.06.           | 31.08.      |          |           |                  | 10.07.            | 31.07. |
| 1982 | 04.06.           | 20.08.      | 29.08.   | 10.09.    |                  | 12.07.            | 28.07. |
| 1983 | 01.06.           |             |          |           |                  | 13.07.            | 27.07. |
| 1984 | 29.05.           | 30.07.      | 08.08.   | 19.08.    |                  | 15.07.            | 30.07. |
| 1985 | 10.06.           | 20.08.      | 22.08.   |           |                  | 10.07.            | 18.07. |
| 1986 | 23.05.           | 10.08.      | 14.08.   | 02.09.    |                  | 06.07.            | 21.07. |
| 1987 | 01.06.           | 16.08.      | 18.08.   | 09.09.    |                  | 03.07.            | 13.07. |
| 1988 | 26.05.           | 09.08.      | 16.08.   | 01.09.    |                  | 29.06.            | 10.07. |
| 1989 | 16.05.           | 20.08.      |          |           |                  | 16.06.            | 14.07. |
| 1990 | 04.06.           | 04.06.      |          |           |                  | 17.07.            | 30.07. |
| 1991 | 27.05.           |             |          |           |                  | 02.07.            | 24.07. |
| 1992 | 07.06.           | 07.06.      | 11.06.   | 17.06.    |                  | 24.06.            | 10.07. |
| 1993 | 03.06.           | 03.06.      |          |           |                  | 26.06.            | 10.07. |
| 1994 | 07.06.           | 07.06.      | 17.06.   | 23.06.    | 23.08.           | 07.07.            | 18.07. |
| 1995 | 05.06.           | 05.06.      | 12.06.   | 19.06.    |                  | 04.07.            | 27.07. |
| 1996 | 08.06.           | 11.06.      | 24.06.   | 02.07.    | 07.09.           | 22.07.            | 31.07. |

Из луковичных осеннецветущих геофитов в ПАБС единственный раз ввели в испытание *Scilla autumnalis*, при этом растения на протяжении двух лет только вегетировали.

Первые упоминания в литературе, начиная с середины 19 века, о весеннем цветении осеннецветущих *Colchicum* проанализированы в монографии Б. Стефанова (1926). Позднее также неоднократно появлялись сообщения об этом феномене (Гейдеман, 1936; Чопик, 1960; Stecki, Biernacki, 1961; Криалишвили, 1987; Фельбаба-Клушина, 1995). В связи с этим явлением обсуждалась правомочность выделения у таких видов форм и разновидностей (Kreh, 1956; Артемчук, 1960). В 60-е годы 20 века были поставлены оригинальные опыты над растениями *Colchicum autumnale* в климакамерах. Путем воздействия низких температур удалось сдвинуть время цветения

этих растений с осени на весну следующего года (Harder, Schwemmler, 1967). Предпринимались также попытки сблизить сроки цветения аномально цветущих весной растений и обычных осенних (Harder, 1969). Для нескольких видов *Crocus*, цветущих в Германии обычно в октябре-ноябре, также отмечено, что при ранней зиме их цветки развиваются лишь следующей весной, т.е. они являются весенними (Dölling, 1956). Относительно изменения сроков цветения при интродукции растений *Scilla autumnalis* в литературе имеется ссылка в книге по истории Ботанического института в Ленинграде. У привезенных в 1930-е годы с Кавказа растений этого вида период цветения под влиянием условий выращивания сместился с сентября на июль (Шишкин, 1957).

Таким образом, весеннее цветение в природе и при интродукции перечисленных выше осеннецветущих видов не является редким событием. Создается впечатление, что его можно наблюдать значительно чаще, чем это отражено в литературе. Так, в природе регулярно происходит весеннее цветение кавказского вида *Crocus scharajanii* (устное сообщение С. Читанава). Вероятно, при интродукционном выращивании такому факту, когда растения «просто не успевают процвести» (по точному определению садоводами этого явления), также уделяется мало внимания.

Исследователи рода *Colchicum*, большинство видов которого являются настоящими безвременниками, показали, что эволюция рода шла в направлении гистерантности (осеннего цветения) (Стефанов, 1926; Шорина, 1967). Весеннее цветение осеннецветущих видов рассматривается авторами как своеобразный ритмологический атавизм – проявление возврата к предковым признакам. Многолетнее выращивание осеннецветущих видов в ПАБС подтверждает неустойчивость признака осеннего цветения не только у видов рода *Colchicum*, но и у растений *Crocus*. Более того, на протяжении 10–15 лет растения практически полностью переходят к весеннему цветению. При наличии размножения (в конкретном случае – вегетативного) растений в новых для них условиях, возможно практическое использование данного признака. Так растения *Colchicum autumnale* рекомендованы нами для пополнения озеленительного ассортимента раннецветущих растений в Мурманской области (Катомина, Новикова, 2001). Перестройка ритма цветения за такой короткий период времени также убеждает в том, что этот признак относительно молодой в эволюционном плане, и вероятно, в настоящее время происходит его становление. В связи с этим представляется необходимым учитывать данное явление, в том числе и в определительных ключах, когда сроки цветения растений являются основными при разграничении видов. Таким образом, интродукционный эксперимент позволяет в конкретных случаях выявить важные биологические свойства растений, что вносит определенный вклад в решение теоретических вопросов, а также практических задач зеленого строительства.

#### Литература

- Аврутин Н.А. Переселение растений на Полярный Север. Эколого-географический анализ. М.-Л., 1956. 286 с.
- Артемчук І.В. Про тератологічні зміни в квітці пізньовітні осіннього *Colchicum autumnale* L. і поліморфість цього виду // Укр. ботан. журн. 1960. Т. 17. № 2. С. 70–76.
- Гейдеман Т.С. К вопросу о ненормальном цветении *Colchicum speciosum* Stev. // Тр. Азерб. фил. АН СССР. 1936. Вып. 26. С. 175–177.
- Катомина А.П., Новикова Л.А. Безвременники в Полярно-альпийском ботаническом саду // Бюлл. ГБС. 2001. Вып. 182. С. 16–20.
- Катомина А.П., Новикова Л.А. Шафраны (*Crocus*) в Полярно-альпийском ботаническом саду // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб., 2007. С. 284–285.
- Криалишвили Л.Г. Биоэкология представителей рода *Colchicum* L., интродуцированных в условиях Тбилиси: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1987. 21 с.
- Семко А.П. Климатическая характеристика Полярно-альпийского ботанического сада // Флора и растительность Мурманской области. Л., 1972. С. 73–130.
- Стефанов Б. Монография на рода *Colchicum* L. София, 1926. 100 с.
- Фельбаба-Клушина Л.М. Особенности репродуктивной биологии и экология возобновления популяции *Colchicum autumnale* L. в биоценозах Карпат // Раст. ресурсы. Т. 31. № 1. С. 24–36.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Чопик В. І. Весняне цвітіння пізньовітні осіннього // Вісн. Ботан. сада АН УССР. 1960. № 2. С. 91–93.
- Шишкин Б.К. Отдел систематики и географии высших растений // От аптекарского огорода до Ботанического института. Очерки по истории Ботанического института Академии наук СССР. М.-Л., 1957. С. 87–97.
- Шорина Н.И. Некоторые особенности онтогенеза *Colchicum speciosum* Stev. в связи с эволюцией рода *Colchicum* // Биол. науки. 1967. № 6. С. 80–85.
- Dölling F. Herbstkrocus und Herbstzeitlose // Der Deutsche Gartenbau. 1956. Jg. 3. H. 9. S. 242–243.
- Harder R. Versuch, die Blütenzeit bei im Frühling verlaubt blühenden *Colchicum*-Pflanzen auf den Herbst vorzuverlegen // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1969. Bd. 82. H. 7/8. S. 521–525.
- Harder R., Schwemmler B. Verschiebung der Blütenzeit der Herbstzeitlose. 5. Mitteilung über *Colchicum autumnale* L. // Planta. 1967. Bd. 76. H. 2. S. 197–204.
- Kreh W. Auch im Frühling blühen Herbstzeitlosen // Kosmos. 1956. Jg. 52. H.4. S. 180.
- Stecki K., Biernacki A. Spring blooming of *Colchicum autumnale* L. in Poland // Fragm. florist. geobot. (Kraków). 1961. Ann.7. Pt.1. P. 49–51.

## ИНТРОДУЦЕНТЫ БУЗУЛУКСКОГО БОРА

Кин Н.О.

Оренбург, Институт степи УрО РАН

Бузулукский бор – самый крупный (110 тыс. га) в степной зоне Северной Евразии и единственный в степном Заволжье лесной остров с реликтовыми ландшафтами – сосновыми и сосново-лиственными насаждениями (Чибилёв, 2001). Этот уникальный природный объект всегда был и остается в центре внимания ученых-специалистов разных научных направлений. Особо крупные работы были проведены видными лесоводами начала XX века Г.Ф. Морозовым, А.П. Тольским, В.Н. Сукачевым, Г.Н. Высоцким и др. Бузулукский бор послужил моделью при разработке широко известной мировой науке лесной типологии.

В 1926–1927 гг. участниками научно-исследовательской экспедиции была заявлена необходимость введения интродуцентов в экосистемы Бузулукского бора, обоснованная тем, что, создавая смешанные насаждения, за счет введения подлесочных и кустарниковых пород, будет повышаться устойчивость сосновых культур бора. Также высказывалась мысль, о том, что испытываемые лиственные породы будут выступать в роли защитного полога молодого подроста сосны.

Для проведения таких мероприятий потребовался соответствующий материал, т.е. возникла необходимость проведения выборки среди древесно-кустарниковых пород – экзотов, которые могли бы удовлетворительно развиваться в условиях бора. Подбор таких растений проводился опытным путем.

Первые посадки экзотов были проведены в конце XIX века лесничим В.П. Васильевым в Коссовском (ныне Партизанском) лесничестве с целью проведения занятий с воспитанниками Коссовской лесной школы (Даркшевич, 1979). К сожалению, списки пород и плановые материалы тех лет не сохранились. Е.Д. Годнев (1949), исследуя эти дореволюционные посадки в 1937–1938 гг., упоминает только те породы, которые сохранились до того времени. Из хвойных, в удовлетворительном состоянии находит *Picea pungens* Engelm. f. *glauca* Bessin (Голубая колючая ель), *P. abies* (L.) Karst. (Е. европейская), *Pinus cembra* L. (Кедр сибирский). В угнетенном состоянии: *Pinus austriaca* Noëss. (Сосна австрийская), *Abies sibirica* Ledeb. (Пихта сибирская). Из лиственных пород, в удовлетворительном состоянии, но с незначительными следами обмерзания, отмечает *Acer negundo* L. (Клен ясенелистный), *A. campestre* L. (К. полевой). Из кустарниковых пород – *Amelanchier vulgaris* Mönch. (Ирга обыкновенная), *Cornus alba* L. (Дерн белый), *Syringa vulgaris* L. (Сирень обыкновенная), *Caragana arborescens* Lam. (Акация желтая). В отдельные годы подмерзли, но, тем не менее, развивались: *Berberis vulgaris* L. (Барбарис обыкновенный), *Ptelea trifoliata* L. (Вязовник трехлиственный).

Интерес к экзотам возобновился в начале XX века (1910–1912 гг.). Под руководством А.П. Тольского в Опытном лесничестве выращивают отдельные экзоты с последующей высадкой их в школы и дендрологический участок (дендросад). Со времен тех посадок на 1927 г. сохранились *Larix sibirica* Ledeb. (Лиственница сибирская), *L. europea* L. (Л. европейская), *Pinus sylvestris* L. (Сосна обыкновенная), *P. sibirica* (Rupr.) Du Tour (С. кедровая сибирская). В более угнетенном состоянии – *Pinus montana* Mill. (Сосна горная), *P. banksiana* Lamb. (С. Банкса), *P. austriaca* Noëss. (С. австрийская), *P. strobus* L. (С. Веймутова).

Из хвойных кустарников А.П. Тольским были высажены *Juniperus communis* L. (Можжевельник обыкновенный) и *J. sabina* L. (М. казацкий). Из лиственных экзотов – *Gleditschia triacanthos* L. (Гледичия обыкновенная), *Crataegus laevigata* (Poir.) DC. (*C. oxyacantha* L.) (Боярышник сглаженный), *Elaeagnus argentea* Pursh (Лох серебристый).

Дореволюционный опыт посадки экзотов на территории Бузулукского бора не послужил той базой, на основе которой можно было бы разработать выборку для реализации задачи, поставленной участниками научно-исследовательской экспедиции 1926–1927 гг.

С целью накопления материала по вопросу испытания культур экзотов на различных типах бора с 1928 по 1939 гг., Боровым лесным опытным пунктом ВНИИЛХ было испытано 199 (из планируемых 300) видов и разновидностей древесно-кустарниковых пород.

Е.Д. Годневым с 1928 по 1939 года велись наблюдения за испытываемым материалом, на основании которых он выяснил, что одним из ведущих лимитирующих факторов развития экзотов на территории бора был температурный режим. Морозостойким породам присваивался самый высокий балл (I), а менее устойчивые к низким температурам оценивались более низкими баллами (II, III, IV и V).

Среди испытываемых пород большее количество входило в состав первой группы, достаточно морозостойких – 78 видов, что составляет 39,2% от общего количества. Во второй группе, с балом перезимования II, частично III, – 47 видов или 23,6%. В третью группу вошли породы еще менее морозостойкие – 25 видов (12,6%). Интродуцентов составляющих четвертую группу – 43 вида (21,6%). Растений погибших от весенних и осенних заморозков – 6 (3%).

Более поздние данные о состоянии используемых в опытных посадках растений на территории Бузулукского бора отсутствуют. Также следует отметить, что таких масштабных мероприятий по высадке экзотов здесь больше не проводилось. При проведении ботанических исследований нами были отмечены некоторые виды экзотов, которые сохранились до настоящего времени и являются неотъемлемой частью современной флоры Бузулукского бора. Среди них *Pinus sibirica*, *Juniperus communis* и др.

Из пород имеющих высокий балл перезимовывания сохранилось 20, что составляет 10% от всех испытываемых и 26% от пород входящих в состав первой группы. Это такие виды как *Acer negundo*, *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, *Berberis vulgaris*, *Betula pubescens* Ehrh., *Caragana arborescens*, *Crataegus sanguinea* Pall., *C. nigra* Walldst. et Kit., *Larix sibirica*, *Picea abies*, *Pyrus ussuriensis* Maxim., *Populus balsamifera* L., *P. suaveolens* Fisch., *Padus virginiana* (L.) Mill., *Ribes aureum* Pursh, *Salix dasyclados* Wimm., *S. triandra* L., *S. alba* L., *S. viminalis* L., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Ulmus minor* Mill.

Из второй группы в современной флоре отмечено 4 вида или 2% от всех испытываемых и 8,5% от пород входящих во вторую группу: *Populus alba* L., *P. nigra* L., *Viburnum lantata* L., *Ulmus glabra* Hudson.

Среди растений составляющих третью группу по морозостойкости в Бузулукском бору в настоящее время зафиксирован 1 вид – *Elaeagnus angustifolia* L. Это составляет 0,5% от общего количества экзотов и 4% от группы.

Представители других, менее морозостойких, групп нами в современной флоре бора не зарегистрированы.

Таким образом, в современной флоре Бузулукского бора, насчитывающей 674 вида сосудистых растений, сохранились 27 интродуцентов (13,6% от общего числа испытывавшихся). Большинство уцелевших до настоящего времени видов произрастают в дендросаде Борового опытного лесничества. С целью сохранения этих уникальных видов растений нами предлагается внести дендросад в список ключевых ботанических территорий (КБТ), как участок, имеющий высокое ботаническое разнообразие. Необходимо отметить, что размеры КБТ не ограничены, но непременным условием является наличие у него реального или потенциального охранного статуса (Андерсон, 2003). Учитывая, что Бузулукский бор в настоящее время является природным национальным парком, то имеются все обоснования для идентификации дендросада как ключевой ботанической территории.

#### Литература

Андерсон Ш. Идентификация ключевых ботанических территорий: Руководство по выбору участков в Европе и основа развития этих правил для всего мира. М., 2003. 39 с.

Годнев Е.Д. Опыты по разведению экзотов в Бузулукском бору // Бузулукский бор: общий очерк и лесные культуры. М.–Л., 1949. Т. 1. С. 98–142.

Даркиевич Я.Н. Краткие сведения о Бузулукском боре и некоторые рекомендации по сохранению и улучшению его. Колтубановский, 1979. 44 с.

Чибилёв А.А. Бузулукский бор. Оренбург, 2001. 16 с.

## ЗАВИСИМОСТЬ СПЕКТРОВ ЦВЕТЕНИЯ ОРХИДНЫХ ОТ ТЕМПЕРАТУРНЫХ РЕЖИМОВ ЗАЩИЩЕННОГО ГРУНТА

Коломейцева Г.Л.<sup>1</sup>, Кузнецов А.Н.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

<sup>2</sup>Ханой, Совместный Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр

Фенологические наблюдения являются одним из важнейших инструментов изучения онтогенеза интродуцированных растений в ботанических садах. Регулярное цветение и обсеменение оранжерейных растений считается основным показателем успешности их интродукции (Горницкая, 1995), однако многие теоретические и практические вопросы в этой области еще не достаточно хорошо изучены. В данном исследовании мы попытались разобраться в особенностях влияния температурных условий двух на первый взгляд похожих, а на самом деле принципиально разных температурных режимов оранжерей на прохождение фаз у орхидных.

На примере нескольких видов тропических орхидных было показано, как именно ритмы цветения изменяются в зависимости от режимов выращивания. Отметим, что тропические орхидеи являются очень интересными объектами для подобных исследований, отличаясь особым разнообразием жизненных форм, тотипотентностью почек, разными типами развития соцветий, способностью побегов к многократному цветению, наличию вынужденного покоя в малом жизненном цикле вегетативно-генеративных побегов и т.д.

Вероятно, в странах с высокотехнологично организованными агропредприятиями вопрос о поддержании правильных температурных режимов в оранжереях не стоит так остро, как в России, где часть оранжерей ботанических садов и цветочных хозяйств не имеют собственных котельных и подключены к городским

тепловым сетям. Вследствие этого оранжереи испытывают недостаток тепла не зимой, а летом, что, как показали данные исследования, сильно влияет на прохождение жизненных циклов содержащихся здесь растений.

Используя разработанную нами ранее методику фенонаблюдений (Коломейцева, Кузнецов, 2006, 2007), позволяющую сравнить феноритмы орхидных в природе и в культуре, мы поставили перед собой задачу выяснить, каким образом условия произрастания влияют на спектры цветения интродуцированных растений. В качестве объекта исследования служили орхидные, собранные в одном климатическом районе тропиков Юго-Восточной Азии (горный массив Ву Куанг, Центральный Вьетнам) и перенесенные в условия Фондовой оранжереи ГБС РАН.

Основным климатическим фактором, влияющим на цветение орхидных в природе и в культуре, был выбран температурный режим. На рисунке приведены средние данные годового хода температур в естественных местах обитания (ТР-1) и в оранжерее с теплым температурным режимом (зимняя ночная температура +18–20°C) при постоянном отоплении (ТР-2) и при отключении отопления в летние месяцы (ТР-3).

У разных видов орхидных проявление экзогенных ритмов (зависящих от действия внешних факторов и следующих за климатическими изменениями внешней среды) и эндогенных ритмов (контролируемых внутренними факторами), выражается в различных формах покоя. Как и в природе, сроки цветения орхидных в культуре колеблются по годам, отражая метеорологические особенности текущего года и предыдущих лет. Приняв колебания фенологических ритмов растений в природных местах обитания за исходный «тип устойчивого цветения» (Аврорин, 1953), в оранжерейных условиях мы почти всегда наблюдали спектр цветения, который отклонялся в ту или другую сторону от природного спектра.

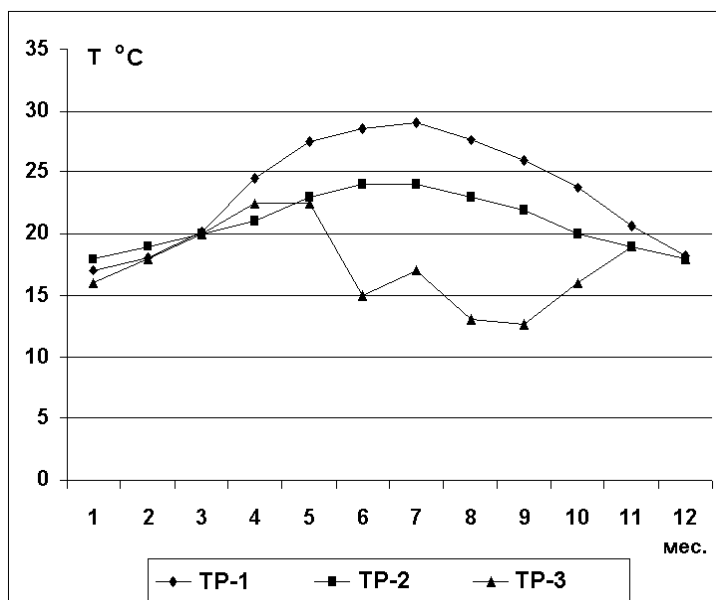
В литературе (Аврорин, 1953; Коломейцева, Кузнецов, 2006, 2007) обычно выделяют следующие спектры цветения, основанные на сравнении амплитуд колебания между сроками зацветания растений в природе и в условиях культуры:

- тип устойчивого цветения – А–0 (практически не отличается от сроков цветения вида в природе);
- тип волнообразно-устойчивого цветения А–1 (выделяется как вариант устойчивого цветения, при котором последовательно-запаздывающее цветение чередуется с последовательно-опережающим);
- тип последовательно-опережающего цветения – А–2 (более ранние, чем на родине, сроки цветения);
- тип последовательно-запаздывающего цветения – А–3 (более позднее, чем на родине, сроки цветения);
- тип неустойчивого (мечущегося) цветения А–4 (в первые годы амплитуда зацветания больше, в дальнейшем она уменьшается).

Для практического использования мы расширили эту классификацию, добавив к перечисленным вариантам цветения еще один тип – спонтанного цветения (А–5) (Коломейцева, Кузнецов, 2006, 2007).

Фенологические наблюдения, проведенные для разных видов в течение 4–6 лет, показали, что у орхидных, собранных в горном массиве Ву Куанг, в оранжерейных условиях проявляются разнообразные спектры цветения, носящие видоспецифический характер. Наряду с волнообразно-устойчивым цветением (А–1), характерным для *Calanthe herbaceae*, *Coelogyne fimbriata*, *Ludisia discolor*, были выявлены виды с другими спектрами цветения, в том числе с неустойчивым (А–4) и спонтанным (А–5) (Коломейцева, Кузнецов, 2006).

Ритмы цветения орхидных при содержании в разных температурных условиях изменялись по-разному. Так, например, у *Pholidota chinensis* Lindl. однократное последовательно-опережающее цветение (А–2) при ТР-2, стало повторным при ТР-3. Прослеживалась сопряженность сроков цветения с восходящими изотермами не отапливаемой в летние месяцы оранжереи (см. рис.) (февраль-март, июнь-июль и сентябрь-октябрь) (табл. 1).



Графики годового хода средних температур в парке Ву Куанг (Вьетнам) (ТР-1), в отапливаемой оранжерее с теплым температурным режимом (ТР-2) и в оранжерее, не отапливаемой с мая по сентябрь (ТР-3)

Ритм цветения *Calanthe herbaceae* изменился после двух лет, прошедших с момента переселения растений в оранжерейные условия. В первый год растения не цвели, во второй – цвели согласно природному ритму – с марта по май, следующее цветение сдвинулось на декабрь того же года, а третье и последующие цветения переместились на осенне-зимние месяцы (октябрь-декабрь) и стали соответствовать ритму растений того же вида, ранее привезенных с полуострова Индостан. В этом случае наглядно проявился последовательно-запаздывающий тип цветения (А-3).

Таблица 1

Спектры цветения *Pholidota chinensis*

| Год                          | янв | фев | март | апр | май | июнь | июль | авг | сент | окт | нояб | дек |
|------------------------------|-----|-----|------|-----|-----|------|------|-----|------|-----|------|-----|
| Цветение в природе           |     |     |      |     |     |      |      |     |      |     |      |     |
|                              |     |     |      | х   | х   |      |      |     |      |     |      |     |
| Цветение в культуре при ТР-2 |     |     |      |     |     |      |      |     |      |     |      |     |
| 1984                         |     |     | +    | +   |     |      |      |     |      |     |      |     |
| 1985                         |     | +   | +    | +   |     |      |      |     |      |     |      |     |
| 1987                         |     | +   | +    | +   |     |      |      |     |      |     |      |     |
| 1988                         |     | +   | +    | +   |     |      |      |     |      |     |      |     |
| 1989                         |     | +   | +    | +   |     |      |      |     |      |     |      |     |
| Цветение в культуре при ТР-3 |     |     |      |     |     |      |      |     |      |     |      |     |
| 2001                         |     |     | +    | +   |     |      | +    |     |      |     |      |     |
| 2002                         |     |     | +    | +   |     |      | +    | +   |      |     |      |     |
| 2003                         |     |     | +    | +   |     |      | +    |     |      | +   |      |     |
| 2004                         |     |     | +    | +   |     |      | +    | +   |      |     |      |     |
| 2005                         |     |     | +    | +   |     |      | +    | +   |      |     |      |     |

Примечание. Тип цветения при ТР-2: однократное, последовательно-опережающее (А-2). Тип цветения при ТР-3: повторное, последовательно-опережающее (А-2).

При сравнении ритмов цветения *Cleisostoma striatum*, содержащихся в условиях ТР-2 и ТР-3, было отмечено резкое изменение спектров цветения в зависимости от средней температуры воздуха (табл. 2). Вероятно, в природных местах обитания цветение этого вида индуцирует устойчивое повышение средней температуры воздуха. Поэтому при ТР-2 цветение наблюдали с июня по октябрь, а при ТР-3 цветение становилось повторным, отражая устойчивое повышение средней температуры в январе-феврале (первый пик цветения), июне (второй пик цветения) и сентябре-октябре (третий пик цветения).

Таблица 2

Спектры цветения *Cleisostoma striatum*

| Год                             | янв | фев | март | апр | май | июнь | июль | авг | сент | окт | нояб | дек |
|---------------------------------|-----|-----|------|-----|-----|------|------|-----|------|-----|------|-----|
| Цветение в природе не наблюдали |     |     |      |     |     |      |      |     |      |     |      |     |
| Цветение в культуре при ТР-2    |     |     |      |     |     |      |      |     |      |     |      |     |
| 1986                            |     |     |      |     |     |      |      | +   | +    | +   |      |     |
| 1987                            |     |     |      |     |     |      | +    | +   | +    | +   |      |     |
| 1988                            |     |     |      |     |     |      |      | +   | +    | +   |      |     |
| 1989                            |     |     |      |     |     |      | +    | +   | +    |     |      |     |
| Цветение в культуре при ТР-3    |     |     |      |     |     |      |      |     |      |     |      |     |
| 2001                            |     |     |      |     |     |      |      |     |      | +   | +    | +   |
| 2002                            |     |     |      |     |     |      |      | +   | +    |     |      | +   |
| 2003                            |     |     |      | +   | +   | +    |      |     |      |     |      |     |
| 2004                            |     | +   | +    | +   |     |      |      |     |      |     |      |     |
| 2005                            |     |     | +    | +   |     |      |      |     |      | +   | +    |     |

Примечание: Тип цветения при ТР-2: однократное, волнообразно-устойчивое (А-1). Тип цветения при ТР-3: повторное, неустойчивое (А-4).

Виды с большой амплитудой зацветания (тип цветения А-4) оказались представлены, в основном, крупными эпифитами (*Dendrobium fimbriatum*, *Cymbidium aloifolium*), которые начинают цвести в культуре спустя несколько лет после перенесения из природных мест обитания. При содержании другого крупного вида *D. chrysotoxum* Lindl. в оранжерее с ТР-2 наблюдали тип последовательно-запаздывающего цветения (А-3), все коллекционные растения (15 крупных экземпляров) цвели с середины мая до конца июня – начала июля. В условиях ТР-3 цветение становилось волнообразно-устойчивым (А-1) и продолжалось с середины мая до конца июля (табл. 3).



## ИНТРОДУКЦИЯ

Тип цветения А–5 наиболее наглядно проявился у видов из рода *Dendrobium* (секция *Rhopalanthae*). Например, *Dendrobium dentatum* сохраняет цветочные почки, готовые к развитию, в течение всего года, поэтому в культуре этот вид зацветал каждый раз после резкого понижения и последующего повышения температуры. У *Flickingeria fimbriata* и *Thrixpernum centipeda* цветочные почки достигают максимального развития, в основном, в летние месяцы, поэтому эти виды характеризуются спонтанным цветением после понижения и последующего повышения температуры именно в этот период.

Выращивание в оранжерейной культуре выявило потенциальные способности некоторых видов орхидных (например, *Bulbophyllum lepidum* и *Coelogyne mooreana*) к неоднократному цветению в течение года, что не характерно для них в природных местах обитания.

Таблица 3

**Спектры цветения *Dendrobium chrysotoxum***

| Год                          | январь | февраль | март | апрель | май | июнь | июль | август | сентябрь | октябрь | ноябрь | декабрь |
|------------------------------|--------|---------|------|--------|-----|------|------|--------|----------|---------|--------|---------|
| Цветение в природе           |        |         |      |        |     |      |      |        |          |         |        |         |
|                              |        |         |      | х      | х   | х    |      |        |          |         |        |         |
| Цветение в культуре при ТР-2 |        |         |      |        |     |      |      |        |          |         |        |         |
| 1984                         |        |         |      |        | +   | +    |      |        |          |         |        |         |
| 1985                         |        |         |      |        | +   | +    |      |        |          |         |        |         |
| 1987                         |        |         |      |        | +   | +    |      |        |          |         |        |         |
| 1988                         |        |         |      |        | +   | +    |      |        |          |         |        |         |
| 1989                         |        |         |      |        | +   | +    | +    |        |          |         |        |         |
| Цветение в культуре при ТР-3 |        |         |      |        |     |      |      |        |          |         |        |         |
| 2001                         |        |         | +    |        | +   | +    | +    |        |          |         |        |         |
| 2002                         |        |         | +    | +      | +   | +    | +    |        |          |         |        |         |
| 2003                         |        |         | +    |        | +   |      | +    |        |          |         |        |         |
| 2004                         |        |         | +    | +      | +   | +    | +    |        |          |         |        |         |
| 2005                         |        |         | +    | +      | +   |      | +    |        |          |         |        |         |

*Примечание:* Тип цветения при ТР-2: однократное, последовательно-запаздывающее (А-3). Тип цветения при ТР-3: повторное, волнообразно-устойчивое (А-1).

Таким образом, феноритмика у растений, выращиваемых при двух «теплых» температурных режимах (круглогодичное отопление и отключение отопления летом), может сильно различаться. Анализ полученных данных показал, что в оранжереях второго типа критический период для многих теплолюбивых видов орхидных приходится не на зимние месяцы, а на август-сентябрь. В связи с тем, что общепринятым показателем температурных режимов в оранжереях является значение ночной зимней температуры, а режим отопления летом не уточняется, к цитированию литературных данных по срокам цветения орхидных в оранжерейной культуре нужно относиться очень осмотрительно, поскольку они могут не совпадать с вашими наблюдениями. Вероятно, то же самое можно сказать и о многих других тропических растениях, выращиваемых в оранжерейной культуре.

### Литература

- Аврорин Н.А. Акклиматизация и фенология // Бюлл. ГБС. 1953. Вып. 16. С. 20–25.
- Горницкая И.П. Интродукция тропических и субтропических растений, ее теоретические и практические аспекты. Донецк, 1995. 304с.
- Коломейцева Г.Л., Кузнецов А.Н. Орхидная флора горных тропических лесов: распределение по высотным поясам и адаптивные реакции в интродукции // Серия «Биоразнообразие Вьетнама». Материалы зоолого-ботанических исследований в горных массивах Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, Южный Вьетнам. М.-Ханой, 2006. С. 116–142.
- Коломейцева Г.Л., Кузнецов А.Н. Адаптивные фенологические реакции тропических орхидных при интродукции // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2007. Вып. 3. № 7 (35). С. 198–202.

## СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА ГОРТЕНЗИЕВЫЕ В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ДВО РАН

**Коляда Н.А.**

*с. Горнотаежное, Приморский край, Горнотаежная станция им. акад. В.Л. Комарова ДВО РАН*

Большая роль в оценке перспективности растений для новых мест произрастания отводится ритму сезонного развития, от которого в значительной мере зависят устойчивость растений к неблагоприятным кли-

матическим явлениям и способность давать жизнеспособное семенное потомство. Соответствие ритма сезонного развития растений сезонным изменениям окружающей среды – один из решающих факторов при интродукции растений, особенно деревьев и кустарников.

Коллекция растений семейства Гортензиевые в дендрарии Горнотажной станции ДВО РАН (ГТС) включает 10 видов из 3 родов. В течение 2006–2007 гг. нами проводились регулярные фенологические наблюдения за этими видами, которые осуществлялись по методике, принятой для ботанических садов (Методика..., 1975). Дифференциация растений по срокам начала и окончания вегетации проводилась по четырем индексам (Некрасов, 1973).

По результатам фенологических наблюдений была определена продолжительность вегетации видов растений семейства Гортензиевые (табл. 1).

Таблица 1

Средние сроки и продолжительность вегетации растений семейства Гортензиевые.

| Феногруппа | Вид                                               | Средние сроки начала и окончания вегетации | Продолжительность вегетации, дни |
|------------|---------------------------------------------------|--------------------------------------------|----------------------------------|
| РП         | <i>Hydrangea paniculata</i> *                     | 14.04–28.10                                | 199                              |
|            | <i>Deutzia amurensis</i>                          | 18.04–25.10                                | 198                              |
|            | <i>Philadelphus tenuifolius</i>                   | 13.04–24.10                                | 195                              |
|            | <i>Hydrangea bretschneideri</i>                   | 18.04–28.10                                | 194                              |
|            | <i>Hydrangea paniculata</i> f. <i>grandiflora</i> | 14.04–28.10                                | 198                              |
|            | <i>Philadelphus henryi</i>                        | 18.04–25.10                                | 191                              |
|            | <i>Philadelphus caucasicus</i>                    | 19.04–25.10                                | 190                              |
|            | <i>Philadelphus incanus</i>                       | 21.04–24.10                                | 187                              |
|            | <i>Philadelphus x monstrosus</i>                  | 20.04–24.10                                | 188                              |
|            | <i>Philadelphus subcanus</i>                      | 19.04–26.10                                | 191                              |

Примечание: \* Латинские названия даны по: The Hillier manual..., 1991; Черепанов, 1995.

Все виды растений семейства Гортензиевые по срокам начала и окончания основных фаз вегетации предварительно можно отнести к группе РП (растения с ранним началом и поздним окончанием вегетации) (см. табл.1). Средняя продолжительность вегетации – 193 дня.

Наиболее раннее начало вегетации (набухание почек) отмечено 13 апреля (*Philadelphus tenuifolius*), а самое позднее 21 апреля (*Philadelphus incanus*). Окончание вегетации (массовый листопад) – с 24 октября по 28 октября.

Начало вегетации у изученных растений семейства Гортензиевые происходит после перехода среднесуточных температур через +5°C, который на ГТС происходит в первой декаде апреля.

Важнейшим условием жизнеспособности растений в новых условиях является соответствие ритма их биологического развития ритму сезонных явлений района произрастания. Кроме того, о таком соответствии можно судить и при сравнении ритмов развития интродуцентов и местных видов. Оказалось, что ритм развития всех интродуцированных видов в новых условиях интродукции на юге Приморья соответствует ритму развития местных видов, а именно, ритму развития *Philadelphus tenuifolius* и *Deutzia amurensis* (см. табл. 1).

Большое значение имеет также знание географического происхождения интродуцированных растений, что позволяет судить о тех природных условиях, в которых формировались их биологические свойства. Большая часть растений семейства в дендрарии ГТС имеет восточноазиатское происхождение (табл. 2). Исключение составляет *Philadelphus caucasicus*, произрастающий на Кавказе и Северо-востоке Малой Азии.

Таблица 2

Область естественного распространения и жизненная форма растений семейства Гортензиевые

| Вид                                               | Жизненная форма |     | Область распространения в природе     |
|---------------------------------------------------|-----------------|-----|---------------------------------------|
|                                                   | Родина          | ГТС |                                       |
| <i>Deutzia amurensis</i>                          | К*              | К   | Дальний Восток России, Восточная Азия |
| <i>Philadelphus tenuifolius</i>                   | К               | К   | Дальний Восток России                 |
| <i>Hydrangea bretschneideri</i>                   | К               | К   | Восточная Азия                        |
| <i>Hydrangea paniculata</i>                       | К-Д             | К   | Дальний Восток России, восточная Азия |
| <i>Hydrangea paniculata</i> f. <i>grandiflora</i> | К               | К   | в культуре                            |
| <i>Philadelphus henryi</i>                        | К               | К   | Западный Китай                        |
| <i>Philadelphus caucasicus</i>                    | К               | К   | Кавказ, Северо-восток Малой Азии      |
| <i>Philadelphus incanus</i>                       | К               | К   | Китай                                 |
| <i>Philadelphus x monstrosus</i>                  | К               | К   | в культуре                            |
| <i>Philadelphus subcanus</i>                      | К               | К   | Китай                                 |

Примечание: \* К – кустарник, Д – дерево.

Одним из показателей успешной акклиматизации является соответствие жизненной формы растений в месте интродукции и на родине. Виды растений семейства Гортензиевые в дендрарии ГТС в своем большинстве сохраняют свойственную им на родине жизненную форму (см. табл. 2).

Таким образом, ритм развития всех исследованных видов семейства Гортензиевые в новых условиях интродукции на юге Приморья соответствует ритму развития местных видов, что делает возможной более успешную их акклиматизацию.

#### Литература

- Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М., 1975. 27 с.  
Некрасов В.И. К определению положения интродуцентов в акклиматизационном процессе и их сравнительной оценке // Опыт интродукции древесных растений: Сб. науч. работ. М., 1973. С. 68–80.  
Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.  
The Hillier manual of trees and shrubs. 6th ed. British Library Cataloguing in Publication Data. 1991. 704 p.

### ФОРМИРОВАНИЕ И КОМПЛЕКСНОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ КЛЕМАТИСОВ (РОД *CLEMATIS* L.)

Коротков О.И.

Волгоград, ГУ «Волгоградский региональный ботанический сад»

Отечественная история селекции клематисов начинает свой отчет с 1958 года (Бескаравайная, 1998). Наша страна занимала ведущие позиции в мировой селекции этой культуры. Советскими селекционерами выведено более 360 сортов клематиса. Последний сорт клематиса, выведенный в нашей стране, зарегистрирован в международном регистре в 1989 году. После распада Советского Союза традиции отечественной школы селекции были утрачены.

По данным инвентаризации коллекционных фондов российских ботанических садов от 20 до 30% сортов, выведенных отечественными селекционерами, безвозвратно утеряно.

В связи с возрастающим спросом на посадочный материал клематисов, отсутствием питомников по производству посадочного материала, становится актуальной проблема их массового размножения. Ситуация, сложившаяся с некоторыми коллекциями в ботанических садах, делает особенно актуальной проблему сохранения генофонда декоративных растений отечественной селекции и, в частности, культуры клематиса. Наряду с традиционными способами сохранения растений *ex situ*, одним из наиболее эффективных методов сохранения является создание генетических банков *in vitro* (Бутенко 1964) Разработка эффективных методов микроразножия является основой работ по сохранению генофонда клематисов, одним из перспективных направлений сохранения биоразнообразия растений.

Создание крупнейшей на территории бывшего СССР коллекции клематисов – 290 видов и сортов делает очень актуальной проблему ее эффективного использования. Формирование и поддержание крупных сортовых коллекций, а также родовых комплексов вполне традиционно для ботанических садов. Однако не всегда такие коллекции динамично востребованы в научном процессе. В то же время, крупные сортовые коллекции являются бесценным генофондом, который нередко из-за отсутствия четкой программы по их использованию, просто утрачивается. В ГУ «ВРБС» разработана и реализуется программа по комплексному изучению культуры клематисов с использованием как традиционных, так и современных методов. Программа включает: первичное сортоизучение, семенное и вегетативное размножение, определение относительной устойчивости клематисов к болезням и различным абиотическим факторам, разработку эффективных технологий клонального микроразмножения, изучение возможности длительного депонирования в культуре *in vitro* с целью создания генетического банка культуры ткани. Использование молекулярно-генетических методов крайне актуально для решения проблем, связанных с контролем генетической стабильности хранящихся образцов при создании банков *in vitro*. ДНК-маркеры обладают существенными преимуществами по сравнению с морфологическими маркерами: они позволяют выявлять полиморфизм в любом участке генома, дают возможность вести анализ по неограниченному числу локусов.

В настоящее время коллекционный фонд ГУ ВРБС представлен 38 видами рода *Clematis*, 3 видами рода *Atragene* и 246 сортами отечественной и зарубежной селекции, принадлежащими к 14 сортовым группам по международной садовой классификации (Clematis Register and Checklist 2002).

Максимально представлены в коллекции группы: Ранняя крупноцветковая – 36%; Поздняя крупноцветковая – 20%; группа *Atragene* – 8%; группа *Viticella* – 7%; группа *Integrifolia* – 6%; группа *Tangutica* – 5%. Остальные группы представлены в коллекции менее 5% каждая.

В коллекции ботанического сада представлены сорта как отечественной, так и зарубежной селекции. В сортовой структуре коллекции 31% (74 сорта) занимают сорта, выведенные в Великобритании, 9% (22 сорта) – сорта, выведенные в Польше, 8% (18 сортов) – сорта, выведенные во Франции. Представлены сорта селекционных центров Японии, Швеции, Голландии, США, Канады и др. По одному сорту из Аргентины, Дании и Южной Кореи. Отечественная селекция представлена 69 культиварами, что составляет 30% сортовой коллекции ГУ ВРБС и около 20% от всех сортов, выведенных на территории бывшего СССР.

В ходе экспериментов по вегетативному размножению методом зеленого черенкования были получены следующие результаты: 100% укореняемость получена у 47 сортов, что составляет 44% от общего числа сортов, используемых в эксперименте; 28 сортов – от 80 до 100%. У 16 сортов – от 60 до 80%. От 40 до 60% – у 9% и только 6% сортов показали укореняемость менее 40%.

Максимальной способностью к ризогенезу характеризовались сорта Ранней крупноцветковой и Поздней крупноцветковой групп. У сортов *Franziska Marie*, *Minister*, Гибрид Орлова, Махровый, *Ernest Markham*, *Huldin* через 3 недели установлена 100% укореняемость. Также через 3 недели начинал укореняться сорт *Emilia Platter* группы *Viticella*. Через 4 недели все сорта Ранней крупноцветковой группы имели 100% укореняемость, в то время как сорта Поздней крупноцветковой группы достигали такого же показателя только через 5 недель.

При разработке технологии микроклонального размножения в качестве первичных эксплантов использовали конус нарастания (апекс) с листовыми примордиями и латеральные почки вегетирующих побегов (Муратова, Янковская, 2001). Установлено, что оптимальным стерилизующим веществом для введения в культуру *in vitro* эксплантов клематиса, является 1%-ный раствор лизоформина при экспозиции 5 мин. При его использовании выход жизнеспособных эксплантов был максимальным и составлял около 80%.

Правильный выбор модели размножения, состава питательных сред и условий культивирования позволяет свести к минимуму риск появления соматоклональных вариантов. Основным методом, используемый при размножении представителей рода *Clematis* – активация развития пазушных меристем. Он считается наиболее надежным для сохранения генетической стабильности размножаемых форм.

На этапе размножения отчетливо проявились видовые и сортовые особенности клематисов, что выразилось в различном количестве дополнительно заложённых почек и развивающихся из них в последствии побегов. Коэффициент размножения изученных генотипов варьировал от 1,0 до 5,5. Колебания коэффициента размножения в зависимости от генотипических особенностей были существенны и отличались более чем в 5 раз. Наибольшей способностью к регенерации характеризовались представители *L. L. Group*, *E. L. Group*, *Viticella* и *Montana*.

На коэффициент размножения оказывали влияние не только генетические особенности. Для поддержания устойчиво пролиферирующей культуры *in vitro* весьма существенным является правильный подбор и оптимальные соотношения регуляторов роста (цитокининов и ауксинов). В процессе исследования было выявлено наиболее оптимальные концентрации экзогенных гормонов на стадии размножения.

Для многих видов растений было замечено увеличение регенерационного потенциала установлено при культивировании на средах, сочетающих ауксины и цитокинины. Но в настоящем исследовании совместное использование БАП с ИУК в большинстве случаев не оказывало положительного влияния на коэффициент размножения по сравнению с одним БАП. Максимальный коэффициент размножения был на среде, содержащей БАП в концентрации 2,5 мг/л. Увеличение концентрации с 1 до 2,5 мг/л для большинства сортов приводило к увеличению коэффициента всего на 10–20% и к образованию витрифицированных побегов, которые впоследствии характеризовались пониженной способностью к укоренению. Дальнейшее увеличение концентрации БАП до 5 мг/л приводило к 100% витрификации регенерантов и снижению коэффициента размножения. Таким образом, оптимальная концентрация БАП на этапе микроразмножения с учетом совокупности данных по относительному приросту регенерантов и каллусогенезу составляет 1 мг/л.

Сорта групп *Flammula*, *Forsteri*, *Heracleifolia* требуют более тщательного подбора гормонального состава питательных сред, так как использование БАП недостаточно эффективно.

Результаты экспериментов по подбору сред на этапе укоренения показывают значительные отличия скорости укоренения в зависимости, как от генетических особенностей видов и сортов, так и концентрации ауксинов, применяемых для индукции ризогенеза.

Наиболее эффективными индукторами ризогенеза для представителей рода *Clematis* оказались ИУК и ИМК. При укоренении микрочеренков лучшие результаты были получены на питательной среде, содержащей ½ солей MS при концентрациях ИУК и ИМК 0,5 мг/л.

Повышению выхода укоренённых микропобегов способствовало комбинированное использование ИУК и ИМК, которое увеличивало процент укоренения, а также число и длину образуемых корней по сравнению с их раздельным применением, что может быть объяснено эффектом синергизма.

Так процессы корнеобразования наблюдаются у сортов, относящихся к раннецветущей группе уже через 3 недели с начала культивирования. Сорта, относящиеся к группам *Montana*, *Tangutica* характеризуются

высокой укоряемостью. Промежуточное положение занимает группа *Vitalba* и *Viticella*. Позже всех укоренялись сорта, относящиеся к группе *Texensis*. У сортов групп *Flammula* и *Forsteri* при использовании тех же концентраций ауксинов образования корней не наблюдалось.

Наиболее ответственным моментом при клональном микроразмножении клематисов является перевод растений из асептической культуры в нестерильные условия, т.е. высадка их на почвенный субстрат. Адаптация проводилась с применением пищевой полиэтиленовой пленки, с постепенным ее перфорированием. Выход адаптированных растений составил 80–90%. Растения затем переносились в теплицу.

Создан крупнейший в мире банк стерильных культур (более 110 генотипов) представителей рода *Clematis*. В настоящее время создание таких банков является одним из перспективных направлений сохранения биоразнообразия растений.

При создании банков *in vitro* особенно актуальной становится проблема контроля генетической стабильности образцов (Высоцкий, 1995). Так как клематис относится к генетически малоизученным объектам, первым шагом по его маркированию был выбран относительно простой в исполнении RAPD-анализ.

Для RAPD-анализа сортов клематиса проводилась оптимизация методик выделения ДНК и условий амплификации.

Необходимо отметить, что количество выделяемой ДНК зависело от фазы растения, с которого брался материал. Наиболее благоприятным периодом было пробуждение почек и начало роста побегов, в этот момент концентрация выделяемой ДНК в среднем составляла 150 нг/мкл, а в отдельных случаях – 350 нг/мкл. В ходе работы были выделены образцы ДНК 17 видов и 73 сортов.

Следующим этапом работы являлся подбор праймеров, выявляющих полиморфизм. Для этого был проведен RAPD анализ трех образцов ДНК с использованием 40 праймеров из серий OPA OPD OPK OPN OPS и AK.

При этом 9 из них оказались неактивными, 14 инициировали синтез одного – двух фрагментов или слабых по интенсивности продуктов, остальные давали четкие специфичные фрагменты. Полученные результаты позволили определить набор праймеров, подходящих для RAPD анализа клематисов. Впервые в России создан банк ДНК клематисов, представленный 90 образцами.

Проведен RAPD-анализ 74 сортов и видов клематиса, который может служить своеобразным экспресс-методом выявления генетического полиморфизма, что крайне актуально для малоизученных таксономических групп, к которым относится род *Clematis*. В дальнейшем метод может быть использован для проверки генетической стабильности образцов, хранящихся в банке *in vitro*, для исследования соматической изменчивости, а также паспортизации коллекций клематисов.

#### Литература

- Бескаравайная М.А. Клематисы лианы будущего. Воронеж. 1998. 171 с.  
 Бутенко Р.Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М., 1964. 272 с.  
 Высоцкий В.А. О генетической стабильности при микроклональном размножении плодовых и ягодных культур. // С.-х. биология. 1995. № 5. С. 57–63.  
 Муратова С.А., Янковская М.Б. Промышленное производство оздоровленного посадочного материала плодовых, ягодных и цветочно-декоративных культур. М., 2001. С. 145–147  
 Clematis Register and Checklist 2002. The Royal Horticultural Society, 80 Vincent Square, London SW1P 2PE. 2002. P. 367

## НОВЫЙ ПОДХОД К ПОСТРОЕНИЮ ТЕОРИИ И СОЗДАНИЮ МЕТОДОЛОГИИ УСКОРЕННОЙ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ

Кочетов А.А.

Санкт-Петербург, Агрофизический НИИ

Расширение ассортимента культивируемых растений путем их интродукции позволяет комплексно решать ряд актуальных проблем, стоящих перед человечеством. Это, прежде всего, снабжение населения разных регионов мира достаточным, полноценным и разнообразным набором продуктов питания местного производства, обеспечивающих длительное, здоровое функционирование человеческого организма в условиях экологических и психологических стрессов, а также снижение нагрузки на окружающую среду при минимизации технологических воздействий и уменьшении площади под сельскохозяйственными культурами. Используемый сегодня традиционный подход не позволяет достаточно быстро и успешно вести работу по интродукции новых культур, которая часто затягивается на десятилетия. Поэтому развитие новых подходов и создание методов, ускоряющих работу по интродукции, является одним из перспективных направлений сельскохозяйственной науки в 21 веке.

Интродукция дикорастущих и культурных растений несколько отличаются по целям и содержанию работ, однако имеют сходный алгоритм. Для дикорастущих растений большое значение имеет создание автономно воспроизводящейся в новых климатических условиях популяции интродуцента, а также сохранение в коллекции растений, отражающих внутривидовое разнообразие. Для культурных растений главной задачей при интродукции является достижение высокой продуктивности в новых условиях выращивания. И в том и в другом случае традиционно работа по интродукции начинается с подбора группы особей и перенесения их из исходной популяции в новые климатические условия за пределы природного ареала вида или места традиционного возделывания. От правильности подбора часто зависит успех работы по интродукции, поэтому столь много внимания уделяет современная теория интродукции тому, откуда и какие растения надо брать для их успешной акклиматизации. При выращивании в новых климатических условиях под воздействием присущих этим условиям стрессоров происходит изменение генетической структуры популяции за счет сохранения наиболее приспособленных и жизнеспособных генотипов. Помимо этого процесса естественного отбора интродуктором проводится и искусственный отбор, направленный на получение более устойчивого потомства и сохранения тех признаков и свойств растений, ради которых они были привлечены в интродукцию. Растения прошедшие естественный и искусственный отбор и в ряде семенных поколений показавшие большую устойчивость в новом климате на завершающей стадии интродукции становятся родоначальниками новых популяций названных интродукционными (Некрасов, 1980).

К основным недостаткам традиционного подхода следует отнести:

- длительность процесса интродукции новой культуры (обычно более 10 лет),
- значительная трудоемкость работ по интродукции (изучение потомства сотен растений в течение длительного времени),
- слабое использование всего внутривидового генетического потенциала из-за отбраковки растений по критерию комплексной устойчивости),
- неэффективность отбора растений по устойчивости при выращивании популяций интродуцентов в открытом грунте в условиях, часто значительно отклоняющихся по динамике лимфакторов от среднесезонных.

Можно констатировать, что использование традиционных подходов и методов интродукции не соответствует существующим потребностям сельскохозяйственного производства и не всегда гарантирует успешный результат. Поэтому столь актуален развиваемый нами подход по целенаправленному получению новых трансгрессивных форм растений в регулируемых условиях при интродукции новых культур, позволяющий значительно ускорить работу, сократить объем прорабатываемого материала и гарантированно получить высокопродуктивную популяцию в новых климатических условиях. Предлагаемая нами методология опробована на нескольких культурах и пригодна для широкого использования.

По нашим представлениям основной задачей при интродукции является максимально возможная гармонизация взаимоотношений генотип-среда, а ее успех зависит от реализации потенциальных генетических возможностей интродуцируемой культуры в новых условиях выращивания. Гармонизация взаимодействия генотип-среда может быть достигнута двумя путями: путем подбора или изменения генотипа, с целью максимального приспособления его к новым условиям выращивания (генотипическая адаптация) и путем изменения самих условий выращивания (адаптивные технологии выращивания) для реализации возможностей, существующих у интродуцируемых генотипов. Выбирая стратегию интродукции для конкретной культуры или вида рационально использовать оба этих направления работ, отдавая приоритет одному из них.

Наиболее перспективным направлением интродукции новых культур, несомненно, является путь генотипической адаптации интродуцента к новым климатическим условиям. Принципиальным отличием нашего подхода от традиционного является создание новых форм интродуцируемых растений с заранее заданными свойствами, позволяющими максимально реализовать продукционный потенциал культуры в новых условиях выращивания, а не поиск, подбор и усовершенствование уже существующих генотипов.

Такой подход базируется на теоретических положениях, высказанных Драгавцевым В.А. в теории эколого-генетической организации полигенного признака (Драгавцев и др., 1984), и Макаровой Г.А. (Ермаков, Макарова, 2005) в методологии получения трансгрессий растений с хозяйственно-ценными свойствами. Наиболее важными среди них являются следующие положения:

- основным методом получения генотипов с новыми свойствами, пригодных для успешного культивирования в новых условиях, является метод трансгрессий, – при смене лимитирующего фактора внешней среды меняются число и спектр генов, детерминирующего среднюю величину и генетическую дисперсию признака (прежде всего продуктивность растений),
- любой полигенный количественный признак (и, прежде всего, признаки продуктивности и устойчивости) является многокомпонентным по своей природе, – для получения высокопродуктивных трансгрессивных форм фитоинтродуцентов с комплексом хозяйственно-ценных признаков необходимо подбирать родительские пары по принципу взаимодополнения формирующих признак компонент,
- получение трансгрессий по результирующему признаку возможно лишь в том случае, когда его компоненты наследуются раздельно,

– рассчитывать на выщепление трансгрессий даже при небольшом объеме гибридной популяции (мее 1000 растений) можно в тех случаях, когда отдельные модули, формирующие признаки продуктивности и устойчивости контролируются небольшим числом генов. Опыт нашей работы свидетельствует о том, что такие ситуации наблюдаются достаточно часто.

На этих 6 основных положениях и методике изучения взаимодействия генотип-среда в регулируемой агро-экосистеме (РАЭС) базируется предлагаемая нами методология ускоренной интродукции культурных растений.

По представлениям В.А. Драгавцева существует 7 систем, определяющих индивидуальную продуктивность растения и ценоза: это системы аттракции, микрораспределения, адаптивности, горизонтальной устойчивости, «оплаты» лимфактора почвенного питания, толерантности к загущению, генетической вариабельности длин фаз онтогенеза (Драгавцев, 1998). Именно по этим 7 системам можно получать трансгрессии растений, и на знание о них мы опираемся при конструировании генотипов, адаптированных к новым климатическим условиям. Однако, основное внимание при интродукции необходимо уделять системам устойчивости к существующим стрессорам. Именно наличие или отсутствие компонент устойчивости к тому или иному стрессору в конечной мере определяет продуктивность генотипа в новых климатических условиях и успех интродукции. Также понятно, что каждая из систем устойчивости к конкретному стрессору имеет сложную многокомпонентную природу и существует возможность получать трансгрессии по устойчивости к каждому стрессору в отдельности. Перспективно работать и с морфологическими компонентами продуктивности, подбирая родительские сорта по принципу взаимодополнения этих компонент. Например, масса корнеплода редьки зависит от его размеров – длины и диаметра, а продуктивность колоса определяется числом зерен в колосе и массой 1000 зерен. При этом необходимо понимать, что на количественное выражение этих признаков влияют условия выращивания и работа тех физиологических систем, о которых говорилось выше. Работа с интродуцируемыми растениями по разработанной нами методологии состоит из следующих этапов:

1. Создание модели генотипа интродуцента с описанием свойств, необходимых для успешного выращивания в новых условиях и разработка плана по получению трансгрессивных генотипов. На начальном этапе работы интродуктор, опираясь на известные ему факты, составляет описание генотипа, теоретически наиболее успешно адаптируемого к новым условиям выращивания. Для этого проводят сопоставление биологических требований культуры и динамики лимфакторов в новом регионе выращивания, выделяют наиболее важные компоненты сложных признаков, трансгрессию по которым необходимо получить, исходя из имеющихся знаний о биологическом разнообразии интродуцируемой культуры. При этом необходимо учитывать весь комплекс свойств, характеризующих генотипы по продуктивности и устойчивости.

2. Исследование биологического разнообразия интродуцируемой культуры с целью подбора родительских пар для гарантированного получения трансгрессивных генотипов. На этом этапе работы важным моментом является выявление сортов и разновидностей интродуцента, обладающих теми компонентами, трансгрессию по которым запланировано получить. Обычно это компоненты устойчивости к отдельным стрессорам. Наиболее эффективно проводить выявление компонент устойчивости у генотипов в регулируемых условиях (РАЭС). Для этого исследуют чувствительность разных сортов и разновидностей интродуцента к действию каждого из действующих в новом регионе стрессоров в отдельности, путем моделирования действия стрессора в регулируемой агроэкосистеме при условии поддержания других факторов в зоне оптимума. При этом оценку влияния стрессора проводят, прежде всего, по снижению общей продуктивности, а также по степени развития компонента продуктивности, формирующегося на данном этапе. Это позволяет четко выявить наличие генетической детерминированности компонента устойчивости и с высокой эффективностью подбирать родительские пары для получения трансгрессивных форм с необходимыми свойствами. И если при традиционном подходе при интродукции отбор ведут среди генотипов, обладающих комплексной устойчивостью, то при нашей методике работы выявление нужных компонент ведут среди всего существующего внутривидового разнообразия растений. Для уменьшения числа образцов, используемых в исследованиях, предварительно изучают их происхождение. для опытов выбирают прежде всего те сорта и разновидности, которые происходят из регионов, где могут возникать стрессовые воздействия, чувствительность к которым мы изучаем в РАЭС.

3. Подбор родительских пар для скрещивания по принципу взаимодополнения по компонентам продуктивности и чувствительности к основным действующим стрессорам, а также по другим хозяйственно-ценным признакам. Подбор родительских пар проводят между образцами, наименее чувствительными к действию отдельных стрессоров, сформировавших лучшие показатели элементов продуктивности на каждом этапе после воздействия конкретного стрессора. Такой подход базируется на понимании модульной организации количественных признаков, какими являются признаки устойчивости и продуктивности. Подбирая для гибридизации независимо наследуемые структурные модули, вносящие максимальные вклады на каждом временном отрезке онтогенеза, особенно при воздействии стрессора, мы во втором поколении получаем высокопродуктивные генотипы, хорошо адаптированные к новым условиям выращивания. Кроме того, поскольку конечной целью интродукции является формирование высокопродуктивного ценоза, то при подборе взаимодополняющих пар для скрещивания надо использовать не

только элементы индивидуальной продуктивности растений, но и ценотические (генетико-физиологические системы толерантности к загущению).

4. Получение гибридов 1 и 2 поколений в регулируемых условиях. Использование светокультуры позволяет работать с растениями круглогодично и выращивать даже тропические культуры в холодное время года (октябрь – апрель). Создание особых режимов выращивания в РАЭС, стимулирующих генеративное развитие, дает возможность получать за зимнее время несколько генераций однолетних растений, что значительно ускоряет селекционный процесс.

5. Выявление высокопродуктивных и устойчивых трансгрессивных форм во втором поколении гибридов в открытом грунте под воздействием всего комплекса стрессоров, действующих в природных условиях. Важным моментом при проведении опытов в открытом грунте является соответствие существующей динамики лимфакторов среднесуточных.

6. Создание высокопродуктивных и устойчивых линий интродуцируемой культуры посредством инбридинга и стабилизирующего отбора. На этой стадии использование регулируемых условий также значительно интенсифицирует селекционный процесс. Предлагаемая методология ускоренной интродукции нетрадиционных культур опробована нами на примере интродукции дайкона в Северо-Западный регион России (Кочетов, 2004). Всего за 4–5 лет получены высокопродуктивные формы дайкона с комплексной устойчивостью к действующим в весеннее и раннелетнее время светотемпературным стрессорам.

#### Литература

- Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М., Нечипоренко Н.Н. Модель экологогенетического контроля количественных признаков растений. // Докл. АН СССР, 1984. Т. 274. № 3. С. 720–723.
- Драгавцев В.А. Эколого-генетический скрининг генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных растений по урожайности, устойчивости и качеству: новые подходы. СПб., 1998. 52 с.
- Ермаков Е.И., Макарова Г.А. Регулируемая агроэкосистема в генетических и селекционных исследованиях // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб., 2005. С. 205–218.
- Кочетов А.А. Генотипическая адаптация восточноазиатских подвидов *Raphanus sativus* при интродукции в Северо-Западный регион России // С.-х. биология. 2001. № 1. С. 83–90.
- Некрасов В.И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М., 1980. 102 с.

### ПЕРСПЕКТИВЫ ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МНОГОЛЕТНИХ ТРАВЯНИСТЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ ОТКРЫТОГО ГРУНТА ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОГО САДА

Кудрявцева О.В., Виравцева Л.Л.

Кировск, Мурманская обл., Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского научного центра РАН

Коллекционные питомники ПАКСИ расположены в центре Хибинского горного массива на Кольском полуострове на 120 км севернее Полярного круга в лесном поясе на высоте 310–340 м над ур. моря. Климатические условия района исследований имеют ряд специфических особенностей. Средняя годовая температура воздуха по данным метеопоста ПАБСИ, который существует с 1962 года, составляет -1,4°C. Средняя месячная температура воздуха в самые холодные месяцы – январь и февраль составляет -12,8°C, а самого теплого летнего месяца – июля +12,6°C. Высота снежного покрова достигает в различные годы от 1,2 до 1,8–2,0 м. В различные годы за весенне-летний период выпадает 500–600 мм осадков. Период вегетации растений (июнь–сентябрь) колеблется от 90 до 120 дней. Продолжительность безморозного периода 87 дней. Сумма положительных температур вегетационного сезона составляет 560–780°. С 10 декабря по 3 января солнце не поднимается над горизонтом (полярная ночь), а с 26 мая по 18 июля не заходит за горизонт (полярный день), что оказывает существенное влияние на рост и развитие интродуцентов.

В коллекции содержатся около 2800 образцов и более 1300 видов травянистых растений, имеющих различные научно-хозяйственные применения.

Целью работы было выявить на основе анализа коллекции травянистых многолетних интродуцентов открытого грунта ПАБСИ хозяйственно-ценные виды растений и определить перспективы и пути их возможного использования в условиях Кольского Заполярья.

Для характеристики хозяйственной значимости и научной ценности растений использовали различные доступные нам литературные источники (Авrorин, Андреев, Головкин и др., 1964; Белоусова, Денисова, 1983; Вульф, Малеева, 1969; Красная книга. 1975; Красная книга СССР, 1978; 1984; Красная книга РСФСР, 1988; Красная книга Белорусской ССР, 1981; Красная книга Киргизской ССР, 1985; Красная книга Туркменской ССР, 1985; Растительные ресурсы СССР, 1984–1994; Редкие и исчезающие виды... 1981; Редкие и исчезающие виды... 1983; Редкие виды флоры Молдавии..., 1982; Чопик, 1978; List of rare..., 1978; Red Data Book..., 1998).



Большинство интродуцированных образцов обладает целым комплексом полезных свойств: одновременно являясь научно-ценными видами, они могут быть высоко декоративными растениями и иметь разнообразные лекарственные свойства, служить источником эфирных масел, витаминов, технических волокон, использоваться в пищу, и в разнообразных народных промыслах (*Allium karataviense* Regel, *Leontopodium alpinum* Cass., *Arnica montana* L., *Rhodiola rosea* L., *Gentiana lutea* L., *Iris sibirica* L., *Colchicum autumnale* L., *Paeonia anomala* L., *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) M. Dittrich, *Convallaria majalis* L., *Aconogonon bucharicum* (Grig.) Holub, *Primula veris* L., *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit., *Hemerocallis lilio-asphodelus* L., *Pulsatilla grandis* Wend., *Aconitum firmum* (Reichenb.) Gayet и др.).

Более 1300 образцов являются декоративными. Это большой резерв для дальнейшего изучения и внедрения этих растений в озеленительный ассортимент для городов и поселков Кольского Севера. Многие (около 60 видов), вследствие их высокой декоративности, устойчивости и высокой семенной продуктивности, были рекомендованы для озеленения городов и поселков Мурманской области и Карелии (Аврорин, 1941; Андреев и др., 1980). Часть видов рекомендована садоводам-любителям для выращивания на приусадебных участках в качестве пищевых, витаминных и лекарственных растений. Большинство растений пользуются заслуженной любовью и успехом не только у исследователей-ботаников, но и у жителей Заполярья. В последние годы озеленительный ассортимент области превысил 100 видов (Иванова, Святковская, Тростенюк, 2004). Спрос на семена и рассаду травянистых многолетников постоянно растет как у жителей, так у всевозможных организаций и предприятий Мурманской области.

Практически с момента основания Сада до настоящего времени 70 и более лет на питомниках растут 34 образца-долгожителя: с 1932 г. – *Sempervivum transcaucasicum* Muirhead, *Gentiana lutea*, *Reynoutria japonica* Houtt., *Claytonia asarifolia* A. Gray, с 1933 г. – *Arnica montana*, *Rhodiola asiatica* D. Don., *Sempervivum tectorum* L. ssp. *alpinum* (Griseb et Schenk) Wettst. et Hayek; с 1934 г. – *Allium schoenoprasum* L., *Doronicum altaicum* Pall., *Lilium martagon* L., *Rheum compactum* L., *Scilla sibirica* Haw., *Iris bloudowii* Ledeb., *Anemonastrum crinitum* (Juz.) Holub, *Trollius asiaticus* L., с 1935 г. – *Macrosciadium alatum* (Bieb.) V. Tichomirov et Lavrova, *Ornithogalum brachystachys* C. Koch и др. Все эти растения прекрасно приспособились к условиям Кольской Субарктики. Некоторые из них начали самостоятельно внедряться в лесные фитоценозы вокруг питомников (Андреев, Зуева, 1990). Другие, вследствие их высокой декоративности, устойчивости и высокой семенной продуктивности, были рекомендованы для озеленения городов и поселков Мурманской области и Карелии (Аврорин, 1941; Андреев и др., 1980). Третьи были рекомендованы садоводам-любителям для выращивания на приусадебных участках в качестве пищевых, витаминных и лекарственных растений. Большинство растений стали пользоваться заслуженной любовью и успехом не только у исследователей-ботаников, но и у большинства жителей Заполярья. Спрос на семена и рассаду травянистых многолетников постоянно растет как у жителей, так у всевозможных организаций и предприятий Мурманской области.

Среди красивоцветущих растений 107 видов (381 образец) – медоносы. В коллекции выращиваются 364 вида (1134 образца) лекарственных растений, содержащих разнообразные действующие вещества, которые применяют при различных заболеваниях, как в официальной, так и в народной медицине. При возделывании некоторых интродуцированных лекарственных растений на Севере в силу целого ряда природно-климатических причин, как правило, содержание биологически активных веществ в них значительно выше, чем в естественной среде обитания на юге и принятых нормативов в фармакопее (Елсакова, Елсаков, 1999).

Наиболее изученными в географическом плане оказались лекарственные виды: *Arnica montana* – 70 образцов из различных стран Европы и *Rhodiola rosea* – 50 – из Сибири, Дальнего Востока и Европы. Эти виды сохраняются в коллекции с 1933–1936 гг.

Кроме того, на питомниках выращиваются 88 видов пищевых и 20 видов витаминных растений. Некоторые из них пользуются популярностью у местного населения. Эти травы являются хорошим дополнительным источником естественных витаминов, которые получают садоводы-любители выращивая их в открытом грунте со всевозможными овощными и плодовыми культурами (*Allium altaicum* Pall., *A. schoenoprasum*, *A. victorialis* L., *Podophyllum emodii* Wall. и др.).

В 60-е годы ПАБСИ, наряду с Полярно-опытной станцией Всесоюзного института растениеводства активно включился в программу изучения и введения в культуру новых для Кольского Севера кормовых растений, которые были так необходимы для развивающегося быстрыми темпами животноводства Мурманской области. Кроме того, изучали и вводили в культуру дикорастущие в области кормовые виды бобовых. Оценивали биохимический состав отдельных кормовых трав. Ежегодно в эксперимент вводились новые для Кольского Севера виды кормовых растений. В результате длительного отбора коллекция кормовых культур ПАБСИ в настоящее время насчитывает 461 образец. Некоторые из трав, такие как борщевик Сосновского, проходили испытания и были внедрены на поля совхоза «Индустрия» в качестве новой силосной культуры. Другие, например, горец Вейриха, лисохвост луговой различные виды овсяницы, оказались хорошими фитомелиорантами и были рекомендованы для закрепления пылящих хвостохранилищ комбината «Апатит».

В составе коллекции насчитывается 60 видов ядовитых растений, часть из которых является и лекарственными (*Leucojum vernum* L., *Astrantia maxima* Pall., *Heracleum lehmannianum* Bunge, *Ligularia thomsonii* (Clarke) Pojark., *Aconitum paniculatum* Lam., *A. raddeanum* Regel, *A. tauricum* Wulf., *A. soongaricum* Stapf., *Delphinium elatum* L., *Digitalis schischkinii* Ivanina и др.).

18 видов растений обладают инсектицидными свойствами, среди технических растений 42 вида имеют красильные свойства, 34 – дубильные, 10 – другие технические свойства (могут служить источником нитей для изготовления тканей, веревок, канатов). 40 видов содержат в своем составе большое количество эфиромасличных веществ. Единичные виды растений (1–10) обладают иктиоцидными (*Galega officinalis* L.) и ратицидными (*Aconitum barbatum* Pers., *A. tauricum*) свойствами, могут способствовать увеличению лактации у животных (*Lotus alpicola* (G. Beck) Min., Ulle et Kritzk., *L. corniculatus* L.), являются источником каучука (*Senecio ovatus* Willd.), соды (*Tanacetum vulgare* L.) и перги (*Polemonium caeruleum* L., *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim., *Rubus arcticus* L., *Galium verum* L. и др.). 13 видов растений являются суррогатами чая (*Paeonia lactiflora* Pall., *Filipendula palmata* (Pall.) Maxim., *F. vulgaris* Moench, *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch и др.), кофе (*Iris pseudocorus* L., *I. setosa* Pall. ex Link, *I. sibirica* L.) и табака (*Doronicum plantagineum* L.). Эти растения успешно используются населением планеты уже не одну сотню лет.

Использование коллекционных фондов интродуцированных растений ПАБСИ разнообразно и многогранно. Прежде всего, коллекционные фонды – база для дальнейшего изучения и выявления закономерностей интродукции растений различных климатических зон в условиях Кольской Субарктики. Интродукция растений является эффективным, а иногда и единственно возможным методом сохранения биологического разнообразия, а также способом увеличения численности сохраняемого таксона и расширения его культигенного ареала за Полярным кругом.

На основе общепринятой классификации среди изученных видов выделено несколько групп растений по хозяйственно-ценным признакам: редкие и нуждающиеся в охране, кормовые, лекарственные, декоративные, медоносные, пищевые, витаминные, технические, ядовитые, фитонцидные и др.

Результаты интродукции находят практическое применение в практике зеленого строительства. Ассортимент растений, пригодных для озеленения городов и поселков Мурманской области, постоянно дополняется новыми видами. Перечисленные выше категории растений коллекции интродуцентов составляют основной потенциальный фонд для разностороннего использования растений.

Многие интродуцированные в Кольское Заполярье редкие виды растений хорошо сохраняются не только в коллекции, но и хозяйственных посадках и спонтанно возникших популяциях на территории ПАБСИ (*Isopyrum thalictroides* L., *Scilla rosenii* C. Koch., *Erytronium sibiricum* (Fich. et C.A. Mey.) Kryl. и др.). Некоторые редкие и хозяйственно ценные виды могут быть сохранены в искусственно созданных фитоценозах и озеленительных посадках.

Вся коллекция травянистых растений и в том числе отдельные экспозиции лекарственных растений ПАБСИ служат не только базой научных исследований по интродукции растений, но одновременно является учебно-производственной базой для студентов экологических, биологических и химико-фармацевтических факультетов высших и средних специальных заведений, как Мурманской области, так и других регионов России. Коллекционные питомники и тематические экспозиции являются демонстрационными объектами лекций-экскурсий для жителей Мурманской области и многочисленных туристов.

#### Литература

- Аврорин Н.А. Чем озеленять города Мурманской области и северные районы Карело-Финской ССР. Кировск, 1941. 126с.
- Аврорин Н.А., Андреев Г.Н., Головкин Б.Н., Кальнин А.А. Переселение растений на Полярный север. Ч. 1. Результаты интродукции травянистых растений в 1932–1956 гг. М.–Л. 1964. 499с.
- Андреев Г.Н., Архипова Г.Ф., Корабельникова О.А., Михайлова З.А., Новикова Л.А. Декоративные многолетники для озеленительного ассортимента Мурманской области // Декоративное садоводство и озеленение на Кольском полуострове. Апатиты, 1980. С. 27–33.
- Андреев Г.Н., Зуева Г.А. Натурализация интродуцированных растений на Кольский Север. Апатиты, 1990. 122 с.
- Белюсова Л.С., Денисова Л. В. Редкие растения мира. М., 1933. 342 с.
- Вульф Е.В., Малеева О.Ф. Мировые ресурсы полезных растений (Пищевые, кормовые, технические, лекарственные и др.). Справочник. Л., 1969. 565 с.
- Елсакова С.Д., Елсаков Г.Н. Ягодный сад на Кольском Севере. Мурманск. 1999. 48 с.
- Иванова Л.А., Святковская Е.А., Тростенюк Н.Н. Северное цветоводство. Апатиты, 2004. 202 с.
- Красная книга: дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1975. 204с.
- Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М., 1978. 460 с.
- Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М., 1984. Т. 2. 478 с.
- Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.
- Красная книга Белорусской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Минск, 1981, 286 с.

- Красная книга Киргизской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Фрунзе, 1985. 90 с.
- Красная книга Туркменской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Ашхабад, 1485. 414 с.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав и использование. Л., 1984–1994.
- Редкие виды флоры Молдавии (биология, экология, география). // Отв. редактор чл.-кор. АН МССР д.б.н. А.А. Чеботарь. Кишинев, 1982. 103 с.
- Редкие и исчезающие виды флоры СССР / Под ред. академика А.Л. Тахтаджяна, Л., 1981, 263с.
- Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны / Отв. редактор П.И. Лапин. М., 1983. 302с.
- Чопик В.И. Редкие и исчезающие растения Украины. Справочник. Киев, 1978. 212 с.
- List of rare and threatened plants of Europe. Kew, The IUCN Threatened Plants Committee Secretariat, Julay 1978. 47 s.
- Red Data Book of East Fennoskandia. Helsinki, 1998. 351 p.

## **ИНТРОДУКЦИОННЫЕ РЕЗЕРВАТЫ – ИСТОЧНИКИ ОБОГАЩЕНИЯ ГЕНОФОНДА ДЕНДРОФЛОРЫ СЕВЕРНЫХ РЕГИОНОВ РОССИИ**

**Лантратова А.С., Еглачева А.В.**

*Петрозаводск, Петрозаводский государственный университет*

Среди регионов Северной России своеобразием исторически сложившегося растительного покрова отличается Карелия. Бедность ее дендрофлоры во многом определяется характером флорогенеза, связанного с многократным оледенением, особенностью миграционных процессов, молодостью флоры и современными суровыми природно-климатическими условиями (Гюнтер, 1880; Norrlin, 1876). В связи с этим в течение почти четырехсотлетней истории при создании садов и парков, широко использовались интродуцированные древесные растения. Рядом исследователей (Андреев, 1947; Еглачева, Лантратова, Марковская, 2007 и др.) установлено, что на территории Карелии за указанный исторический период прошли интродукцию 402 вида древесных растений.

Целью наших исследований является установление локальных, интродукционных центров – резерватов, источников генофонда для обогащения дендрофлоры, используемой для создания садов и парков на урбанизированных территориях Карелии.

В задачи исследований входило: проведение инвентаризации зеленых насаждений, выделение наиболее богатых локальных интродуцированных центров – резерватов для дальнейшего использования их генофонда при создании садов и парков на урбанизированных территориях Карелии.

Исследования проводились маршрутным методом в течение 2001–2007 гг. на территории Карелии с детальной паспортизацией локальных озеленительных территорий.

В результате исследований установлен видовой состав городских зеленых насаждений Карелии (табл. 1).

*Таблица 1*

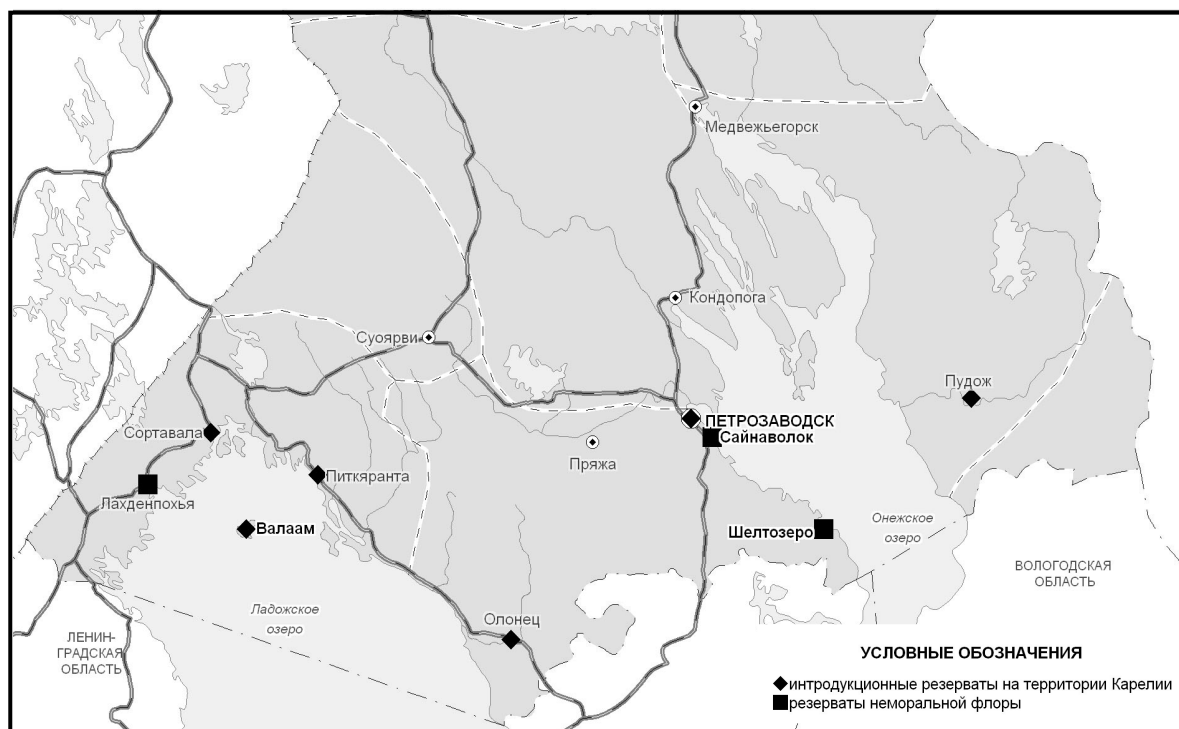
**Географическая характеристика городов Карелии и численность видов древесных растений**

| Город         | Географические координаты центра города |                   | Население,<br>тыс. чел. | Дата основания |        | Кол-во<br>видов | Автономные<br>виды |
|---------------|-----------------------------------------|-------------------|-------------------------|----------------|--------|-----------------|--------------------|
|               | северная широта                         | восточная долгота |                         | поселения      | города |                 |                    |
| Кондопога     | 62°18'                                  | 34°27'            | 34,1                    | 1495           | 1938   | 136             | 9                  |
| Медвежьегорск | 62°56'                                  | 34°25'            | 16,2                    | 1916           | 1938   | 94              | 7                  |
| Костомукша    | 64°35'                                  | 30°36'            | 29,8                    | 1876           | 1983   | 56              | 1                  |
| Олонец        | 60°59'                                  | 32°57'            | 9,6                     | 1137           | 1649   | 98              | 1                  |
| Питкяранта    | 61°34'                                  | 31°29'            | 13,0                    | 1500           | 1960   | 104             | 2                  |
| Пудож         | 61°52'                                  | 36°32'            | 10,1                    | 1382           | 1785   | 99              | 3                  |
| Сортавала     | 61°67'                                  | 30°69'            | 20,1                    | XII            | 1783   | 133             | 11                 |
| Петрозаводск  | 61°50'                                  | 34°20'            | 265,1                   | 1703           | 1777   | 167             | 20                 |
| Кемь          | 65°00'                                  | 34°36'            | 13,9                    | 1450           | 1785   | 79              | 1                  |
|               |                                         |                   |                         |                |        | Итого:          | 55                 |

В процессе исследования установлено, что наибольшим видовым разнообразием отличаются зеленые насаждения городов Приладожья (Сортавала) и Прионежья (Петрозаводск, Кондопога, Олонец, Пудож), где города располагаются в более благоприятных природно-климатических условиях, с удобными транспортными путями, имеющие статус исторических городов России.

В процессе паспортизации и анализа видового разнообразия установлено, что в системе озеленительных территорий исторических городов имеются сады и парки с уникальными видами древесных рас-

тений, отличающихся устойчивостью, декоративностью, достигших половой зрелости, нередко под их пологом образуется естественное возобновление. Такие зеленые комплексы имеют статус природоохран-ных территорий – типичных интродукционных резерватов. К ним относится мемориальный комплекс Ту-раниеми, расположенный на полуострове Тураниеми, вблизи г. Сортавала, дача доктора Винтера. В г. Сортавала – природный ландшафтный парк, парк военного санатория, скверы в фасадной части рату-ши, на площади Вьянемейнена, дендрарий имени дендролога Н.А. Югона. В г. Питкяранта – сквер апте-каря Валдинена, г. Олонец – парк купца Д.И. Куттуева, в Пудожье усадьба и парк купца А.П. Базегского, в Петрозаводске – Губернаторский сад, Левашовский бульвар, ландшафтный рекультивационный парк Онежского тракторного завода (рис.).



Интродукционные и естественные резерваты

Дендрофлора выделенных локальных резерватов отличается более богатым генофондом (табл. 2).

Таблица 2

Количественные соотношения элементов дендрофлоры в составе локальных интродукционных резерватов

| Резерват   | Число видов центра города |                                 | Число |          | Пропорции флоры<br>(семейство:род:вид) |
|------------|---------------------------|---------------------------------|-------|----------|----------------------------------------|
|            | абсолютное                | % от общего числа интродуцентов | родов | семейств |                                        |
| Сортавала  | 133                       | 33,0                            | 57    | 30       | 1:1,9:4,4                              |
| Питкяранта | 83                        | 20,7                            | 36    | 17       | 1:2,1:4,8                              |
| Тураниеми  | 88                        | 21,9                            | 34    | 16       | 1:2,1:5,1                              |
| Олонец     | 98                        | 24,3                            | 49    | 24       | 1:2,0:4,0                              |
| Пудож      | 54                        | 10,3                            | 31    | 19       | 1:1,6:2,8                              |

Дендрофлора локальных интродукционных резерватов характеризуется определенной систематической структурой (табл. 3).

Таблица 3

Систематическая структура дендрофлоры локальных интродукционных резерватов

| Таксоны              | Число видов центра города |                                                     | Число |          | Пропорции флоры<br>(семейство: род:вид) |
|----------------------|---------------------------|-----------------------------------------------------|-------|----------|-----------------------------------------|
|                      | абсолютное                | % от общего числа интродуцированных видов в Карелии | родов | семейств |                                         |
| <i>Pinophyta</i>     | 17                        | 4,2                                                 | 7     | 2        | 1:3,5:8,5                               |
| <i>Magnoliophyta</i> | 164                       | 40,6                                                | 57    | 28       | 1:2,0:5,7                               |
| Всего                | 181                       | 44,8                                                | 64    | 32       | 1:2,0:5,6                               |

В отделе *Pinophyta* господство принадлежит семейству *Pinaceae*, роду *Abies* Mill., представителям североамериканской флоры: *Abies arizonica* Merr., *A. balsamea* Mill., *A. fraseri* (Pursh.) Poir., *Larix americana* L., *Picea pungens* Engelm f. *glauca* Beissn., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Thuja occidentalis* L. f. *filiformis* Beissn. и др. Большая часть из них достигла половой зрелости, в отдельные годы обильно семяносятся. Всхожесть их семян сравнительно невысокая, колеблется от 15 до 27%. Их семена использовались для создания коллекции цветочно-декоративного питомника в г. Сортавала. Саженьцы, выращенные в питомнике, затем передавались для озеленения в другие города республики (Петрозаводск, Кондопога, Медвежьегорск). В Петрозаводск были переданы саженьцы *Picea pungens* Engelm f. *glauca* для озеленения мемориального комплекса. В настоящее время они находятся в хорошем состоянии. В последние годы в озеленительные комплексы широко внедряется *Thuja occidentalis* L., отличающаяся многообразием своих фенетических форм, отличающихся архитектурой кроны, окраской хвои, семенных чешуй, семян, декоративностью и устойчивостью в условиях Карелии.

В спектре ведущих семейств отдела *Magnoliophyta* преобладают представители семейства *Rosaceae*. Они сформированы в интродукционных резерватах 16 родами, 48 видами. Это обусловлено тем, что на территории купеческих усадеб плодовые сады пользовались широким распространением в Карелии. Саженьцы завозили из городов Москвы, Санкт-Петербурга, Риги, городов Финляндии, Швеции, Германии. Они широко представлены следующими родами: *Amelanchier* Medik., *Aronia* Medik., *Cerasus* Hill., *Chaenomeles* Lindley, *Cotoneaster* Medik., *Crataegus* L., *Malus* Hill., *Padus* Hill., *Pentaphylloides*, *Prunus* Mill., *Pyrus* L., *Rosa* L. (12 видов), *Sorbaria* A. Br., *Sorbus* L., *Spiraea* L. Виды этого семейства принадлежат к элементам различных флор: североамериканской, западноевропейской, сибирской, восточноазиатской, ирано-туранской.

В выделенных локальных интродукционных резерватах наряду с интродуцированными видами выращиваются и аборигенные, неморальные виды, центры ареалов которых находятся в подзоне широколиственных лесов. На территории Карелии они произрастают на северной границе своего естественного распространения: *Quercus robur* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Betula pendula* Ehrh., *B. pendula* var. *carelica* (Merckl.) Hamet-Ahti, *Coryllus avellana* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus glabra* Huds., *U. laevis* Pall., *Acer platanoides* L., *Swida alba* (L.) Opiz. Территории их произрастания являются природными резерватами, которые могут служить источниками для интродукции и озеленения. Такие территории в Карелии находятся в Приладожье (Лахденпохья, прибрежные леса Ладожского озера). Прионежье – южные и юго-западные берега Онежского озера, острова Кижского архипелага, экосистемы Сайнаволака, Шелтозера, заповедная часть ботанического сада Петрозаводского государственного университета, Заозерье. Аборигенные виды древесных растений отличаются не только декоративностью, но и рядом фенетических признаков. Особенно такие виды, как *Larix archangelica*, *Picea abies*, *Juniperus communis*. Эти виды в естественных экосистемах формируют ряд фенетических форм, связанных с особенностями строения кроны, окраской хвои, семенных чешуй. Это позволяет их более широко использовать при создании садов и парков.

В результате инвентаризации и паспортизации зеленых насаждений городов Карелии установлен видовой состав древесных растений, выделены локальные, с более богатым генофондом, интродукционные и естественные центры – резерваты, видовой состав которых может быть использован для более широкого озеленения урбанизированных территорий Карелии.

Работа выполнена по программе приоритетных научных направлений, разрабатываемых Петрозаводским государственным университетом «Проблемы интродукции растений, изучение и сохранение генофонда природной и интродуцированной флоры (ЭБ №2 (30)).

#### Литература

- Андреев К.А. Интродукция деревьев и кустарников в Карелии. Петрозаводск. Карелия, 1977. 147 с.  
 Гюнтер А.К. Материалы для познания флоры Олонецкой губернии. В кн.: Памятная книжка Олонецкой губернии на 1867 год. Ч. 2. Петрозаводск, 1867. С. 26–38.  
 Егличева А.В., Лантратова А.С., Марковская Е.Ф. История интродукции древесных растений в Карелии // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Материалы IV Международной научной конференции. СПб., 2007. С. 252–254.  
 Norrlin J.P. Om Onega Karelens vegetation. Helsingfors, 1871. 176 h.

### ОБ ИНТРОДУКЦИИ РАСТОРОПШИ ПЯТНИСТОЙ (*SILYBUM MARIANUM* (L.) GAERTN. (ASTERACEAE)) В МОРДОВИИ

Лещанкина В.В., Кудашкина З.П.

Саранск, ГОУВПО «Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарева»

Расторопша пятнистая, которая носит название «остро-пестро» (*Silybum marianum* (L.) Gaertn) – это однолетние или двулетние травы с крепким олистным стеблем и колючими очередными листьями. Листья

сильно колючие с белыми пятнами и разводами. Корзинки крупные поникшие 3–6 см в диаметре. Венчик фиолетовый, пурпурный или розовый, реже белый. Все цветки одинаковые фертильные. Семянка обратной-цевидная слегка сплюснутая с боков голая (Кирпичников, 1981).

Родиной расторопши пятнистой является Южная и Атлантическая Европа. Ее выращивают в Западной и Центральной Европе, а также в Америке и в Азии. В России встречается в Европейской части, на Кавказе, в Западной Сибири и Средней Азии (Тамашмян, 1963).

Растение декоративное, лекарственное. Семянки расторопши с лекарственной целью применял римский врач и естествоиспытатель Гален (129–201). В настоящее время плоды р. пятнистой используют для получения масла, обладающего ранозаживляющим действием и жидкого экстракта, обладающего гепатопротекторными, иммунозащитающими, нейтрализующими, антиканцерогенными свойствами, а также в виде настоя и отвара при заболеваниях печени (Машковский, 1988; Запесочная, 1999).

Работа по изучению биологии р. пятнистой проводилась в лаборатории растительного анализа кафедры ботаники и физиологии растений и на экспериментальном участке Ботанического сада имени профессора В.Н. Ржавитина в 1999–2006 гг.

В природно-климатическом отношении сад расположен в лесостепной зоне, которая характеризуется умеренно-континентальным климатом со сравнительно холодной зимой и умеренно жарким летом. Средняя годовая температура на широте г. Саранска +3,5–4°C. Сумма положительных температур за вегетационный период составляет около 2300°C. Продолжительность вегетационного периода с температурой выше 10°C – 138–145 дней. Количество осадков в среднем составляет 450–500 мм. За вегетационный период выпадает 240–260 мм (Ямашкин, 1998).

Экспериментальный участок расположен на лучших почвах ботанического сада, где преобладают лугово-черноземные и выщелоченные черноземы (Щетинина, 1968).

Изучение морфологических и биологических особенностей семян проводили по методикам, разработанным для дикорастущих лекарственных растений (Мальцева, 1979; Биология прорастания..., 1994). Выбор и подготовку земельного участка для полевых опытов проводили по методике Б.А. Доспехова (1973). Наблюдения за ростом и развитием растений проводили по методике И.Н. Бейдеман (1974).

Изучение линейных размеров и абсолютной массы семян р. пятнистой показало, что их ширина составляет  $3,52 \pm 0,12$ – $3,72 \pm 0,14$ ; длина –  $6,72 \pm 0,10$  –  $7,01 \pm 0,20$  мм. Абсолютная масса семян от 23,83 до 24,14 г.

При изучении биологии семян р. пятнистой нами было заложено четыре варианта опыта: 1-й вариант: семена проращивались при постоянной температуре +20 – +22°C, 2-й – переменная температура: -16 час. +20 – +22°C, 8 час. – +2 – +4°C; 3-й – при переменной температуре: 8 час. +20 – +22°C, 16 час. – +2 – +4°C; 4-й – при постоянной температуре +2 – +4°C. Во всех вариантах опыта повторность 4-х кратная.

Анализ результатов опыта показал, что самое раннее прорастание семян р. пятнистой на 3-й день с начала закладки опыта, наблюдали в первом варианте опыта, т.е. проращивание при постоянной температуре +20–+22°C. Все жизнеспособные семена проросли за 9 дней. Всхожесть составила – 100%. Энергия прорастания – 96%. Во втором и третьем вариантах опыта, проращивание семян р. пятнистой при переменных температурах, семена начали прорастать на 5-й день. Всхожесть их 98–100%. Энергия прорастания – 89–92%. Все жизнеспособные семена проросли на 10–11 день. В четвертом варианте опыта, проращивание семян при постоянной низкой температуре, начало прорастания семян наблюдали на 10–11 день. Все жизнеспособные семена проросли на 12–13-й день после закладки опыта. Всхожесть их составила 96–98%. Энергия прорастания – 78–80%.

Таким образом, для семян р. пятнистой характерны высокая всхожесть (98–100%) и энергия прорастания (89–92%). Температура не оказала существенного влияния на эти показатели. В вариантах опыта с переменными и постоянно низкой температурами, она оказала незначительное влияние на продолжительность процесса прорастания жизнеспособных семян.

В течение вегетационного периода количественные показатели морфологических признаков р. пятнистой менялись в зависимости от фенологической фазы и года вегетации (Лещанкина, Прокудина, 2004).

Так как лекарственным сырьем являются плоды семянки р. пятнистой, то ниже приводятся показатели в фазы цветения и плодоношения, от которых зависят семенная продуктивность растений. В фазу цветения высота стебля р. пятнистой составляет  $117,3 \pm 3,4$  –  $132,8 \pm 3,08$ ; длина листовой пластинки –  $28,2 \pm 0,4$  –  $32,8 \pm 0,3$ ; ширина в пределах 17 см. Среднее число корзинок на одной особи 3–5; число цветков в одной корзинке  $167 \pm 4$ –  $153 \pm 2$ . Среднее число семян в одной корзинке  $123 \pm 4$  –  $138 \pm 5$ ; среднее число семян на одной особи  $360 \pm 4$  –  $582 \pm 2$  шт. Масса семян в одной корзинке – 2,0–2,9 г.

В условиях Республики Мордовия посев семян р. пятнистой в грунт, в зависимости от готовности почвы, необходимо проводить в последнюю декаду апреля или в первую декаду мая. Появление всходов отмечали на 10–15 день после посева семян. Формирование прикорневой розетки листьев наблюдали в последнюю декаду июня или в первую декаду июля. Появление и полное формирование цветоносного побега происходи-

ло во вторую декаду июля. Начало цветения наблюдали в последнюю декаду июля и в первую декаду августа. Продолжительность цветения одной цветочной корзинки составляет 20–25 дней, а всех особей, произрастающих на экспериментальном участке – 35–40 дней. Начало фазы плодоношения отмечали в первых числах сентября, окончание – в первую декаду октября. Наземные побеги оставались зелеными до наступления устойчивых заморозков. Продолжительность вегетации р. пятнистой в условиях Мордовии составляет 110–125 дней. Растение хорошо возобновляется самосевом.

Таким образом, наши исследования показали, что в условиях Республики Мордовия и в регионах со сходными погодно-климатическими условиями выращивание р. пятнистой в качестве лекарственного растительного сырья вполне возможно, т.к. она хорошо развивается и дает вполне зрелые плоды семянки.

#### Литература

- Биология прорастания семян лекарственных растений. Л., 1994. 150 с.  
 Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 155 с.  
 Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. 2-е изд. М., 1968. 336 с.  
 Запесочная Г.Г. Современные аспекты исследования по созданию препаратов на основе плодов расторопши пятнистой // Экология и здоровье человека. Материалы VI Международной конференции. Самара, 1999. С. 123–124.  
 Интродукция лекарственных, ароматических и технических растений: Итоги работ интродукционного питомника БИН АН СССР за 250 лет / Г.М. Балабас, Р.А. Буйко, А.Е. Гращенков и др. / Под общ. ред. проф. В.С. Соколова и И.Ф. Сацыперовой. М.; Л., 1965. 425 с.  
 Кирпичников М.Э. Порядок Сложноцветные (*Asterales*) // Жизнь растений. Т. 5 (2). 1981. М., 1981. С. 462–476.  
 Лещанкина В.В., Прокудина О.В. Биологические особенности *Silybum marianum* (L.) Gaertn. // Актуальные вопросы ботаники и физиологии растений. Материалы междунар. науч. конф., посвященной 100-летию проф. В.Н. Ржавитина (Первые Ржавитинские чтения). Саранск, 2004. С. 138–139.  
 Мальцева М.В. Пособие по определению посевных качеств семян лекарственных растений. М., 1950. 150 с.  
 Машковский М.Д. Лекарства XX века: Очерк создания современных лекарственных средств. М., 1988. 320 с.  
 Тамашиян С.Г. Род Расторопши – *Silybum* Adans. // Флора СССР. М.: Л., 1963. Т. 28. С. 227–228.  
 Тюлин С.Я., Богаткина В.Ф. *Silybum marianum* (L.) Gaertn. Расторопша пятнистая или Остро-пестро // Растит. ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейство *Asteraceae* (*Compositae*). СПб., 1993. С. 183–184.  
 Щетинина А.С. Почвы ботанического сада Мордовского госуниверситета // Уч. записки Мордов. госуниверситета. 1968, № 169. С. 253–258.  
 Ямашкин А.А. Физико-географические условия ландшафта Мордовии. Учеб. пособие. Саранск, 1998. 156 с.

## ЗНАЧЕНИЕ ИНТРОДУКЦИОННОГО ЭКСПЕРИМЕНТА ПРИ ИЗУЧЕНИИ СИСТЕМАТИКИ И ТАКСОНОМИИ РОДА *SUAEDA* (*CHENOPODIACEAE*)

Ломоносова М.Н.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

В систематике большое значение придается наблюдениям за растениями в условиях культивирования, что неоднократно подчеркивалось в литературе (Розанова, 1946; Васильченко, 1960; Камелин, 2004 и др.). Применение такого рода экспериментов оказалось плодотворным при изучении наиболее сложных в таксономическом отношении родов семейства *Chenopodiaceae*, а именно, *Suaeda*, *Corispermum*, а также сложного комплекса видов из родства *Chenopodium album*. Исходные материалы для исследования были получены только из природы, главным образом в результате многочисленных экспедиций автора. Некоторые образцы были любезно предоставлены коллегами из других учреждений России, Казахстана, Узбекистана и Германии. Для большинства видов взяты выборки по возможности из разных частей ареала и различных эдафических условий. Интродукционный эксперимент проводился автором на коллекционном участке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН в г. Новосибирске с 1998 по 2007 год. Исследуемые образцы выращивались из семян, путем высева весной в грунт или рассадным способом.

В эксперименте проводилось сравнительно-морфологическое изучение растений на всех стадиях развития, включая стадии проростков, цветения и плодоношения. Особое внимание в процессе наблюдений уделялось признакам, указанным в литературе в качестве диагностических. Были выявлены признаки, которые мало зависят от экологических условий и являются стабильными, а также те, которые, наоборот, связаны в своем проявлении с влиянием условий произрастания. Кроме того, для изучения внутривидовой изменчивости и понимания процессов эволюции и видообразования в роде *Suaeda*, были изучены особенности биологии видов, в том числе способы репродукции некоторых таксонов из разных секций, а также фенология эколого-географических рас отдельных видов в сходных условиях интродукционного эксперимента.

Род *Suaeda* Forssk. ex J.F. Gmelin был исследован нами наиболее детально. Для представителей этого рода характерна морфологическая изменчивость, которая часто связана с условиями произрастания. Изучение ряда признаков по гербарным образцам не всегда возможно, т.к. они сильно деформируются при высушивании, и определить первоначальную форму листьев или околоцветника достаточно трудно даже после размачивания. Виды этого рода являются в природе облигатными галофитами и обитают в сильно засоленных местообитаниях. В условиях интродукционного эксперимента были изучены 25 видов и один подвид. В подроде *Suaeda* – секции *Salsina* Moq. (*S. aegyptiaca* (Hasselq.) Zohary, *S. arcuata* Bunge), *Macrosuaeda* Tzvelev (*S. altissima* (L.) Pall.), *Schoberia* (*S. acuminata* (C.A. Mey.) Moq., *S. kareliniana* Fenzl, *S. microsperma* (C.A. Mey.) Fenzl) и *Schanginia* (C.A. Mey.) Volk. (*S. glauca* Pall., *S. linifolia* Pall., *S. paradoxa* Bunge). Более детально был изучен крупный подрод *Brezia* (Moq.) Freitag et Schütze, представленный в настоящее время единственной секцией *Brezia* (Moq.) Volk. (*S. corniculata* (C.A. Mey.) Bunge s. str., *S. corniculata* subsp. *mongolica* Lomon. et Freitag, *S. crassifolia* Pall., *S. heterophylla* (Kar. et Kir.) Bunge, *S. heteroptera* Kitag., *S. kulundensis* Lomon. et Freitag, *S. maritima* (L.) Dumort., *S. olufsenii* Pauls., *S. pannonica* Beck., *S. patagonica* Beck., *S. prostrata* Pall., *S. salsa* (L.) Pall., *S. salinaria* (Shur.) Simk., *S. scabra* Lomon., *S. sibirica* Lomon. et Freitag, *S. stellatiflora* G.L. Chu, *S. tschujensis* Lomon. et Freitag, *S. tuvinica* Lomon. et Freitag). Все виды в эксперименте, в отсутствие засоления, развивались успешно, а в большинстве случаев даже лучше, чем в природе. Остановимся на некоторых результатах, полученных в процессе интродукционного эксперимента.

На основе сравнительно-морфологического изучения признаков у исходных и культивируемых растений, выявлено, что наиболее устойчивыми и диагностически значимыми являются особенности строения околоцветника и гинецея, а также форма листовой пластинки. В то же время, модификационной изменчивости в зависимости от условий произрастания подвержен такой признак, как степень суккулентности растений, который был использован для выделения *S. baccifera* Pall. в самостоятельный вид. Вероятно, это всего лишь форма *S. acuminata* с более мясистыми листьями и околоцветником, развивающаяся в условиях сильного засоления. Аналогичный характер изменчивости этого признака наблюдается и у других видов, таких как *S. salsa*, *S. sibirica*, *S. microsperma*. На основе интродукционного эксперимента установлено также, что использование в качестве диагностического признака удлинения междоузлий боковых осей в «клубочке», как это отмечено для *S. olufsenii*, не оправдано, так как этот признак наблюдается иногда в природе и у других представителей секции *Brezia* и обнаружен нами в природе у *S. corniculata*, *S. prostrata*, *S. salsa*. В условиях культивирования этот признак, как правило, не сохраняется.

В результате фенологических наблюдений выявлена внутривидовая эколого-географическая изменчивость у видов с обширными ареалами, которые представлены различными климатическими экотипами (по терминологии Розановой (1946)). В частности, наблюдается зависимость сроков зацветания от географической широты произрастания исходного образца. В условиях г. Новосибирска зацветание растений, перенесенных из более северных регионов, происходит раньше, а из более южных намного позднее по сравнению с растениями, взятыми из сходных с местом интродукции условий (юг Сибири). Так, например, *S. corniculata* была выращена из семян, собранных в Якутии, Новосибирской области, Бурятии и других регионах юга Сибири, а также, в Казахстане и Восточной Европе (Самарская область). Якутские растения зацветали гораздо раньше и быстро проходили все этапы онтогенеза. Образцы, взятые из Казахстана (Прибалхашье, Восточно-Казахстанская область) значительно запаздывали с наступлением фазы цветения, а плодов не образовывали совсем. Остальные зацветали почти одновременно, в те же сроки, что и растения в природных популяциях Новосибирской области. Такие же закономерности были выявлены у *S. salsa* и *S. prostrata*, у которых более южные экотипы также сильно отставали в наступлении цветения по сравнению с сибирскими. При этом таксономически значимых морфологических различий у разных экотипов отдельных видов выявлено не было.

Были изучены способы репродукции у ряда видов секций *Brezia*, *Schoberia*, *Schanginia*, *Salsina*, *Macrosuaeda*. для определения наличия самоопыления были использованы изоляторы (Понамарев, 1960). В секции *Brezia* в условиях интродукционного эксперимента способы опыления были изучены у *S. corniculata* s. str., *S. corniculata* subsp. *mongolica*, *S. crassifolia*, *S. heteroptera*, *S. olufsenii*, *S. prostrata*, *S. salsa*, *S. scabra*, *S. tschujensis*; в секции *Schoberia* – *Suaeda acuminata*, *S. kareliniana*, *S. microsperma*; в секции *Macrosuaeda* – *S. altissima*; в секции *Salsina* – *S. aegyptiaca*; в секции *Schanginia* у *S. glauca*, *S. linifolia*. Для большинства изученных видов характерна протогиния. Это явление рассматривается обычно как приспособление к перекрестному опылению, но у многих маревых этот феномен является в ряде случаев только морфологическим и не всегда предвещает самоопыление (Демьянова, 1974). В литературе отмечено, что для многих представителей семейства *Chenopodiaceae* характерно ветроопыление (Беспалова, 1965; Демьянова, 1974; Лыкова, 1970 и др.). Сведения об экологии опыления видов рода *Suaeda* немногочисленны и имеются в работах Демьяновой (1977) для *S. microphylla* Pall., *S. physophora* Pall., *S. linifolia* Pall. и Санченко (1975) для *S. microphylla*. Эти авторы отмечают, что изученные ими виды также являются анемофилами, но самоопыление (гейтоногамия) полностью не исключается, так как у



них наблюдается наложение фаз, когда в период вскрывания пыльников у некоторых цветков на растении имеются не засохшие рыльца. В результате наших наблюдений выявлено, что в условиях интродукционного эксперимента для всех представителей секции *Brezia* характерно самоопыление. Число сформированных под изоляторами семян составляло от 85% до 98%. Наблюдения над цветением и опылением в различные стадии формирования цветка также подтверждает наличие самоопыления в этой секции. Вскрывание пыльников в цветках происходит, как правило, в период жизнеспособного рыльца, и эти части цветка пространственно сближены, по крайней мере, в конце фазы цветения. Исследованные нами виды из других секций являются преимущественно перекрестно опыляющимися, но у них также не исключена гейтоногамия, т.к. часть рылец все-таки остается способной к восприятию собственной пыльцы. Это подтверждено небольшим числом семян (0–10%), образующихся под изоляторами у этих видов, и наблюдениями за развитием цветков в соцветиях. Таким образом, самоопыление является преимущественным способом репродукции в роде *Suaeda*, особенно в наиболее крупной секции *Brezia*. Известно, что самоопыление и образование большого числа семян у однолетних растений позволяет быстро восстанавливать численность популяции в нестабильных условиях и при заселении новой территории (Stebbins, 1958, цит. по Фэгри, Пэйл, 1982). Большинство видов секции *Brezia* обитают именно в таких местообитаниях, а именно, по берегам соленых озер, подверженных частому затоплению, и на нарушенных участках в местах, склонных к засолению.

Проведенные исследования были выполнены в рамках комплексного изучения систематики и филогении подсемейства *Suaedoideae* Ulbr. На основе интродукционного эксперимента были отобраны наиболее значимые диагностические признаки и выявлены дополнительные, что позволило уточнить систему рода *Suaeda*. Изучение репродуктивной биологии видов и сопоставление полученных данных с исследованиями по кариологии, выявило, что переход на самоопыление являлся важным фактором в процессе видообразования в подроде *Brezia*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05–04–48778а, № 08–04–01021а).

#### Литература

- Беспалова З.Г. О цветении некоторых представителей семейства *Chenopodiaceae* // Тр. БИН АН СССР. 1965. Сер. III. Вып. 17. С. 100–114.
- Васильченко И.Т. Экспериментальная систематика и основные направления ее развития // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 11. С. 1585–1599.
- Демьянова Е.И. О протогинии у маревых // Биол. науки. 1974. № 9. С. 64–70.
- Демьянова Е.И. Экология цветения и опыления некоторых видов *Suaeda* юговосточного Казахстана // Биол. науки. 1977. № 4. С. 91–96.
- Камелин Р.В. Лекции по систематике растений (главы теоретической систематики растений). Барнаул, 2004. 228 с.
- Лыкова Е.И. К антэкологии маревых каменистой пустыни Южного Казахстана // Уч. зап. Пермского ун-та. 1970. № 206. С. 33–45.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.–Л., 1960. Т. 2 С. 9–19.
- Розанова М.А. Экспериментальные основы систематики растений. М.–Л., 1946. 255 с.
- Санченко В.А. Экология цветения тамарикса, соляноколосника и сведы в тугаях Южного Таджикистана // Изв. АН Тадж. ССР. 1975. Вып. 1. С. 18–24.
- Фэгри К., Пэйл Л. Основы экологии опыления. М., 1982. 379 с.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИОННОГО АНАЛИЗА ВИДОВ РОДА *IRIS* L. В ГОРНЫХ УСЛОВИЯХ ДАГЕСТАНА

Магомедов М.А., Магомедова М.М., Дибиров М.Д.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Целью данной работы является анализ первичной интродукции видов рода *Iris* L. в экспериментальных базах Горного ботанического сада ДНЦ РАН, которые расположены на разных высотах: 1. Ленинкентский опытный участок (ЛОУ) – 100 м. над ур. м.; 2. Цудахарская экспериментальная база (ЦЭБ) – 1100 м.; 3. Гунибская экспериментальная база (ГЭБ) – 1750 м. Работы по интродукции ирисов проводятся с 2005 года. За данный период в коллекции посажено живыми растениями и высеяно семенами свыше 100 образцов. Материал для интродукции заказывали по делектусам из ботанических садов, и собирался из природы во время многочисленных экспедиционных поездок по Кавказу.

Общее количество видов этого рода, прошедших через коллекцию многолетних декоративных растений более 30, сортов – 25. В настоящее время коллекция представлена 20 видами и 25 сортами. Основное

внимание уделяли морфологическим параметрам, качеству семян, семенной продуктивности, а также определяли высоту растения, длину и ширину листа, количество цветков, длину и ширину у лепестка, диаметр куртинки, число и вес семян в одной коробочке. Ниже приводится список видов рода прошедших первичную интродукцию на разных экспериментальных участках ГорБС ДНЦ РАН (табл. 1).

Таблица 1

Интродуцированные виды рода *Iris* L. в Горном ботаническом саду ДНЦ РАН

| №   | Виды рода <i>Iris</i> L. в коллекции ГорБС | Место интродукции |
|-----|--------------------------------------------|-------------------|
| 1.  | <i>Iris acutiloba</i> C.A. Mey.            | ЛОУ, ГЭБ          |
| 2.  | <i>Iris alberti</i> Regel                  | ГЭБ               |
| 3.  | <i>Iris camillae</i> Grossh.               | ЛОУ               |
| 4.  | <i>Iris furcata</i> Bieb.                  | ЦЭБ, ГЭБ          |
| 5.  | <i>Iris gigantea</i> Small.                | ГЭБ               |
| 6.  | <i>Iris glaucescens</i> Bunge              | ЛОУ, ГЭБ          |
| 7.  | <i>Iris iberica</i> Hoffm.                 | ЛОУ, ГЭБ          |
| 8.  | <i>Iris hungarica</i> Waldst. et Kit.      | ГЭБ               |
| 9.  | <i>Iris carthaginiensis</i> Fomin          | ГЭБ               |
| 10. | <i>Iris lactea</i> Pall.                   | ЦЭБ, ГЭБ          |
| 11. | <i>Iris lazica</i> Albov                   | ЦЭБ               |
| 12. | <i>Iris notha</i> Bieb.                    | ГЭБ               |
| 13. | <i>Iris ochroleuca</i> L.                  | ЦЭБ               |
| 14. | <i>Iris pallida</i> Lam.                   | ГЭБ               |
| 15. | <i>Iris pseudacorus</i> L.                 | ГЭБ               |
| 16. | <i>Iris pseudonotha</i> Galushko           | ЦЭБ, ГЭБ          |
| 17. | <i>Iris pumila</i> L.                      | ЦЭБ, ГЭБ          |
| 18. | <i>Iris reticulata</i> Bieb.               | ЛОУ, ГЭБ          |
| 19. | <i>Iris sibirica</i> L.                    | ГЭБ               |
| 20. | <i>Iris sulphurea</i> C.Koch.              | ГЭБ               |
| 21. | <i>Iris timofejewii</i> Woronow            | ЛОУ, ЦЭБ, ГЭБ     |

Проведенные фенологические наблюдения показали, что на различных высотах у разных видов наблюдаются существенные различия в сроках наступления тех или иных фаз. Так в большинстве случаев в условиях Цудахарской экспериментальной базы начало цветения у видов группы *Spuriae* наступает почти на месяц раньше, чем у этих же видов в условиях Гунибской экспериментальной базы. При этом виды этой группы лучше себя чувствуют на Гунибской базе.

Из трех видов секции *Oncocyclus* на Гунибской базе испытываются *Iris acutiloba* C.A. Mey. и *I. iberica* Hoffm., а *I. camillae* Grossh. выращивается только в условиях Ленинкента (ЛОУ) вместе с двумя первыми. На низменности все виды нормально проходят фазы развития, обильно цветут и плодоносят. В условиях Гунибской базы они чувствуют себя угнетенно. На северных склонах очень редко наблюдается цветение, но не образуют семян. Не всегда уходят на летний покой, в связи с чем и не наблюдается и осенняя вегетация. На южных склонах они чувствуют себя чуть лучше, но также семян не образуют. Здесь часть экземпляров уходит на летний покой, но осенняя вегетация выражена очень слабо.

*Iris timofejewii* Woronow на всех участках чувствует себя нормально, цветет, плодоносит. В условиях Ленинкента вид не дает плодов, плохо переносит сильную жару и засуху. *Iris pumila* L. и близкие к нему виды также лучше чувствуют себя на Гунибской базе.

*Iris reticulata* Bieb. проходит все фазы развития только в условиях Ленинкента, в Гунибской экспериментальной базе только в стадии вегетации.

Существенные различия также наблюдаются и в морфометрических показателях. Ниже приводятся данные по сравнительной характеристике длины и ширины листовой пластинки некоторых видов в зависимости от высоты над уровнем моря (табл. 2).

Таблица 2

Сравнительная характеристика размерных признаков листа некоторых видов в зависимости от места интродукции

| Название видов                  | Длина листа, в см. |              | Ширина листа, в см. |              |
|---------------------------------|--------------------|--------------|---------------------|--------------|
|                                 | ЦЭБ, 1100 м.       | ГЭБ, 1750 м. | ЦЭБ, 1100 м.        | ГЭБ, 1750 м. |
| <i>Iris furcata</i> Bieb.       | 23,28              | 26,06        | 0,75                | 0,87         |
| <i>Iris timofejewii</i> Woronow | 26,13              | 28,62        | 0,97                | 1,29         |
| <i>Iris pallida</i> Lam.        | 38,66              | 41,75        | 2,55                | 2,60         |
| <i>Iris lactea</i> Pall.        | 41,13              | 34,75        | 0,72                | 0,65         |
| <i>Iris alberti</i> Regel       | 51,06              | 52,40        | 2,67                | 2,82         |

Так, судя по этим показателям средние значения обоих признаков в условиях Гунибской экспериментальной базы выше у *I. furcata* Bieb., *I. timofejewii* Woronow, *I. alberti* Regel и *I. pallida* Lam., по сравнению с образцами из Цудухарской базы. В Цудухарской базе по сравнению с Гунибской эти показатели выше только у *Iris lactea* Pall., где для него более подходящие условия, наиболее приближенные к условиям естественного обитания этого вида.

Анализ декоративных признаков некоторых видов позволил выявить образцы с крупными цветками и лепестками у *Iris furcata* и с крупными листьями у *Iris alberti*.

Многие из изучаемых видов являются редкими и исчезающими. Поэтому особенностям их размножения уделяется большое внимание. С этой целью была изучена семенная продуктивность трех видов (число семян и вес семян в коробочке), результаты которой приведены в следующей таблице (табл. 3).

Таблица 3

Средние значения числа и веса семян некоторых видов ириса

| Название видов                    | Число семян в 1 коробочке | Вес семян в 1 коробочке |
|-----------------------------------|---------------------------|-------------------------|
| <i>Iris carthaginiensis</i> Fomin | 42,13                     | 1,33                    |
| <i>Iris pseudacorus</i> L.        | 20,40                     | 0,78                    |
| <i>Iris pseudonatha</i> Galushko  | 29,93                     | 0,98                    |

## ОЦЕНКА ЗИМОСТОЙКОСТИ ВИДОВ РОДА *LONICERA* L., ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ДВО РАН

Малышева С.К.

с. Горнотаежное, Приморский край, Горнотаежная станция ДВО РАН

Одним из важных биологических свойств растений, определяющим их рост и развитие в условиях интродукции, ограничивающим распространение древесных растений в умеренной климатической зоне, является их устойчивость к низким зимним температурам. Поэтому, при установлении перспективных районов для привлечения ценного интродукционного материала, необходимо оценивать продолжительность вегетации и роста побегов интродуцентов. От степени зимостойкости также зависит способность растений сохранять присущую им в природе форму роста, генеративные функции, т.е. необходимые качества для успешного введения в культуру.

Оценка зимостойкости родового комплекса жимолостей осуществлялась по шкале, разработанной в Главном ботаническом саду (Лапин, Сиднева, 1973). Согласно этой методике выделяют 7 баллов зимостойкости: 1 – повреждений нет, 2 – обмерзает не более 50% длины однолетних побегов; 3 – обмерзает не более 50–100% длины однолетних побегов; 4 – обмерзают двулетние и более побеги, 5 – обмерзает крона до уровня снегового покрова; 6 – обмерзает вся надземная часть; 7 – растение вымерзает полностью.

Анализ фенологических наблюдений за интродуцированными жимолостями в дендрарии ГТС ДВО РАН (по срокам начала и окончания периода вегетации) позволил установить 6 групп сезонного ритма развития. Основную массу видов жимолостей, заканчивающих вегетацию в ранние и средние сроки, составляют виды Дальнего Востока, Сибири и Средней Азии. К группе РР (рано начинающие и рано заканчивающие вегетацию) относятся *L. caerulea* и *L. tatarica* (табл. 1). Самая многочисленная по количеству видов группа РС. В нее входят: *L. praeflorens*, *L. ruprechtiana*, *L. xylosteum*, *L. prolifera*, *L. glaucescens*, *L. olgae*, *L. nigra*, *L. koehneana*. К группе ПС относятся *L. maximowiczii*, *L. ledebourii*, *L. alpigena*. Группа ПР включает три вида жимолости – *L. caucasica*, *L. maackii*, *L. chrysantha*. Большинство видов из этих групп не обмерзают (*L. praeflorens*, *L. ruprechtiana*, *L. nigra*) или повреждаются однолетние побеги (*L. xylosteum*, *L. maximowiczii*). Наиболее позднее окончание вегетации характерно для видов из Китая, Японии, Северной Америки и Кавказа. Рано начинает, но поздно заканчивает вегетацию один вид – *L. morrowii* (группа РП); поздно начинают и поздно заканчивают вегетировать такие виды жимолости как: *L. demissa*., *L. maackii* f. *podocarpa*, *L. vesicaria* (группа ПП). Все виды жимолости, входящие в эти группы, ежегодно в той или иной степени обмерзают.

Таким образом, выделенные фенологические группы соответствуют различной степени устойчивости интродуцированных видов жимолости к неблагоприятным климатическим условиям. Полученные результаты подтверждают, отмечаемую многими интродукторами (Лапин, 1967; Щербацевич, 1977; Рябова, 1980 и др.), важность именно сроков окончания вегетации при определении зимостойкости видов в новых условиях произрастания.

Аномально суровая зима 2000–01г. (среднесуточная температура воздуха с ноября до марта была ниже средней многолетней на 5–8°C, длительность воздействия низких температур была превышена в 3–4 раза) оказала неблагоприятное влияние на интродуцированные виды. Сильно пострадали жимолости: *L. caucasica*, *L. maackii* f. *podocarpa*, *L. caprifolium*, они практически полностью вымерзли (произошло отмирание многолетних ветвей и стволов), осталось по одной-две живых ветки, сохранившихся под снегом. Эти виды оказались на грани гибели, однако, часть побегов вегетировали и даже цвели. Жимолости *L. caprifolium* и

*L. ledebourii* дали побеги возобновления от основания кустов, цветения не наблюдалось. У большинства исследуемых видов пострадали генеративные почки, поэтому цветение и плодоношение многих видов было гораздо слабее, чем в предыдущие вегетационные сезоны.

Таблица 1

**Зимостойкость интродуцированных видов жимолости в дендрарии ГТС ДВО РАН**

| Вид                                   | Феногруппа | Ареал вида                        | Зимостойкость (ср. многолет.) | Зимостойкость (зима 2000/01г.) |
|---------------------------------------|------------|-----------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| <i>L. alpigena</i>                    | ПС         | Европа                            | 1–2                           | 3                              |
| <i>L. caerulea</i>                    | РР         | Европа, Сиб., ДВ, Китай, Корея    | 1                             | 1                              |
| <i>L. caprifolium</i>                 | РП         | Кавказ, Европа                    | 3                             | 6                              |
| <i>L. caucasica</i>                   | ПР         | Кавказ                            | 1–2                           | 4                              |
| <i>L. chrysantha</i>                  | ПР         | ДВ, Китай, Корея                  | 1                             | 1                              |
| <i>L. demissa</i>                     | ПП         | Япония                            | 2                             | 3                              |
| <i>L. glaucescens</i>                 | РС         | Сев. Америка                      | 1                             | 2                              |
| <i>L. koehneana</i>                   | РС         | Китай                             | 1–2                           | 3                              |
| <i>L. ledebourii</i>                  | ПС         | Сев. Америка                      | 2                             | 6                              |
| <i>L. maackii</i>                     | ПР         | Юг ДВ, Китай, Корея, Япония       | 1                             | 2                              |
| <i>L. maackii</i> f. <i>podocarpa</i> | ПП         | Китай                             | 1–2                           | 4                              |
| <i>L. maximowiczii</i>                | ПС         | Юг ДВ, Китай, Корея, Япония       | 1–2                           | 3                              |
| <i>L. morrowii</i>                    | РП         | Япония                            | 2                             | 3                              |
| <i>L. nigra</i>                       | РС         | Европа                            | 1                             | 2                              |
| <i>L. olgae</i>                       | РС         | Зап. Тянь-Шань                    | 1                             | 2                              |
| <i>L. praeflorens</i>                 | РС         | Юг ДВ, Китай, Корея               | 1                             | 2                              |
| <i>L. prolifera</i>                   | РС         | Сев. Америка                      | 1                             | 2                              |
| <i>L. ruprechtiana</i>                | РС         | Юг ДВ, Китай, Корея               | 1                             | 1                              |
| <i>L. tatarica</i>                    | РР         | Ср. и ниж. Волга, Юж. Урал, Алтай | 1–2                           | 2                              |
| <i>L. vesicaria</i>                   | ПП         | Корея                             | 1–2                           | 3                              |
| <i>L. xylosteum</i>                   | РС         | Европа, Россия                    | 2                             | 3                              |

Известно, что продолжительность роста побегов имеет прямую корреляцию с окончанием вегетации исследуемых видов жимолостей. Для видов, заканчивающих вегетировать в поздние сроки, характерен наиболее длительный рост побегов. Степень ежегодного вызревания побегов определяет их более или менее успешную перезимовку. Наибольшая продолжительность роста побегов, составляющая 109–114 дней, отмечается у *L. vesicaria*, *L. morrowii*, *L. demissa*; наименьшая (44–55 дней) – у *L. chrysantha*, *L. maackii*, *L. tatarica*, *L. xylosteum* (табл. 2). Наблюдения показали, что жимолости обладают высокой побегообразовательной способностью и даже после значительных повреждений в критические по климатическим показателям зимы, интродуцированные растения восстанавливаются в последующие вегетационные периоды.

Таблица 2

**Рост однолетних побегов видов жимолости**

| Вид                                   | Начало роста побегов | Конец роста побегов | Продолжительность роста побегов (дней) |
|---------------------------------------|----------------------|---------------------|----------------------------------------|
| <i>L. alpigena</i>                    | 17.04                | 28.06               | 72                                     |
| <i>L. caerulea</i>                    | 7.04                 | 10.06               | 64                                     |
| <i>L. caprifolium</i>                 | 12.04                | 15.07               | 93                                     |
| <i>L. caucasica</i>                   | 25.04                | 5.07                | 71                                     |
| <i>L. chrysantha</i>                  | 25.04                | 8.06                | 44                                     |
| <i>L. demissa</i>                     | 16.04                | 9.08                | 114                                    |
| <i>L. glaucescens</i>                 | 12.04                | 9.07                | 88                                     |
| <i>L. ledebourii</i>                  | 27.04                | 2.07                | 86                                     |
| <i>L. maackii</i>                     | 28.04                | 13.06               | 46                                     |
| <i>L. maackii</i> f. <i>podocarpa</i> | 30.04                | 6.07                | 67                                     |
| <i>L. maximowiczii</i>                | 24.04                | 2.07                | 69                                     |
| <i>L. morrowii</i>                    | 14.04                | 2.08                | 109                                    |
| <i>L. nigra</i>                       | 13.04                | 20.06               | 68                                     |
| <i>L. olgae</i>                       | 20.04                | 11.06               | 62                                     |
| <i>L. praeflorens</i>                 | 10.04                | 15.06               | 66                                     |
| <i>L. prolifera</i>                   | 15.04                | 15.07               | 90                                     |
| <i>L. ruprechtiana</i>                | 18.04                | 16.06               | 59                                     |
| <i>L. tatarica</i>                    | 12.04                | 6.06                | 55                                     |
| <i>L. vesicaria</i>                   | 19.04                | 10.08               | 113                                    |
| <i>L. xylosteum</i>                   | 26.04                | 20.06               | 55                                     |

В интродукционной работе большой интерес представляет изучение испытываемых растений в первые годы жизни, что позволяет судить о перспективности видов уже на ранних стадиях развития. Оценивая зимостойкость однолетних сеянцев, определили, что большинство жимолостей обмерзают выше уровня снегового покрова; наименьшей устойчивостью в первый год выделяются такие виды как: *L. caprifolium*, *L. morrowii*, *L. demissa*. Однако, несмотря на обмерзание однолетних побегов этих видов до корневой шейки, в течение второго вегетационного сезона они успешно вегетировали.

Анализ собранного материала показал прямую связь между распределением растений по феногруппам, продолжительностью роста побегов и их зимостойкостью. Виды жимолости, оканчивающие вегетацию в ранние и средние сроки (группы РР, РС, ПР, ПС и ПР) обладают наибольшей зимостойкостью.

Наиболее длительный рост побегов отмечается у видов жимолостей, относящихся к фенологическим группам ПС и ПП.

Большинство однолетних сеянцев интродуцируемых жимолостей достаточно выносливы в климатических условиях южного Приморья и при наличии устойчивого снегового покрова не требуют дополнительного укрытия в зимний период.

#### Литература

Латин П.И. Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции. // Бюлл. ГБС. 1967. Вып. 65. С. 13–18.

Латин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М., 1973. С. 7–67.

Рябова Н.В. Жимолость. Москва, 1980. 159 с.

Щербацевич В.Д. Сезонный ритм развития растений рода *Асег* в Москве // Бюлл. ГБС. 1977. Вып. 105. С. 27–32.

### РАСТЕНИЯ КРАСНОЙ КНИГИ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ИВАНОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

Минеева Л.Ю., Борисова Е.А., Хитерман И.Б.

Иваново, Ивановский государственный университет

Сохранение биологического разнообразия признано одной из важнейших задач современности. Ботаническим садам отведена ведущая роль в этом сложном, комплексном направлении. Во многих странах они становятся центрами изучения, введения в культуру редких, находящихся под угрозой существования видов растений, и прежде всего, видов местной флоры (Джексон, 1996; Наумцев, Нотов, 2004 и др.). Выращивание редких видов в культуре создает резервный фонд для последующей реинтродукции.

Ивановская область – один из индустриально развитых и высокоурбанизированных районов Средней России, природные экосистемы которого сильно деградированы. Видов, нуждающихся в охране, насчитывается около 200 (Шилов, 1989).

В последние десятилетия особенно обострились проблемы сохранения редких, узколокализованных видов. Наряду с неконтролируемыми рубками лесов, загрязнением водоемов, большую опасность представляет зарастания лугов древесной растительностью, а также активные внедрения в состав природных сообществ чуждых местной флоре видов. Инвазионные виды представляют вторую по значимости угрозу биологическому разнообразию (Richardson et. al., 2000). В современной флоре области к числу инвазионных видов относятся 32 (Борисова, 2007).

На территории области сохранились уникальные озерно-болотные комплексы, лесные массивы, сухие остепненные участки, где обитают многие виды природной флоры, в том числе и редкие для флоры России в целом.

Ботанический сад Ивановского государственного университета был создан на базе дендрария крупного фабриканта Х. Куваева, который был заложен в 1885–1890 гг. XIX века. Как Ботанический сад ИвГУ существует с 1977 года. Расположен на северо-восточной окраине г. Иваново на правом возвышенном берегу реки Талки, окружен сосновыми и смешанными лесами.

На территории сада, площадью около 5 га, в настоящее время произрастает более 460 видов сосудистых растений, без учета форм и сортового разнообразия, относящиеся к 3 отделам, 4 классам, 86 семействам, 290 родам (Шилов, Борисова, 2003). В дендрарии встречаются крупные старовозрастные деревья хвойных и лиственных пород, существующие с основания сада.

В различных коллекциях ботанического сада произрастают представители восточноазиатского и североамериканского происхождения, виды из Западной и Южной Европы, Сибири. На территории сада создан питомник по размножению древесно-кустарниковых пород. Ведутся работы по изучению репродукции хвой-

ных растений и наиболее ценных декоративных кустарников, представлена флора раннецветущих местных видов. В саду действует экспозиция «Аптекарский огород», планируется создание экспозиций «Флора Кавказа» и «Флора лесостепи».

В ботаническом саду Ивановского государственного университета работа по сохранению видов местной флоры проводится с 2002 года. Создается экспозиция «Редкие и охраняемые виды местной флоры», которая ежегодно пополняется новыми представителями из различных районов. К 2008 году в её составе насчитывается 26 видов сосудистых растений местной флоры, 10 из которых включены в готовящуюся к изданию «Красную книгу Ивановской области». Среди них *Larix sibirica*, *Rhamnus cathartica*, *Rubus nessensis* растут в дендрарии сада. Они ежегодно проходят полный жизненный цикл. Отмечено семенное и вегетативное размножение. Разновозрастные сеянцы этих видов встречаются в различных частях дендрария.

Успешно прижились в саду *Dactylorhiza maculata*, *Daphne mezereum*, *Matteuccia struthiopteris*, *Platanthera bifolia*, *Pyrola media*, *P. rotundifolia*. Агротехнические приемы (рыхление, полив, прополка, подкормки удобрениями) повышают их адаптационные возможности и декоративные качества.

Среди краснокнижных видов ежегодно проходит полный жизненный цикл *Sanicula europaea*. Растения небольшой популяции, привезенные из смешанного леса Ивановского района, ежегодно обильно и продолжительно цветут, формируют плоды и самосев. Разрабатываются программы по возможной реинтродукции этого вида.

Нормально развивается в условиях ботанического сада *Thymus serpyllum*. Группы особей были привезены из Тейковского района.

Некоторые редкие виды находятся пока еще в угнетенном состоянии, в частности *Actaea erythrocarpa*, *Dianthus fischeri*, *D. superbus*, *Phleum phleoides*, *Sisymbrium strictissimus*. Продолжаются работы по изучению биологических и экологических особенностей этих видов с целью создания в саду условий, максимально отвечающим их требованиям.

За ростом и развитием *Cypripedium calceolus* организованы мониторинговые наблюдения. Несколько экземпляров этого вида были пересажены из Тейковского района летом 2007 года в связи с рубкой леса и уничтожением в этом месте природных популяций. В ходе дальнейшей работы планируется сравнение особенностей роста и развития растений в условиях культуры с сохранившимися экземплярами в природной среде.

В дальнейшем планируется создать коллекционный питомник по размножению редких видов местной флоры с помощью вегетативных органов и семенным путем. Актуальными являются работы по созданию информационно-аналитической базы данных о редких видах, банка семян, изучения эколого-биологических особенностей.

На основе экспозиции «Редкие и охраняемые виды растений местной флоры» учебные занятия и учебно-исследовательские работы студентов биолого-химического факультета, экскурсии по природоохранной тематике с учителями, школьниками, студентами, садоводами и любителями природы.

#### Литература

- Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново, 2007. 188 с.  
 Джексон П.В. Ботанические сады и охрана растений // Бюлл. ГБС, 1996. Вып. 73. С. 22–26.  
 Наумцев Ю.В., Нотов А.А. Ботанический сад ТвГУ как центр мониторинга биоразнообразия Тверского региона // Жизнь в гармонии: Ботанические сады и общество: Материалы Межд. конф. Тверь, 2004. С. 41–45.  
 Шилов М.П. Местная флора: Учеб. пособие. Иваново, 1989. 96 с.  
 Шилов М.П., Борисова Е.А. Ботанический сад Ивановского государственного университета. Иваново, 2003. 90 с.  
 Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and definitions, 2000. V. 6. 93 p.

### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ МЕТОДОВ ДЛЯ СОХРАНЕНИЯ ГЕНОФОНДА РАСТЕНИЙ *EX SITU*

Молканова О.И.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Одной из современных проблем, привлекающих к себе все большее внимание, является уменьшение генетического разнообразия как дикорастущих, так и культурных растений. Создание генетических банков – наиболее эффективный путь его сохранения и рационального использования. Подтверждением этому является создание Международного института генетических ресурсов растений (IPGRI) со штаб-квартирой в Риме, деятельность которого направлена на развитие технологий сохранения растений *ex situ*, в частности с использованием метода культуры *in vitro* (Engelmann, 1997).

Основной задачей ботанических садов является изучение и сохранение генетических ресурсов природной флоры путем обогащения коллекций живых растений, а также разработка оптимальных режимов длительного хранения семян и меристем, обеспечивающих их жизнеспособность и аутентичность. Особый интерес представляет изучение возможностей сохранения в генетических банках видов, естественное возобновление которых в природе ослаблено или затруднено. Для таких видов от устойчивости воспроизводства *ex situ* зависит сохранность их генофонда в целом.

По классификации Международного центра генетических ресурсов различают следующие их виды: 1. генетические банки семян; 2. банки растительного материала, сохраняемого *in vitro* (культуры меристем, тканей сеянцев в условиях замедленного роста); 3. полевые генные банки (специальные, обычно клоновые посадки плодовых и лесных пород, корневых и клубневых культур).

Растения некоторых видов (около 20% от общего числа видов растений) продуцируют семена, которые не сохраняют жизнеспособность при хранении (рекальцитратные семена), существуют также растения, размножающиеся только вегетативным способом. Для таких растений одним из самых эффективных способов сохранения является культура изолированных тканей и органов. Многие авторы указывают на важнейшее значение этого метода как дополнительного варианта для сохранения видов *ex situ*, выступающего в качестве их страхового фонда (Высоцкий, 1998; Андреев, Горбунов, 2000; Белокурова и др., 2005).

Использование системы *in vitro* имеет ряд преимуществ по сравнению с традиционными методами поддержания коллекций растений. Среди них – экономия площадей и затрат труда, независимость от климатических условий, возможность использования минимального количества эксплантов для получения стерильных культур без нарушения природных популяций, репродукция материала, трудно размножаемого традиционными методами и возможность его длительного хранения в асептических условиях.

В настоящей работе представлена информация о таксономическом составе банка растений *in vitro* ГБС РАН, в котором сохраняются представители как культурных, так и дикорастущих видов. В настоящее время он является наиболее представительным в России и содержит более 1000 наименований растений (табл.).

**Таксономический состав генетического банка асептических культур ГБС РАН**

| Семейство               | Число |             |
|-------------------------|-------|-------------|
|                         | видов | культиваров |
| <i>Aceraceae</i>        | 3     | –           |
| <i>Actinidiaceae</i>    | 7     | 12          |
| <i>Agavaceae</i>        | 3     | 20          |
| <i>Amaryllidaceae</i>   | 3     | –           |
| <i>Araceae</i>          | 12    | 15          |
| <i>Araliaceae</i>       | 3     | –           |
| <i>Aristolochiaceae</i> | 2     | –           |
| <i>Aspidiaceae</i>      | 5     | 16          |
| <i>Asteraceae</i>       | 9     | 53          |
| <i>Begoniaceae</i>      | –     | 15          |
| <i>Betulaceae</i>       | 5     | –           |
| <i>Berberidaceae</i>    | 6     | –           |
| <i>Caprifoliaceae</i>   | 2     | 16          |
| <i>Celastraceae</i>     | 1     | –           |
| <i>Davalliaceae</i>     | 2     | 4           |
| <i>Dioscoreaceae</i>    | 2     | –           |
| <i>Ericaceae</i>        | 12    | 46          |
| <i>Fabaceae</i>         | 5     | –           |
| <i>Geraniaceae</i>      | –     | 15          |
| <i>Gesneriaceae</i>     | –     | 35          |
| <i>Glossulariaceae</i>  | 4     | 11          |
| <i>Hydrangeaceae</i>    | 2     | –           |
| <i>Iridaceae</i>        | 2     | 3           |
| <i>Lamiaceae</i>        | 2     | 5           |
| <i>Liliaceae</i>        | 12    | 62          |
| <i>Loganiaceae</i>      | –     | 4           |
| <i>Magnoliaceae</i>     | 1     | –           |
| <i>Moraceae</i>         | 12    | 15          |
| <i>Oleaceae</i>         | 20    | 75          |
| <i>Orchidaceae</i>      | 43    | –           |
| <i>Paeoniaceae</i>      | 10    | –           |
| <i>Ranunculaceae</i>    | 5     | 42          |
| <i>Rosaceae</i>         | 17    | 157         |
| <i>Schizandraceae</i>   | 1     | 1           |
| <i>Thymelaeaceae</i>    | 1     | –           |

Цели, которые ставились при создании банка *in vitro*, в целом не отличаются от возникающих при создании любой коллекции, однако имеют и некоторые специфические особенности: 1) сбор, идентификация, описание и номенклатура образцов, комплексное изучение материала с использованием анатомо-морфологических, биотехнологических и молекулярных методов, репродуцирование и хранение; 2) создание базы данных, включающей информацию по каждому конкретному образцу, с возможностью удаленного доступа посредством сети Internet. Такая система позволяет управлять базами данных в ботанических учреждениях, расположенных на разных территориях.

Особое внимание уделяется репрезентативности и поддержанию генетической чистоты таксонов, сохраняемых *in vitro*.

Виды растений природной флоры должны быть представлены образцами из как можно большего числа популяций естественных мест произрастания. Так, в нашей коллекции, например *Iris ensata* Thunb. представлен популяциями из трех точек ареала, *Syringa josikaea* Jacq. – из семи. Это позволяет обеспечить наиболее полную репрезентативность их генофонда.

Для подтверждения генетической идентичности растений, размноженных в условиях *in vitro* (микрорклонов), с исходными растениями нами используются молекулярные методы.

Исходным материалом для включения таксонов в генетический банк служили семена и вегетативные фрагменты органов растений.

Существует несколько моделей размножения *in vitro*, характеризующиеся различной надежностью сохранения генетической стабильности размножаемых форм, различной эффективностью (коэффициентами размножения), универсальностью для различных таксонов и воспроизводимостью результатов. Основной метод, используемый нами при размножении большинства таксонов *in vitro* – это активация уже существующих в растениях пазушных меристем. По мнению большинства исследователей, он считается наиболее надежным с точки зрения генетической стабильности размножаемых форм (Высоцкий, 1998; Бутенко, 1999).

Считается, что все виды растений потенциально могут быть размножены через культуру тканей, но далеко не для всех видов эти методики разработаны. Основные приемы сохранения генофонда *in vitro* могут быть применимы только к тем видам растений, для которых разработаны легко воспроизводимые методы размножения (Виноградова и др., 2005).

Сравнительное изучение биологических особенностей видов растений в коллекциях ботанических садов и в природных условиях послужило основой для разработки биотехнологических приемов их культивирования с целью дальнейшего устойчивого воспроизводства.

К факторам, оказывающим наибольшее влияние на морфогенетические процессы в культуре тканей и органов необходимо отнести таксономическую принадлежность, видовые и сортовые особенности исходных растений, физиологическое состояние маточных растений, эпигенетические характеристики клеток эксплантов и условия культивирования (Молканова и др., 2002).

В настоящее время актуальность содержания коллекций с использованием культуры изолированных тканей и органов не вызывает сомнений. В основу таких способов положена способность поддержания жизнеспособности растений или их отдельных органов (Morel, 1975).

Наиболее распространенным является хранение в условиях минимального роста. Этим способом хранятся практически все существующие коллекции регенерантов. Он относительно прост и имеет ряд преимуществ, поскольку хранящийся материал всегда готов для дальнейшего использования, визуальный контроль позволяет оценить его жизнеспособность, а сохраняемые культуры могут при необходимости легко заменяться. Преимуществом этого способа хранения является также то, что культуры можно легко возвращать к стандартным условиям культивирования, чтобы размножать растения по мере необходимости, например, в целях реинтродукции вида.

При разработке подходов и методов сохранения отдельных видов растений должен быть использован дифференцированный подход с учетом биологических особенностей растений в конкретных условиях.

Основная часть коллекции растений *in vitro* ГБС хранится при температуре 3–5°C. При этих условиях обеспечивается минимальный рост побегов, полученных из меристем. Периодическое субкультивирование трудоемко и значительно увеличивает финансовые затраты на содержание коллекций. Поэтому сейчас достаточно интенсивно изучаются различные способы депонирования коллекций, т. е. возможности увеличения интервала между пересадками объектов путем минимализации их ростовых процессов.

В последнее время в своей работе мы особое внимание уделяем редким и исчезающим видам растений флоры России, коллекция которых в условиях *in vitro* насчитывает 61 вид из 21 семейства. Проводится усовершенствование способов асимбиотического прорастивания зрелых семян редких видов семейства *Orchidaceae* Juss, культивирование протокормов, изучение оптимальных условий для их длительного хранения. Параллельно проводятся исследования по реинтродукции некоторых модельных видов. Всего в работе задействовано около 50 видов орхидей.



В настоящее время создание банков стерильных культур редких растений является одним из перспективных направлений сохранения биоразнообразия растений. Они служат сохранению природного наследия и могут быть использованы для обмена между ботаническими учреждениями разных стран.

На наш взгляд, необходимо рассматривать сохранение коллекций *in vitro* как важнейший дополнительный метод в комплексе мер сохранения растений *ex situ*. В дальнейшем необходимо создание новых и укрепление существующих банков хранения растений *in vitro* и формирование на их основе национальной коллекции редких и исчезающих растений России.

#### Литература

- Андреев Л.Н., Горбунов Ю.Н. Сохранение редких и исчезающих растений *ex situ*: достижения и проблемы // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. Материалы Международной конференции. М. 2000, С. 19–23.
- Белокурова В.Б., Литвак Е.В., Майстров П.Д., Сикура Й.Й., Глеба Ю.Ю., Кучук Н.В. Использование методов биотехнологии растений для сохранения и изучения биоразнообразия мировой флоры // Цитология и генетика. 2005. № 1. С. 41–51.
- Бутенко Р.Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнология на их основе. М., 1999. 160 с.
- Высоцкий В.А. Биотехнологические методы в системе производства оздоровленного посадочного материала плодово-ягодных культур: Автореф. дисс. ... д-ра с.-х. наук. М., 1998. 44 с.
- Молканова О.И., Чурикова О.А., Коновалова Л.Н. Клональное микроразмножение интродуцированных сортов *Syringa vulgaris* L. // Вестник МГУ. 2002. № 4. С. 8–14.
- Виноградова Ю.К., Горбунов Ю.Н., Макридин А.И., Молканова О.И., Швецов А.Н. Разработка принципов сохранения и воспроизводства генетических фиторесурсов. // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М., 2005. С. 343–350.
- Engelmann F. In vitro conservation research activities at the International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI) // Plant Culture and Biotechnology. 1997. P. 46–52.
- Hammer K., Arrowsmith N., Gladis T. Agrobiodiversity with emphasis on plant genetic resources // Naturwissenschaften. 2003. Vol. 90. N 6. P. 241–250.
- Morel L. Meristem culture techniques for the long storage of cultivated plants // International biological program 2: Crop genetic resources for today and tomorrow. New York. 1975. P. 327–333.

## К ОЦЕНКЕ ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ УРБОПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Морозова Г.Ю.

Хабаровск, Институт водных и экологических проблем ДВО РАН

В условиях возрастающей антропогенной нагрузки актуально исследование адаптаций растений различных жизненных форм к урбанизированной среде. Для растений урбанофлоры характерна выраженная пластичность и изменчивость, выступающие механизмами выживания в нестабильной природной среде городов. Первоначально адаптации осуществляются за счёт изменения метаболизма и биохимии растений, затем наблюдаются изменение их морфоструктуры, а потом внутривидовая дифференциация и перестройка их популяционной структуры (возрастная, размерная). Завершается этот процесс снижением обилия вида и, в конце концов, полным его выпадением из растительного покрова.

Одновозрастные особи растений в популяциях, произрастающих в урбанизированной природной среде, представлены жизненным состоянием разного уровня. Эти различия проявляются в активности метаболизма, росте, формообразовании, способности к репродукции и т.п. Жизненное состояние особей определяет их устойчивость к стрессовым воздействиям, способность участвовать в репродукции, а также за счет развития вегетативной массы контролировать свое жизненное пространство. Установление состава урбопопуляций по соотношению в них особей разного жизненного состояния дает ценную информацию об устойчивости и динамике популяций в целом, а также диагностируют экотоп. С практической точки зрения виталитетный анализ позволяет подобрать экологически устойчивые виды для озеленения городов.

На основе выделенного комплекса ключевых морфометрических признаков, определяющего жизненное состояние (Злобин, 1989), по градиенту городских экотопов была изучена виталитетная структура популяций трех видов кустарников – вяза мелколистного, пузыреплодника амурского, леспедецы двучетной. В виталитетном анализе использовали следующие признаки: величину годичного прироста, число ветвлений, фитомассу листьев, площадь листовой поверхности; для леспедецы двучетной, пузыреплодника амурского в генеративном возрастном состоянии – фитомассу листьев, число соцветий, фитомассу репродуктивных органов. Основные параметры, характеризующие виталитетные типы урбопо-

пуляций вяза мелколистного, приведены в табл. 1. Качество популяции оценивали с помощью интегрального показателя качества  $Q = 1/2(a + b)$  (Злобин, 1989).

Таблица 1

Основные параметры, характеризующие жизненное состояние вяза мелколистного

| Экотопы     | Относительная частота размерных классов |      |      | Качество популяции Q | Статистическая достоверность, % | Виталитетный тип урбопопуляции |
|-------------|-----------------------------------------|------|------|----------------------|---------------------------------|--------------------------------|
|             | a                                       | b    | c    |                      |                                 |                                |
| Селитебный  | 0,36                                    | 0,16 | 0,48 | 0,26                 | 80                              | депрессивный                   |
| Придорожный | 0,32                                    | 0,16 | 0,52 | 0,24                 | 80                              | депрессивный                   |
| Парковый    | 0,44                                    | 0,24 | 0,32 | 0,34                 | 50                              | процветающий                   |

Примечание: a – высший класс, b – промежуточный класс, c – низший класс размерности.

Жизненное состояние популяций вяза мелколистного изменяется по градиенту городских экотопов. В парках сформировалась процветающая популяция кустарника, которая пропорционально представлена тремя размерными классами. Индекс качества популяции здесь максимален и составляет 0,34. В придорожных и селитебных экотопах виталитетный тип урбопопуляций характеризуется как депрессивный из-за преобладания особей низшего класса. Экологический оптимум вида находится в городских парках, здесь же зарегистрированы и максимальные значения размерных параметров растений. Стрессы урбанизации ведут к увеличению доли угнетенных особей, превращая их популяции в депрессивные. Низкое качество урбопопуляций ( $Q=0,24$ ) отмечено у растений, произрастающих вдоль дорог. Полученные результаты не совпадают с общими представлениями о высокой устойчивости данного вида к воздействию негативных факторов городской среды.

У леспедецы двуцветной, произрастающей в городе, наблюдается весь спектр виталитетных типов – от процветающего до депрессивного, индекс качества варьировал от 0,22 до 0,42 (табл. 2). В селитебных экотопах преобладают растения высокого жизненного состояния – 68%. На долю растений промежуточного и низшего классов виталитета приходится по 16%. В данном экотопе сформировалась процветающая популяция. В лесопарковой экотопе выделилась равновесная популяция, сложенная преимущественно растениями высшего класса размерности – 44%. Растения промежуточного и низшего классов составили 20 и 36% соответственно. Неблагоприятная ситуация для вида отмечена в пригороде – 52% составили угнетенные растения и лишь 9% растения высокого виталитетного состояния. Качество популяции здесь в 1,9 раза ниже по сравнению с растениями из селитебных экотопов. Несмотря на то, что пригородные леса с участием леспедецы являлись контролем для исследования, можно видеть, что качество их популяций низкое. По-видимому, условия высокой инсоляции в селитебных и разреженных лесопарковых местообитаниях позитивно сказываются на жизненном состоянии вида. Загрязненность почв придорожных экотопов, задымленность и загазованность воздуха отрицательно влияют на жизненность растений. У растений, произрастающих вдоль дорог, сформировался депрессивный тип популяции ( $Q=0,24$ ), причем качество популяции растений придорожных экотопов в 1,1 раза выше по сравнению с популяциями из пригородных расстроенных лесов. Наиболее благоприятный экологический режим для данного кустарника зарегистрирован в селитебных местообитаниях, где за растениями проводился квалифицированный уход.

Таблица 2

Основные параметры, характеризующие жизненное состояние леспедецы двуцветной

| Экотопы      | Относительная частота размерных классов |      |      | Качество популяции Q | Статистическая достоверность, % | Виталитетный тип урбопопуляции |
|--------------|-----------------------------------------|------|------|----------------------|---------------------------------|--------------------------------|
|              | a                                       | b    | c    |                      |                                 |                                |
| Селитебный   | 0,68                                    | 0,16 | 0,16 | 0,42                 | 80                              | процветающий                   |
| Придорожный  | 0,24                                    | 0,24 | 0,52 | 0,24                 | 80                              | депрессивный                   |
| Лесопарковый | 0,44                                    | 0,20 | 0,36 | 0,32                 | 50                              | равновесный                    |
| Пригородный  | 0,09                                    | 0,35 | 0,57 | 0,22                 | 70                              | депрессивный                   |

Пузыреплодник амурский довольно часто используется в озеленении города. Исследования показали, что виталитетный состав популяций пузыреплодника в вегетативном и генеративном возрастном состоянии изменяется по градиенту городских экотопов однотипно (табл. 3). Вид показывает хорошую отзывчивость на условия высокой инсоляции и относительного богатства почвенного субстрата.

Репродуктивная сфера растений в большей степени страдает в урбопопуляциях, произрастающих у дорог. Здесь доля растений низшего класса размерности увеличивается до 68% по сравнению с растениями вегетативного возрастного состояния – 44%. Это явление отразилось и на показателе качества популяции – для растений в вегетативном состоянии оно выше в 1,8 раза по сравнению с генеративными. Растения в вегета-

тивном возрастном состоянии, произрастающие в районе жилой застройки, сформировали процветающую популяцию. Качество популяции у растений составило 0,38, что в 1,36 раза выше по сравнению с популяциями из парков и придорожных экотопов, где отмечены депрессивные популяции. В урбопопуляциях, произрастающих в парках, произошла поляризация растений на мелкие (44%) и крупные (48%). В придорожных местообитаниях депрессивный тип популяции формируют растения низшего класса (44%). В то же время доля растений высокого жизненного состояния, произрастающих вдоль дорог, в 1,3 раза ниже в сравнении с растениями из парков.

Таблица 3

**Основные параметры, характеризующие жизненное состояние пузыреплодника амурского (вегетативное возрастное состояние)**

| Вид растения                                               | Экотопы     | Относительная частота размерных классов |      |      | Качество популяции Q | Статистическая достоверность, % | Виталитетный тип урбопопуляции |
|------------------------------------------------------------|-------------|-----------------------------------------|------|------|----------------------|---------------------------------|--------------------------------|
|                                                            |             | a                                       | b    | c    |                      |                                 |                                |
| Пузыреплодник амурский (вегетативное возрастное состояние) | Селитебный  | 0,56                                    | 0,2  | 0,24 | 0,38                 | 70                              | процветающий                   |
|                                                            | Парковый    | 0,48                                    | 0,08 | 0,44 | 0,28                 | 80                              | депрессивный                   |
|                                                            | Придорожный | 0,36                                    | 0,2  | 0,44 | 0,28                 | 50                              | депрессивный                   |
| Пузыреплодник амурский (генеративное возрастное состояние) | Селитебный  | 0,52                                    | 0,2  | 0,28 | 0,36                 | 96                              | процветающий                   |
|                                                            | Парковый    | 0,52                                    | 0,08 | 0,4  | 0,3                  | 60                              | депрессивный                   |
|                                                            | Придорожный | 0,28                                    | 0,04 | 0,68 | 0,16                 | 60                              | депрессивный                   |

В генеративном возрастном состоянии популяции пузыреплодника амурского также оказались различны по своему составу. В селитебных экотопах сформировалась процветающая популяция, сложенная растениями трех классов виталитета ( $Q=0,36$ ), преобладают растения высокого жизненного состояния – 52%. В уличном озеленении основная доля растений отнесена к низшему классу – 68%, виталитетный тип популяции характеризуется как депрессивный. Депрессивный тип наблюдается и у растений, произрастающих на территории парков. Популяция представлена в основном двумя группами растений – высокого (52%) и низшего (40%) классов виталитета. Качество популяции составляет 0,3, что в 1,2 раза ниже по сравнению с селитебными экотопами, в то же время доля растений высшего класса виталитета в обоих вариантах одинакова.

Используя показатель качества популяции можно построить комплексный урбоэкологический градиент. Для пузыреплодника амурского в вегетативном и генеративном состоянии он одинаков и выглядит следующим образом: селитебные территории – парки – улицы. Наиболее благоприятные условия для произрастания данного кустарника зарегистрированы в селитебных экотопах, что обусловлено более оптимальными экологическими условиями, отзывчивостью на уход.

Виталитетный анализ трех видов кустарников, широко используемых в озеленении города Хабаровск, показал, что урбопопуляции изученных видов по градиенту городских экотопов неоднородны по своему составу. Виталитетный тип их изменялся от процветающего до депрессивного. Соотношение в популяции особей разного уровня виталитета является важной самостоятельной характеристикой, которая дает оценку уровню жизнеспособности популяции в конкретных условиях обитания и в свою очередь является индикатором качества экотопов. Используя показатель качества можно построить комплексный урбоэкологический градиент. Для вяза мелколистного снижение качества популяции по градиенту городских экотопов происходит: парки – селитба – улицы; для леспедецы двукветной: селитба – лесопарк – улицы – пригород; для пузыреплодника амурского: селитба – парки – улицы.

Урбаностресс изменяет абсолютные значения многих морфопараметров растений, меняет амплитуду их изменчивости и систему корреляционных связей между структурными частями особей (Турбина, 1989). При изучении фенотипической изменчивости *Tilia amurensis* и *T. mandshurica* в условиях уличного озеленения г. Хабаровск показано, что техногенные загрязнения изменяют у растений значения всех исследованных параметров морфоструктуры (табл. 4, 5). Изменения параметров морфоструктуры по градиентам у обоих видов были статистически достоверными.

Под влиянием урбанизированной среды изменяются многие параметры растений. У деревьев, хотя и сохраняется общий ход онтогенеза, заметно меняется их жизненность (Разумовский, 1991) и устойчивость. Устойчивость популяций определяется сопряженным действием ценотических и эколого-демографических аспектов и, в частности, способностью элементов к изменению жизненного состояния и сохранению большого генетического разнообразия при сочетании разных виталитетных групп (Жукова, 1998). Виталитетная структура популяций, а также ее динамика – важные показатели, имеющие высокую корреляцию с устойчивостью популяций и их статусом в растительном сообществе, в том числе и искусственных насаждениях.

Таблица 4

Статистический анализ морфопараметров *Tilia amurensis* и *T. mandshurica* в уличных посадках (генеративное возрастное состояние)

| Параметры морфоструктуры растений | Статистические характеристики |          |       |      |      |
|-----------------------------------|-------------------------------|----------|-------|------|------|
|                                   | $\bar{x} \pm s_x$             | $\sigma$ | V, %  | min  | max  |
| <i>Tilia amurensis</i>            |                               |          |       |      |      |
| 1. Диаметр ствола (см)            | 17,02 ± 0,69                  | 16,11    | 94,65 | 12,0 | 24,0 |
| 2. Высота (м)                     | 6,79 ± 0,2                    | 1,24     | 18,26 | 5,0  | 8,5  |
| 3. Высота прикрепления кроны (м)  | 3,0 ± 0,09                    | 0,50     | 16,66 | 2,0  | 5,0  |
| 4. Диаметр кроны (м)              | 2,98 ± 0,08                   | 0,31     | 10,4  | 2,0  | 4,0  |
| <i>Tilia mandshurica</i>          |                               |          |       |      |      |
| 1. Диаметр ствола (см)            | 20,0 ± 0,89                   | 15,0     | 75,0  | 12,0 | 24,0 |
| 2. Высота (м)                     | 7,83 ± 0,2                    | 0,69     | 8,81  | 6,0  | 8,5  |
| 3. Высота прикрепления кроны (м)  | 2,78 ± 0,19                   | 0,51     | 18,35 | 2,0  | 4,0  |
| 4. Диаметр кроны (м)              | 4,26 ± 0,13                   | 0,21     | 4,92  | 3,8  | 5,0  |

Таблица 5

Статистический анализ морфопараметров *Tilia amurensis* и *T. mandshurica* в лесных сообществах и уличных посадках (генеративное возрастное состояние)

| Морфометрические показатели                   | Виды                     |                    |                        |                    |
|-----------------------------------------------|--------------------------|--------------------|------------------------|--------------------|
|                                               | <i>Tilia mandshurica</i> |                    | <i>Tilia amurensis</i> |                    |
|                                               | Уличные посадки          | Лесное сообщество* | Уличные посадки        | Лесное сообщество* |
| Диаметр ствола, см                            | 17,02 ± 0,69             | 16                 | 20,0 ± 0,89            | 20                 |
| Высота дерева, м                              | 6,79 ± 0,2               | 17,6               | 7,83 ± 0,2             | 19,8               |
| Объем ствола, м <sup>3</sup>                  | 0,09                     | 0,18               | 0,15                   | 0,31               |
| Фитомасса листьев, кг (сырая)                 | 3,68                     | 5,2                | 4,69                   | 7,5                |
| Фитомасса общая, кг (сырая)                   | 84,263                   | 161,6              | 134,118                | 275,0              |
| Площадь листовой поверхности, см <sup>2</sup> | 5894579                  | 11304654           | 9382163                | 19237500           |

Примечание: \* – с использованием материалов Справочник ..., 1990.

Влияние эколого-ценотического фона было определяющим не только для качества самих растений, но и для их популяций. У *T. amurensis* на высоком уровне статистической достоверности сформировалась популяция депрессивного типа с преобладанием растений сниженного жизненного состояния. Одновозрастные посадки *T. mandshurica*, в сравнении с *T. amurensis*, имели более высокое качество урбопопуляции, индекс качества находился в амплитуде от 0,143 до 0,307. Это позволяет рекомендовать именно *T. mandshurica* для озеленения улиц города с интенсивным движением автотранспорта.

Многомерное ранжирование по классам виталитета показало, что урбопопуляции неоднородны по своему составу, и степень этой неоднородности обусловлена видоспецифически и экологически. Морфометрический и виталитетный анализы популяций видов на экологических градиентах показали высокую степень информативности методов популяционного анализа при различной степени антропогенного преобразования среды.

Литература

- Жукова Л.А. Принципы устойчивости ценопопуляций растений как элементов фитоценозов // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тез. докл. II (X) съезда Русского ботанического общества. Т.2. СПб. 1998. С. 250.  
 Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989. 146 с.  
 Разумовский Ю.В. Особенности развития липы *Tilia cordata* Mill. в городе // Биол. науки. 1991. № 8. С. 151–160. Справочник для таксации лесов Дальнего Востока. Хабаровск, 1990. 526 с.  
 Турбина М.Р. Влияние промышленных выбросов на морфоструктуру растений // Изуч., охрана и рациональное использование природных ресурсов. Уфа, 1989. Вып. 1. С. 119.

О СОЗДАНИИ «ПРИРОДНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА» В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

Мулдашев А.А., Галеева А.Х., Маслова Н.В.

Уфа, Институт биологии УНЦ РАН

Одним из главнейших направлений сохранения генофонда редких и исчезающих видов растений является создание их резервных коллекций в ботанических садах. В этом отношении в России и за рубежом накоплен огромный опыт. Так, в Ботаническом саду УНЦ РАН (г. Уфа) на сегодня интродуцировано

более 80 видов, что составляет 34% от общего числа видов, включенных в «Красную книгу Республики Башкортостан» (2001) (Абрамова и др., 2004). Тем не менее, опыт интродукции редких видов растений в ботанические сады показывает и ряд существенных недостатков этого направления в сохранении биоразнообразия: трудоемкость содержания больших коллекций – необходимость больших штатов, отпад растений и необходимость их постоянного подсева; создание специфических условий местообитаний (альпинариев, искусственных водоемов и пр.); постоянный уход и пр.; ограниченность площадей (традиционно большую часть территорий ботанических садов занимают дендрологические коллекции); ограниченность числа видов, которые можно интродуцировать и длительное время культивировать из-за однообразия экологических условий в ботанических садах; скудность коллекций из различных географических пунктов, что не позволяет сохранять в чистоте генофонд различных внутривидовых таксонов. Кроме того, как известно, редкие виды интродуцируются с целью изучения их эколого-биологических особенностей для дальнейшей разработки эффективных способов их охраны в природе. Однако эти данные, из-за специфических условий в ботанических садах, не всегда корректно экстраполировать для природных популяций. Например, многолетние наблюдения за некоторыми редкими петрофитными бобовыми при выращивании в ботаническом саду г. Уфы на серых лесных почвах в сравнении с природными показывают, что у них на много сдвигаются фенофазы, значительно (в 2–3 раза) ускоряется прохождение циклов развития и возрастных состояний, заметно увеличивается семенная продуктивность и пр. (Маслова и др., 2006, 2007).

В связи с выше изложенным представляется целесообразным параллельно с традиционной интродукцией редких видов в ботанические сады внедрять и выращивать их в природных сообществах, то есть в близких для них экологических условиях, путем создания «природных ботанических садов» (ПБС) на определенных территориях (Мулдашев и др., 2006). В России уже имеется некоторый опыт успешного пересаживания ряда видов растений в природные местообитания, обычно, по близости от ботанических садов (Тихонова, Беловодова, 2001; Амельченко, 2002; Трулевич, 2003 и др.). На наш взгляд, основными преимуществами ПБС от традиционных ботанических садов являются следующие: неограниченность площадей; большое разнообразие экологических условий; отсутствие необходимости штатных работников и ухода за растениями; выращивание растений в близких для них эколого-ценотических условиях.

При этом ПБС могут решать следующие, в целом аналогичные с традиционными ботаническими садами, задачи: сохранение генофонда редких видов растений из неограниченного числа географических пунктов; проведение научных исследований и наблюдений за растениями научными работниками, студентами, аспирантами, школьниками из экологических кружков и пр.; обеспечение отработки эффективных методов размножения редких видов в природных условиях для дальнейшего использования их при реинтродукционных работах в критических природных популяциях; проведение экскурсий для ознакомления с редкими видами (студенты, школьники, работники природоохранной сферы, участники экологических конференций и пр.); обеспечение семенным и посадочным материалом реинтродукционных работ в природных популяциях, тематических исследований в ботанических садах, для озеленения населенных пунктов, для дилектусов и пр.; эвакуация редких и исчезающих видов растений с мест, где предусмотрено полное уничтожение их местообитаний (горные разработки, строительство водохранилищ и пр.); эвакуация редких и исчезающих растений с мест, где заведомо не возможно или сложно их сохранить (территории городов и санитарно-курортных учреждений, окрестности населенных пунктов и пр.).

В качестве полигона для создания ПБС нами была выбрана часть Гуровской горы, расположенная в Кушнаренковском районе Республики Башкортостан (РБ) в 30 км к северо-западу от г. Уфы и имеющая хорошие подъездные пути (Мулдашев и др., 2006). Гора представляет собой вытянутый островной холмообразный увал (относительная высота – около 40 м) эрозионного происхождения в долине р. Белой, сложена породами уфимского яруса пермской системы (аргиллиты, известняки, песчаники и пр.). Распространены преимущественно черноземные, луговые, серо-лесные и органогенно-щебнистые почвы. Почти со всех сторон Гуровская гора окружена равнинами, где представлены антропогенные ландшафты (пашни, дачные участки, населенные пункты и пр.). Характер растительности лесостепной. Для выращивания редких видов имеются следующие эколого-ценотические местообитания – различные варианты степей (луговые, петрофитные, кустарниковые), луга, вторичные широколиственные и мелколиственные леса (осина, береза), озерно-болотные (сфагновые и бриевые) комплексы в карстовых понижениях и воронках. Представлены различные варианты экспозиций. Кроме того, имеются эрозионные крутые склоны и заброшенные известняковые карьеры, пригодные, для выращивания многих редких петрофитных видов растений РБ. Как показывают наблюдения, в природе многие из них являются эрозофилами (некоторые астрагалы, копеечники, остролодочки и др.). Представляют интерес также и искусственные сосновые посадки с хорошо сформировавшейся подстилкой, которые как нам кажется, перспективны для выращивания ряда боровых редких видов (например, некоторых орхидных).

На Гуровской горе длительное время имел место чрезмерный выпас, что привело к значительной деградации травянистой растительности, однако, при этом, сильного засорения пастбищными сорняками не наблюдается. Флористический состав сообществ относительно беден, травостой разрежен, что создает благоприятные условия для интродукционных работ. Однако из-за отсутствия в настоящее время выпаса на некоторых площадях идет интенсивное зарастание степей чилигой.

К сегодняшнему дню на горе полностью элиминировал *Stipa korshinskyi* Roshev., на грани исчезновения находятся и другие краснокнижные виды: *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Koeleria sclerophylla* P. Smirn., *Oxytropis hippolyti* Boriss., *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. Некоторые из них сохранились в единичных экземплярах. На первых этапах предполагается искусственное увеличение численности именно этих видов. В удовлетворительном состоянии находятся популяции *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Lathyrus litvinivii* Iljin.

Подготовительная работа включала несколько моментов. Была выявлена полная флора (высшие растения, мхи и лишайники) и изучена растительность Гуровской горы (Едренкина, Мулдашев, 2003; Едренкина, Ямалов, 2004 и др.), собран полный гербарий по природной флоре горы. На создание ПБС на Гуровской горе было получено официальное разрешение Министерства природопользования, лесных ресурсов и охраны окружающей среды РБ. Территория ПБС была спроектирована в статусе памятника природы (810 га) и включена в перспективный план развития охраняемых территорий РБ – «СОПТ РБ» (2004) (Мулдашев и др., 2004; [http://www.wwf.ru/ural\\_econet/](http://www.wwf.ru/ural_econet/)). В режим этого ООПТ были заложены разрешение на создание ПБС, различные ограничения хозяйственного использования природных комплексов горы. В ботаническом саду были расширены маточные участки ряда редких видов для массового получения семенного и посадочного материала. Составлен предварительный список видов для интродукции на первый этап работ – 82 вида, что составляет около 35% от общего числа, включенных в «Красную книгу РБ» (2001). Среди них 10 лесных, 6 лугово-степных, 5 скальных и 61 степных (в том числе 37 петрофитно-степных) вида. Координацию интродукции растений будет проводить Институт биологии УНЦ РАН согласно разработанному перспективному плану-схеме развития ПБС.

С 2005 г. на территории ПБС закладываются различные варианты опытов по семенному размножению редких видов (предпосевные обработки семян, осенние и весенние посевы, посевы в лунки и поверхностный без заделки семян в почву). Семена в основном были получены в ботаническом саду (реинтродукция через интродукцию). Семена в количестве по 5–25 шт. в зависимости от вида высевали в лунки. В опытах число лунок составляло от 10 до 40 шт.

На Гуровской горе в период с 2005 по 2007 гг. были заложены опыты по интродукции 34 видов сосудистых растений, 28 из которых включены в «Красную книгу РБ» (2001) и 8 видов в «Красную книгу РСФСР» (1988). По таксономическому составу интродуцированные виды из 21 рода, относящихся к 15 семействам. По ценолитическому составу в основном представлены виды степей и преимущественно ее каменистых вариантов (25 степных вида); кроме того, интродуцировались 4 лесных, 3 лугово-степных и по одному скальному и лугово-болотному виду. Среди них 11 видов являются эндемиками и 6 реликтами. В опытах по интродукции 10 видов представлены 2–3 образцами разного географического происхождения: 2 образцами представлены 7 видов – *Dianthus uralensis* Korsh., *Hedysarum argyrophyllum* Ledeb., *H. razoumovianum* Fisch. et Helm, *Oxytropis hippolyti*, *O. uralensis* (L.) DC., *Paenonia anomala* L., *P. hybrida* Pall.; 3 образцами представлены 3 вида – *Allium obliquum* L., *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb., *Linum uralense* Juz.

По 15 видам получены всходы – *Allium nutans* L., *A. obliquum*, *Dianthus acicularis*, *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Oxytropis gmelinii* Fisch. ex Boriss., *Paenonia anomala*, *P. hybrida* и др. Растения *Hedysarum razoumovianum* к осени 2007 г. достигли виргинильного возраста. Хорошую приживаемость молодых растений показали: *Allium nutans* – до 35% (с учетом всех повторностей), *Allium obliquum* – до 20%, *Paenonia hybrida* – до 20% и *Oxytropis hippolyti* – до 48%.

Поскольку ПБС будет играть и экспозиционную роль, параллельно с редкими видами начаты посевы и полезных растений (лекарственные, декоративные): *Convallaria majalis* L., *Dianthus andrzejewskianus* (Zapał.) Kulcz. и др. Первые результаты показали, что наблюдается постоянный (ежегодный) отпад молодых растений, главным образом, из-за погодных условий (засухи, запыливание лунок при ливнях и снеготаянии). Снижение их количества в посевах связано с уязвимостью особей на ранних этапах онтогенеза. Степные участки, где заложены опыты, характеризуются разреженным травостоем, что создает повышенную инсоляцию и понижение влажности почвы, а также способствует смыывам. Всходы *Crambe tataria* Sebeòk были полностью уничтожены насекомыми-листоедами. Лучшая всхожесть получена при осенних посевах, которая также зависит от качества семян и видовой принадлежности.

В дальнейшем предполагается продолжение этих работ в урочище «Чуркинские болота» (в 7 км к юго-востоку от Гуровской горы). В 2005 г. по нашему предложению этот болотный комплекс был объявлен памятником природы (750 га) (Едренкина, Мулдашев, 2003; Мулдашев и др., 2004). Большие площади и в разной степени увлажненные местообитания, исключенные из хозяйственного пользования, позволяют интродуцировать здесь до 70 луговых, опушечно-луговых, влажно-луговых, лугово-болотных, болотных и лесно-болотных видов.

Предварительные опыты показывают перспективность создания искусственных популяций редких видов растений в пределах естественных растительных сообществ на Гуровской горе. Считаем также, что подобные небольшие ботанические сады целесообразно создавать в буферных зонах или при центральных усадьбах заповедников для демонстрационных целей редких видов местной флоры. Это бы сняло противоречие между просветительской деятельностью заповедников и запретом свободного доступа экскурсантов на их территории.

#### Литература

- Абрамова Л.М., Маслова Н.В., Каримова О.А. Интродукция редких видов как способ сохранения биоразнообразия (на примере Республики Башкортостан) // Бюлл. ГГС. 2004. Вып. 188. С. 110–118.
- Амельченко В.П. Принципы и методы культивирования травянистых редких растений в Сибирском Ботаническом саду Томского госуниверситета // Бюлл. ГГС. 2002. Вып. 184. С. 39–45.
- Едренкина В.А., Мулдашев А.А. Редкие виды флоры северо-западного сектора зеленой зоны города Уфы // Биоразнообразие, проблемы его сохранения в Южном регионе Республики Башкортостан и на сопредельных территориях. Стерлитамак, 2003. С. 17–20.
- Едренкина В.А., Ямалов С.М. Основные типы травянистой растительности северной части зеленой зоны г. Уфы // Итоги биологических исследований. Уфа, 2004. С. 87–93.
- Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.
- Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений. Уфа, 2001. 237 с.
- Маслова Н.В., Елизарьева О.А., Асадуллина С.Ф. Семенная продуктивность *Oxytropis gmelinii* Fisch. ex Boriss. (*Fabaceae*) в условиях культуры и в природе // Вестн. ОГУ. Вып. 75/октябрь. Ч. 2. С. 204–206.
- Маслова Н.В., Елизарьева О.А., Куватова Д.Н., Асадуллина С.Ф. Изучение редких видов рода *Oxytropis* DC. в Ботаническом саду УНЦ РАН // Изучение заповедной флоры Южного Урала. Вып. 2. Уфа, 2006. С. 166–176.
- Мулдашев А.А., Галеева А.Х., Маслова Н.В., Едренкина В.А. Опыт создания «Природного ботанического сада» в Республике Башкортостан // Организация и функционирование региональных и локальных особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Ижевск, 2006. С. 36–38.
- Мулдашев А.А., Едренкина В.А., Миркин Б.М. Зеленая зона г. Уфы: современное состояние и проблемы // Вестн. АН Республики Башкортостан. 2004. Т. 9, № 3. С. 73–77.
- Система охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. 2004. ([http://www.wwf.ru/ural\\_econet/](http://www.wwf.ru/ural_econet/)).
- Тихонова В.Л., Беловодова Н.Н. Реинтродукция дикорастущих травянистых растений: состояние проблемы и перспективы // Бюлл. ГГС. 2001. Вып. 183. С. 90–106.
- Трулевич Н.В. Интродукция и репатриация растений природной флоры // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб., 2003. С. 116–117.

## СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ МЕСТНЫХ ДИКОРАСТУЩИХ ТРАВ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В ПОЙМЕ Р. ЛЕНА

Нездийминова О.В.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Сохранение биоразнообразия флоры в Якутии актуально в связи с возрастающей антропогенной нагрузкой, приводящей к ухудшению состояния природных растительных сообществ, снижению видового состава и преобладанию в травостое рудеральных видов. Выращивание растений в интродукции позволяет сохранять виды в коллекции и получать семена, засеивая их на участки с обедненным видовым травостоем. Природные сообщества с низким видовым составом, преобладанием рудеральных видов необходимо восстанавливать для обогащения видового состава и возврата им хозяйственно-полезной ценности.

Восстановление биоразнообразия сбитых природных сообществ достигается разными методами. Метод посева природной поликомпонентной смеси семян (метод агростепей) позволяет в короткие сроки, минуя промежуточные стадии, за счет одновременного внесения в свободный от взрослых особей экотоп семян, достичь восстановления растительности (Дзыбов, Орлова, 1996). При отсутствии достаточной площади семенного природного участка размножение в условиях интродукции и на производственных участках позволит использовать получаемые семена для посева на участки сбитой растительности (Дзыбов, 2002).

Интродукционное изучение местных дикорастущих травянистых растений проводится в питомнике, заложенном в 2003 г. в пойме р. Лена по методике изучения коллекции многолетних кормовых трав (Методические..., 1979). Закладка питомника выполнена на двух участках в два срока – летний (июнь) и осенний (август). В течение опытных лет велись учеты перезимовки, засухоустойчивости, фенологического развития, урожайности зеленой массы и семян. Все изучаемые виды в течение вегетации проявили высокую засухо- и зимостойкость, за исключением ряда видов.

На участке летнего срока посева с первого года интродукции хорошие показатели высоты в течение всей вегетации и значительную динамику роста по годам имели следующие злаки: *Poa pratensis*, *P. stepposa*, *Festuca lenensis*, *Psathyrostachys juncea*, *Elymus mutabilis* и *Bromopsis korotkiji*. Максимальная высота отмечена у *Bromopsis korotkiji* № 12 – 125,0 см. Растения *Poa pratensis* № 6 в начале вегетации имели высоту 19,9 см, развивались в течение сезона интенсивно, достигнув к концу вегетации высоты 88,0 см. Не-высокие показатели и отсутствие динамики наблюдаются у *Bromus inermis* № 20 и *Carex pediformis* № 39 и 48. *Bromus inermis* по-прежнему в питомнике развивается медленно, имея низкий разреженный и желтоватый травостой, что определяет его низкие эколого-биологические показатели роста и развития. Из цветущих видов в питомнике успешно растут и развиваются *Dianthus versicolor*, *Linum perenne* и *Veronica incana*. Наблюдения за фенологическим развитием изучаемых видов показало прохождение всех фаз вплоть до образования семян.

Высокие экологические свойства, полное фенологическое развитие способствовали хорошим показателям роста и развития и получению урожая зеленой массы и семян (табл. 1).

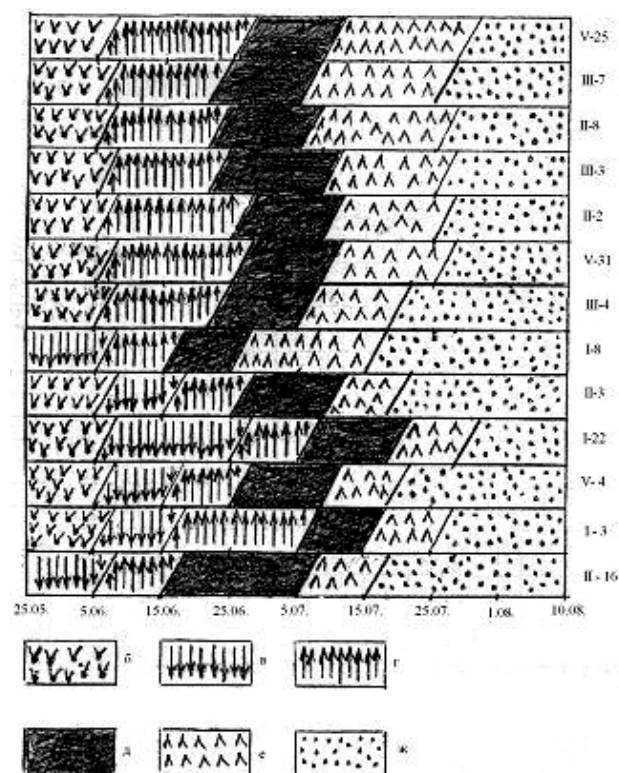
Таблица 1

Урожайность надземной фитомассы и семян местных дикорастущих трав в коллекционном питомнике в 2006 г. (4 год жизни) (посев июнь 2003 г.)

| № в опыте | Вид                           | Район сбора семян                                              | Урожайность, г/м <sup>2</sup> |             |       |
|-----------|-------------------------------|----------------------------------------------------------------|-------------------------------|-------------|-------|
|           |                               |                                                                | зеленой массы                 | сухой массы | семян |
| 1         | <i>Poa pratensis</i>          | Мегино-Кангаласский улус, окраина с.Тюнгюлю                    | 457,0                         | 356,9       | 29,7  |
| 3         | <i>Elytrigia repens</i>       | 127 км трассы Нижний Бестях – Чурапча                          | 641,3                         | 530,6       | 24,4  |
| 5         | <i>Elymus mutabilis</i>       | 127 км трассы Нижний Бестях – Чурапча                          | 941,5                         | 672,8       | 63,8  |
| 9         | <i>Poa stepposa</i>           | Мегино-Кангаласский улус, с.Тюнгюлю (окраина аласа)            | 586,5                         | 455,0       | 29,2  |
| 10        | <i>Bromopsis korotkiji</i>    | Чурапчинский улус, 2 км трассы Чурапча – Сылан, алас Аянитовых | 1349,7                        | 1021,0      | 14,4  |
| 43        | <i>Psathyrostachys juncea</i> | Территория Ботанического сада ИБПК                             | 2354,8                        | 1528,5      | 43,7  |

На участке осеннего срока посева в течение опытных лет наблюдается успешная интродукция высевных видов. По экологическим свойствам (зимостойкость, засухоустойчивость), густоте и высоте травостоя в питомнике из злаков выделились следующие виды: *Bromus inermis*, *Alopecurus arundinaceus*, *Elytrigia repens*, *E. cristatum*, *Elymus kronokensis*, *Poa pratensis*, *Koeleria cristata*, *Festuca lenensis*.

Наблюдения за фенологическим развитием изучаемых видов показало прохождение всех фаз вплоть до образования семян (рис.).



Фенологическое развитие злаков в коллекционном питомнике местных дикорастущих трав осеннего срока посева на год жизни (посев – август 2003 г.)

II-16 – *Elytrigia cristatum*; I-3 – *Bromus inermis*; V-4 – *Bromus pumelliana*; I-22 – *Elymus kronokensis*; II-3 – *Elymus Kronokensis*; I-8 – *Poa pratensis*; III-4 – *Poa aprarensis*; V-31 – *Poa pratensis*; II-2 – *Poa stepposa*; III-3 – *Poa stepposa*; II-8 – *Festuca lenensis*; III-7 – *Festuca lenensis*; V-25 – *Puccinellia tenuiflora*; б – кушение; в – выход в трубку; г – колошение; д – цветение; е – плодоношение; ж – семена зрелые



## ИНТРОДУКЦИЯ

И в летнем и в осеннем питомнике наибольшая урожайность надземной фитомассы получена у *Bromus inermis*, *B. korotkiji* и *B. pumpelliana* за счет высокой облиственности и большого числа побегов. В тоже время учет урожая показал, что на семена у *Bromus* приходится всего 20% от общей массы. Наибольший урожай семян в условиях интродукции получен у *Elymus mutabilis* (63,8 г/м<sup>2</sup>), *E. kronokensis* (123 г/м<sup>2</sup>) и *Poa stepposa* (97,1 г/м<sup>2</sup>) (табл. 2).

Таблица 2

**Урожайность надземной фитомассы и семян местных дикорастущих трав  
в коллекционном питомнике осеннего срока посева в 2006 г. (3 год жизни, посев август 2003 г.)**

| №<br>в опыте                                           | Вид                       | Урожайность, г/м² |             |       |
|--------------------------------------------------------|---------------------------|-------------------|-------------|-------|
|                                                        |                           | зеленой массы     | сухой массы | семян |
| I блок (территория Ботанического сада ИБПК)            |                           |                   |             |       |
| 1                                                      | <i>Poa pratensis</i>      | 613,5             | 370,1       | 17,4  |
| 6                                                      | <i>Bromus inermis</i>     | 1845,6            | 995,8       | 5,9   |
| 22                                                     | <i>Elymus kronokensis</i> | 1183,3            | 759,3       | 123,7 |
| II блок (г.Чочур-Муран)                                |                           |                   |             |       |
| 3                                                      | <i>Elytrigia repens</i>   | 820,5             | 633,4       | 42,2  |
| III блок (естественные угодья Мархинского НПС)         |                           |                   |             |       |
| 1                                                      | <i>Koeleria cristata</i>  | 639,5             | 411,7       | 40,1  |
| IV блок (с. Капитоновка)                               |                           |                   |             |       |
| 1                                                      | <i>Poa pratensis</i>      | 776,8             | 550,8       | 31,8  |
| V блок (склон горы Катюша справа от Вилуйского тракта) |                           |                   |             |       |
| 4                                                      | <i>Bromus pumelliana</i>  | 2441,4            | 1388,5      | 5,4   |
| 7                                                      | <i>Poa stepposa</i>       | 747,5             | 555,3       | 97,1  |
| 31                                                     | <i>Poa pratensis</i>      | 1009,1            | 621,5       | 36,9  |

Исследования, проводимые в питомнике в течение опытных лет, показали, что успешно в условиях интродукции растут и развиваются следующие виды: *Bromus inermis*, *B. korotkiji* и *B. pumpelliana*, *Elymus kronokensis*, *Psathyrostachys juncea*, *Elymus mutabilis*, *Poa pratensis* и *P. stepposa*. Виды проявили в условиях интродукции высокие эколого-биологические свойства, отразившиеся в развитии плотного густого травостоя, прохождении за вегетацию всех фаз фенологического развития с плодоношением и зрелостью семян.

Успешная интродукция изучаемых видов определяет высокие адаптационные свойства и их использование для обогащения и посева на участки сбитых природных сообществ. Полученные в интродукционном питомнике семена осенью 2006 г. были высеяны на производственном участке – семеннике для получения семян дикорастущих трав и возможности использования их для восстановления растительности сбитых природных сообществ. Хорошая всхожесть семян, высокий плотный травостой получены у таких видов как: *Elytrigia repens*, *E. cristatum*, *Elymus mutabilis*, *E. kronokensis*, *Stipa krylovii*, *Poa pratensis* и *P. stepposa*. Семена этих видов будут высеяны на участках естественной растительности с редким травостоем и низким видовым составом.

### Литература

- Дзыбов Д.С., Орлова И.Г. О возрастном спектре некоторых доминантов естественных и восстанавливаемых степных экосистем // Вопросы полевого и лугового кормопроизводства. Ставрополь. 1996. С. 161–170.  
 Дзыбов Д.С. Экологическая реставрация степных пастбищ методом агростепей // Кормопроизводство. 2002. № 4. С. 27–32.  
 Методические указания по изучению коллекции многолетних кормовых трав. Л., 1979. С. 3–22.

## ПОКОЙ И ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН С НЕДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫМ ЗАРОДЫШЕМ (СЕМ. *ARISTOLOCHIACEAE*, *BERBERIDACEAE*, *PAPAVERACEAE*, *RANUNCULACEAE*, *VITACEAE*)

Нестерова С.В., Вржосек Э.В., Олишевская Г.А.

Владивосток, Ботанический сад-институт ДВО РАН

Зрелые семена многих дальневосточных растений не прорастают, т.к. имеют семена, в которых дифференциация зародыша остается незавершенной к моменту опадения семян. В хвойно-широколиственных лесах Дальнего Востока число видов образующих семена с недифференцированным зародышем

составляет 18–22% (Грушвицкий, 1961). Несмотря на принадлежность растений к различным семействам, разные размеры семян и разную степень дифференциации зародыша, он остается мелким в сравнении с эндоспермом, заполняющим семя (Попцов и др., 1981). Такие семена прорастают после определенного времени, в течение которого внутри семени заканчивается полное формирование осевой части и семядолей зародыша. Задержка прорастания семян, связанная со свойствами зародыша, обуславливает эндогенный органический покой – морфологический, физиологический, морфофизиологический (Николаева и др., 1985).

В настоящей работе представлены результаты исследований внешнего и внутреннего строения семян и особенностей прорастания. Объектами нашего внимания были многолетние травянистые растения из сем. *Aristolochiaceae* Juss., *Berberidaceae* Juss., *Papaveraceae* Juss., *Ranunculaceae* Juss., *Vitaceae* Juss. (лекарственные, редкие и декоративные виды)

Морфологическое строение и размеры зародышей свежесобранных семян изучали в лабораторных условиях. При описании стадии дифференциации зародышей пользовались терминологией предложенной И.А. Ивановой (1968). Наблюдения за особенностями прорастания проводили в полевых условиях, для чего семена помещали в небольшие мешочки из тонкой ткани и закапывали в грунт на глубину 5 см и в лаборатории, проращивая семена во влажном песке с добавлением торфа. Мониторинг за прорастанием проводили каждые 10 десять дней. При необходимости применяли холодную стратификацию.

Изученные семена имеют разную систематическую принадлежность и поэтому метрические величины, характеризующие исследованные образцы, значительно отличаются как по размерно-весовым параметрам, так и по значению влажности свежесобранных семян (табл. 1). В зависимости от вида длина семян колеблется от 2,0 до 7,1 мм, длина зародыша от 0,1 до 1,7 мм. Семена растений, цветущих весной, характеризуются высоким уровнем влажности от 50% до 72% и зародышем до 0,4 мм длиной.

Таблица 1

Метрические характеристики свежесобранных семян

| ВИД                                    | Размеры, мм |          | Длина зародыша,<br>мм | Влажность,<br>% | Масса 1000 шт., г |
|----------------------------------------|-------------|----------|-----------------------|-----------------|-------------------|
|                                        | длина       | ширина   |                       |                 |                   |
| Aristolochiaceae                       |             |          |                       |                 |                   |
| Asarum sieboldii Miq.                  | 3,9±0,04    | 2,2±0,03 | 0,3–0,4               | 65,0±0,38       | 12,3±0,06         |
| Berberidaceae                          |             |          |                       |                 |                   |
| Plagiorhegma dubia Maxim.              | 5,5±0,04    | 2,0±0,03 | 0,3–0,4               | 63,3±0,78       | 14,8±0,14         |
| Papaveraceae                           |             |          |                       |                 |                   |
| Hylomecon vernalis Maxim.              | 2,4±0,03    | 1,6±0,03 | 0,2–0,3               | 61,1±0,23       | 4,7±0,06          |
| Ranunculaceae                          |             |          |                       |                 |                   |
| Anemonoides amurensis (Korsh.) Holub   | 4,0±0,07    | 1,9±0,04 | 0,3–0,4               | 57,7±0,35       | 6,6±0,10          |
| Arsenjevia glabrata (Maxim.) Starodub. | 7,1±0,12    | 4,7±0,09 | 0,1–0,2               | 72,1±0,56       | 23,8±0,11         |
| Atragene ochotensis Pall.              | 4,7±0,04    | 2,3±0,05 | 1,0–1,2               | 15,7±0,09       | 4,1±0,014         |
| Enemion raddeanum Maxim.               | 2,0±0,03    | 1,7±0,02 | 0,1–0,2               | 50,7±0,25       | 3,2±0,05          |
| Hepatica asiatica Nakai                | 4,2±0,05    | 2,1±0,02 | 0,3–0,4               | 53,8±0,78       | 7,2±0,12          |
| Vitaceae                               |             |          |                       |                 |                   |
| Ampelopsis japonica (Thunb.) Makino    | 4,4±0,03    | 4,5±0,03 | 0,7–1,5               | 29,4±0,04       | 23,2±0,07         |
| Parthenocissus tricuspidata Planch.    | 4,3±0,02    | 4,2±0,02 | 0,6–1,7               | –               | 20,1±0,05         |

Нами у рано цветущих растений была отмечена зависимость снижения всхожести семян от снижения их влажности (до равновесного состояния) при хранении в лаборатории (Нестерова, 2004). Высокая влажность является необходимым условием внутрисеменного роста зародыша, после чего семена способны прорасти. Одновременно с обезвоживанием за два месяца теряют всхожесть семена *A. amurensis*, *H. vernalis*, *H. asiatica*, *E. raddeanum*, через четыре месяца – *A. sieboldii*, *A. glabrata*, *P. dubia*. Для практических целей необходимо сразу после сбора семена сеять.

Свежесобранные семена (*A. ochotensis*, *A. japonica*, *P. tricuspidata*), созревающие осенью, имеют зародыш до 1,7 мм длиной и характеризуются невысокой влажностью (табл. 1), снижение которой до равновесного уровня не влияет на всхожесть, и семена могут храниться в сухом состоянии 1–2 года.

В семенах с недифференцированным зародышем полное развитие структур зародыша происходит после диссеминации в определенный период времени, продолжительность которого видоспецифична. Наши исследования внутреннего строения зрелых семян лесных травянистых многолетников, а именно, стадии развития зародыша, и наблюдения за прорастанием позволили установить время необходимое для завершения постэмбрионального развития недифференцированных зародышей и определить тип эндогенного покоя семян (табл. 2).

## ИНТРОДУКЦИЯ

Период постэмбрионального развития зародышей различен и составляет от 15–30 дней (*P. tricuspidata*), 40–55 дней (*A. sieboldii*) и до 105–110 дней (*A. glabrata*). Несмотря на это дифференциация зародышей в семенах исследованных видов завершается в течение летне-осеннего (июнь–сентябрь) периода. Однако в зависимости от типа эндогенного покоя семена одних видов прорастают уже осенью, у других – весной следующего года.

Семена, характеризующиеся морфологическим типом эндогенного покоя – Б (*A. sieboldii*, *A. amurensis*, *E. raddeanum*, *H. asiatica*), прорастают, как только завершится процесс постэмбрионального развития зародыша, т. е. температурные условия доразвития и прорастания семян совпадают (Нестерова, 1990; Стародубцев, Нестерова, 1990). Растения зимуют в состоянии проростков.

Для семян с простым неглубоким морфофизиологическим типом эндогенного покоя – Б–В1 (*A. glabrata*, *P. dubia*, *H. vernalis*) обязательным условием прорастания является наличие периода естественной холодной стратификации – низкие зимние температуры (Нестерова, 1990; Стародубцев, Нестерова, 1991). В этом случае холодная стратификация устраняет действие физиологического механизма торможения прорастания семян. Семена прорастают весной следующего года (табл. 2).

Таблица 2

**Биологическая характеристика семян**

| ВИД                                           | Созревание семян,<br>месяц | Стадия<br>дифференциации<br>зародыша | Период постэмбрионального развития<br>зародыша, дни | Начало<br>прорастания,<br>месяц | Тип покоя * | Зимующее<br>состояние<br>растения |
|-----------------------------------------------|----------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------------------------|---------------------------------|-------------|-----------------------------------|
| <b>Aristolochiaceae</b>                       |                            |                                      |                                                     |                                 |             |                                   |
| <i>Asarum sieboldii</i> Miq.                  | 15–20 июня                 | сердцевидный                         | 40–50                                               | август                          | Б           | проростки                         |
| <b>Berberidaceae</b>                          |                            |                                      |                                                     |                                 |             |                                   |
| <i>Plagiorhegma dubia</i> Maxim.              | 10–20 июня                 | сердцевидный                         | 75–80                                               | март следующего года            | Б–В1        | семена                            |
| <b>Papaveraceae</b>                           |                            |                                      |                                                     |                                 |             |                                   |
| <i>Hylomecon vernalis</i> Maxim.              | 10–20 июня                 | сердцевидный                         | 75–80                                               | март следующего года            | Б–В1        | семена                            |
| <b>Ranunculaceae</b>                          |                            |                                      |                                                     |                                 |             |                                   |
| <i>Anemonoides amurensis</i> (Korsh.) Holub   | 25–30 мая                  | сердцевидный,<br>I стадия торпеды    | 65–75                                               | август                          | Б           | проростки                         |
| <i>Arsenjevia glabrata</i> (Maxim.) Starodub. | 5–15 июня                  | грушевидный                          | 105–110                                             | март следующего года            | Б–В1        | семена                            |
| <i>Atragene ochotensis</i> Pall.              | сентябрь                   | II стадия торпеды                    | 15–20                                               | май следующего года             | БВ–В1       | семена                            |
| <i>Enemion raddeanum</i> Maxim.               | 5–10 июня                  | грушевидный                          | 55–60                                               | июль – август                   | Б           | проростки                         |
| <i>Hepatica asiatica</i> Nakai                | 5–10 июня                  | I стадия торпеды                     | 50–60                                               | август                          | Б           | проростки                         |
| <b>Vitaceae</b>                               |                            |                                      |                                                     |                                 |             |                                   |
| <i>Ampelopsis japonica</i> (Thunb.) Makino    | октябрь                    | II стадия торпеды                    | 30–50                                               | июль следующего года            | Б–В1        | семена                            |
| <i>Parthenocissus tricuspidata</i> Planch.    | октябрь                    | II стадия торпеды                    | 15–30                                               | июль следующего года            | Б–В1        | семена                            |

Примечание. \* – Б – морфологический, Б–В1 – неглубокий морфофизиологический, БВ–В1 – неглубокий морфофизиологический сложный покой.

Семена *A. japonica* и *P. tricuspidata*, созревающие осенью, имеют зародыши, стадия развития которых после диссеминации определяется как II стадия торпеды (см. табл. 2), минимальная и максимальная длина зародышей различается более чем в два раза (см. табл. 1). В связи с этим, семенам свойственно затрудненное прорастание. Без предварительной обработки семена начинают прорастать через 15–30 дней, однако прорастание недружное и продолжительное, всхожесть не превышает 40%. Охлаждение семян (до 10 дней, +5°C) положительно влияет на интенсивность прорастания.

После созревания семена *A. ochotensis* находятся в неглубоком морфофизиологическом сложном покое – БВ–В1. К моменту диссеминации зародыш дифференцирован по типу II-я стадия торпеды. Семена в грунте прорастают весной следующего года. Под контролем физиологического механизма торможения находится не только доразвитие зародыша, но и прорастание. Поэтому нарушение покоя в природе происходит под влиянием естественной холодной стратификации (зима). При предварительном охлаждении (30 дней) прорастание семян начинается через 15 дней после смены температуры +5°C на температуру лабораторного помещения – всхожесть 93% (Нестерова и др., 2002).

Таким образом, семена с недифференцированным зародышем в зависимости от вида исследованных растений характеризуются различной степенью развития зародыша в зрелом семени. В семенах рано цветущих растений высокая влажность семян является необходимым условием постэмбрионального развития зародышей. Несмотря на различную продолжительность постэмбрионального развития, окончательная дифферен-

пация зародышей на осевую часть и семядоли завершается в летне-осенний период. В зависимости от типа покоя семена одних исследованных видов прорастают осенью, других – весной следующего года.

#### Литература

- Грушевицкий И.В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. М.; Л., 1961. 46 с.
- Иванова И.А. К вопросу о доразвитии зародыша в зрелых семенах некоторых растений // Материалы Всесоюз. симп. по эмбриологии растений. Киев, 1968. С. 73–76.
- Нестерова С.В. Изучение прорастания и изменения жизнеспособности семян некоторых травянистых растений // Охрана, обогащение, воспроизводство и использование растительных ресурсов. Тез. докл. Всесоюз. науч. совещ. Ставрополь, 1990. С. 178–180.
- Нестерова С.В. Криоконсервация семян дикорастущих растений Приморского края: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Владивосток, 2004. 24 с.
- Нестерова С.В., Пшенникова Л.М., Коханова И.М. Морфолого-биологические особенности семян некоторых растений Дальнего Востока России // Интродукционные центры Дальнего Востока России. Итоги исследований. Материалы Первой отчет. сессии регион. Совета ботан. садов Дал. Востока, 10–11 окт. 2001 г., г. Владивосток, 2002. С. 90–101.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 347 с.
- Попцов А.В., Некрасов В.И., Иванова И.А. Очерки по семеноведению. М., 1981. 112 с.
- Стародубцев В.Н., Нестерова С.В. Печеночница азиатская – *Hepatica asiatica* Nakai // Биология редких сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1990. С. 87–93.
- Стародубцев В.Н., Нестерова С.В. Арсеневия гладкая – *Arsenjevia glabrata* Starodub. // Биологические особенности сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1991. С. 87–95.

## ВЕРТИКАЛЬНОЕ ОЗЕЛЕНЕНИЕ ИНТЕРЬЕРОВ ОБЩЕСТВЕННЫХ ЗДАНИЙ В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Одегова М. А., Кривошапкина Н.П., Рожина Е.Д.

Якутск, Учебный Полигон Ботсад ЯГУ им. М.К. Аммосова

С глубокой древности человек стремился украсить свое жилище растениями. Интерьерное озеленение возникло как элемент культуры человека, отвечающий его эстетическим потребностям. Большое эмоциональное и эстетическое воздействие дают умело подобранные и размещенные в интерьере растения. Однако они в интерьере являются не только элементом архитектурного убранства, но и играют важную санитарно-гигиеническую роль. По данным Е.Л. Кузьминой-Медовой (1986) растения очищают воздух помещений от углекислоты, где ее сконцентрировано обычно в 23 раза больше (0,7%), чем под открытым небом (0,03%). По мнению таких авторов, как Б.П. Токин (1960), А.М. Гродзинский (1984), некоторые из них выделяют фитонциды, губительно действующие на вредные микробы. Особенно важно для интерьеров общественных зданий, где большое скопление народа.

Часто в интерьерах общественных зданий растения не получают даже минимальный требуемый ими комплекс внешних условий. Мы полностью согласны с А.С. Демидовым (1985), что, как правило, создание интерьеров не планируется при проектировании зданий, их размещают случайно, в местах, не отвечающих элементарным требованиям растений. Как правило, в условиях Якутии помещения не приспособлены для создания зеленых интерьеров. Зимой, когда температура воздуха опускается до -40 -45°C, в зданиях, даже хорошо отапливаемых, ощущается недостаток тепла, особенно если композиции расположены в холлах на первом этаже. Помимо того, что здесь сильно сказываются сквозняки и холодный воздух, идущий от окон и входных дверей, также оказывают влияние многолетнемерзлые грунты. Во многих помещениях не решены проблемы с освещением, что очень важно в течение длинного темного периода зимой. Кроме того, в Центральной Якутии по данным М.К. Гавриловой (1973) на фоне высокой природной сухости воздуха зимой при центральном отоплении в помещениях чрезвычайно низка влажность. Все эти неблагоприятные условия сказываются, на росте и развитии растений в интерьере.

Ботанический сад ЯГУ имеет большой опыт озеленения различных типов интерьеров – производственных, офисных, детских, лечебных и спортивных учреждений, зимних садов, парадных помещений, жилых зданий. В каждом из интерьеров используется тип декоративного озеленения – вертикальное озеленение. Растения для вертикального озеленения размещаются в основном на стенах, столбах и перегородках.

Для вертикального озеленения используются виды из нескольких семейств. *Antericaceae*: *Chlorophytum comosum* (Thunb) Jacq; *Araceae*: *Epipremnum aureum* (Linden et Andre) Bunt., *Monstera deliciosa* Liebm., *M. obliqua* (Miq.) Walp., *Philodendron scandens* C. Koch et Augustin, *Singonium auritum* (L.) Schott, *S. podophyllum* Schott; *Araliaceae*: *Hedera helix* L., *Hoya carnosa* (L. fil.) R. Br.; *Asparagaceae*:

## ИНТРОДУКЦИЯ

*Asparagus densiflorus* (Kunth) Jessop cv. «Sprengeri», *A. setaceus* (Kunth) Jessop; *Cactaceae*: *Pereskia culeate* var. *godseffiana* (hort.) Backbg.; *Verbenaceae*: *Clerodendrum Thomsoniae* Bail. Fil.; *Vitaceae*: *Cissus culeate* Vent., *C. rhombifolia* Vahl., *C. rotundifolia* (Forsk.) Vahl., *Tetrastigma voinierianum* (Baltet) Pierre ex Gagnep.

Для размещения растений предварительно проводится подготовка. Подбирается место в интерьере, и размещаются реечные решетки, а также хорошие емкости для посадки растений. Практика показала, что *Pereskia culeate* var. *godseffiana* гораздо лучше растет в просторной посуде. Дает прирост до 50–60 см в месяц, а за вегетационный период до трех и более метров. Железные решетки для растений не подходят, они их игнорируют.

В условиях хорошо освещенных интерьеров, используем ползучие и полегающие травы с пестрыми листьями: *Epipremnum aureum*, *Singonium podophyllum*, *Hoya carnosa*, кустарники – *Clerodendrum thomsoniae*, *Cissus rhombifolia*, *Pereskia culeate* var. *godseffiana*, розеточные растения – *Chlorophytum comosum*.

В интерьерах с малым освещением применяем ползучие и полегающие травы: *Monstera deliciosa*, *M. culeate*, *Philodendron scandens*, *Hedera helix*.

Как правило, после посадки или перевозки растений в интерьеры, почти два года уходит на адаптацию, а затем растения начинают передвигаться по решеткам. В тех же интерьерах, где естественного света недостаточно, у растений период адаптации проходит быстрее. Междоузлия почти в 2 раза длиннее, листья меньше по размеру. Растения стараются найти свет и поэтому уходят даже в перекрытия.

### Состояние растений в интерьерах

| Вид                                             | Окраска листьев | Прирост | Цветение | Декоративность, балл |
|-------------------------------------------------|-----------------|---------|----------|----------------------|
| Светлые интерьеры                               |                 |         |          |                      |
| <i>Cissus rhombifolia</i>                       | +               | +       | –        | 4                    |
| <i>Chlorophytum comosum</i>                     | +               | +       | +        | 5                    |
| <i>Clerodendrum thomsoniae</i>                  | +               | +       | +        | 5                    |
| <i>Epipremnum aureum</i>                        | +               | +       | –        | 4                    |
| <i>Hoya carnosa</i>                             | +               | +       | +        | 4                    |
| <i>Singonium podophyllum</i>                    | +               | +       | –        | 4                    |
| <i>Pereskia culeate</i> var. <i>godseffiana</i> | +               | +       | –        | 5                    |
| Интерьеры с малым освещением                    |                 |         |          |                      |
| <i>Hedera helix</i>                             | +               | +       | –        | 4                    |
| <i>Monstera deliciosa</i>                       | +               | +       | –        | 4                    |
| <i>Monstera obliqua</i>                         | +               | +       | –        | 4                    |
| <i>Philodendron scandens</i>                    | +               | +       | –        | 4                    |
| <i>Chlorophytum comosum</i>                     | +               | +       | +        | 4                    |

Примечания: «+» – окраска листьев не изменена; «++» – прирост имеется; «+» – растение цветет; «–» – цветение отсутствует.

Из данных таблицы следует, что растения хорошо растут и сохраняют окраску листьев. Такой вид, как *Chlorophytum comosum*, цветет в интерьерах с разным освещением, таким образом можно сделать вывод, что этот вид наиболее приспособлен к условиям интерьеров. Такие виды, как *Clerodendrum Thomsoniae*, *Hoya carnosa*, цветут только в интерьерах с хорошим освещением. Прирост отмечается в течение всего года. Отличие состоит в том, что в интерьерах с малым освещением, растения в приросте имеют мелкие листья и гораздо длиннее междоузлия по сравнению с растениями в светлых интерьерах. В зимние месяцы растения в интерьерах с малым освещением теряют больше листьев, чем в светлых интерьерах.

Для интерьеров детских и лечебных учреждений используем в вертикальном озеленении *Epipremnum aureum*, *Hedera helix*, *Cissus rhombifolia*, *C. antarctica* Vent., *Chlorophytum comosum*, *Monstera deliciosa*, *Peperomia obtusifolia* (L.) Dietr. Все эти виды способны уничтожать микрофлору в помещении, особенно при большом скоплении детей в группах.

### Литература

- Гаврилова М.К. Климат Центральной Якутии. Якутск, 1973. 118 с.  
 Гродзинский А.М., Лебеда А.Ф. Перспективы развития научно – исследовательских работ по медицинской ботанике в системе ботанических садов Украины // I респ. конф. по медицинской ботанике. Тез. докл. (Киев, 24–26 октября 1984 г.) Киев, 1984. С. 3–7.  
 Демидов А.С., Коровин С.Е. Эколого-географические аспекты интерьерного озеленения // Бюлл. ГБС. 1985. Вып. 136. С. 70–74.  
 Кузьмина-Медова Е.Л. Тропические и субтропические лианы в ЦСБС // Декоративные растения для зеленого строительства. Новосибирск, 1986. С. 107–119.  
 Токин Б.П. Губители микробов – фитонциды. М., 1960. 198 с.

# ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ЗА ПЕРИОД С 1936 ПО 2007 ГГ.

Остроградский П.Г.

*с. Горнотаежное, Приморский край, Горнотаежная станция им. акад. В.Л. Комарова ДВО РАН*

Горнотаежная станция имени академика В.Л. Комарова Дальневосточного отделения российской академии наук, была организована в январе 1932 года, на базе реорганизованного Уссурийского Отделения Дальне-Восточного Краевого Научно-Исследовательского Института (Воробьев, 1936). Территория станции составляет 4,5 тыс. га., она была объявлена заповедной и узаконена соответствующим Постановлением правительства СССР.

Значительная пересеченность местности, большое разнообразие экспозиций и профиля склонов создают своеобразные микроклиматические условия, весьма характерные для горных районов Приморского края. Здесь разница только в температуре воздуха с одного водораздела на другой колеблется в 10°C. Весьма заметно выражены и другие микроклиматические особенности (снежный покров, инсоляция, направление и сила ветра, влажность и др.).

Эти особенности выбранного района дали возможность коллективу Горнотаежной станции решить большую часть выдвинутых ее основателем и организатором академиком В.Л. Комаровым научных задач.

Для изучения вопросов культуры местных древесных пород и кустарников, а также интродукции иностранных ценных пород в 1935 г. в долине речки «Кривой Ключ» был заложен небольшой дендрологический питомник. Работы в нем проводились Т.В. Самойловой под руководством Я.Я. Васильева. В 1936 г. начаты первые посадки в дендрарии, которые расположены на участке № 11 на схеме современного дендрария. Площадь дендрария в 1936 году достигла 2 га, на которых были высажены 110 видов местных и 250 видов иностранных деревьев и кустарников (Самойлов, 1971).

В 1961 г. Была поставлена цель увеличения на территории Горнотаежной станции маточного парка дендрария. В 1965 г. подготовительная работа была закончена и заложены новые участки. Общей площадью 12,5 га. Участки готовились с осени, путем перепашки на зябь полей из под зерновых культур и гречихи. Учитывая, что участки довольно крутые и подвержены эрозионным процессам, посадки проводились рядами, поперек склонов. Междурядья засажены лучшими сортами земляники.

Полная инвентаризация дендрария проведена осенью 1965 года. Составлен план посадок и размещения древесных растений на участках. По породному составу в дендрарии имеется по состоянию на 1 ноября 1965 года: хвойных 70 и лиственных 1180 видов, объединяемых 68 семействами и 185 родами. Из общего числа видов, деревьев имеется 430 видов, кустарников – 682, полукустарников 58 и лиановых растений 80 видов (Самойлова, 1966).

Начиная с 1961 года и до настоящего времени, лаборатория дендрологии работает по теме «Интродукция и акклиматизация растений в условиях южного Приморья», меняются только темы разделов, изучаемых в отдельные пятилетки.

В 1990 году была проведена инвентаризация. Целью инвентаризации было не только учесть произрастающие в коллекции виды, но и обновить нумерацию, составить схемы посадок. В результате инвентаризации было учтено 19 экспозиционных участков общей площадью более 35 га. Самые крупные участки сформированы по географическому принципу (Американский, Европейский, Восточно-Азиатский) и родовым комплексам (Хвойный, Ореховый, Лиановый). Выявлено 779 видов, среди которых 66 видов хвойных и 61 вид ценных многолетников. Свыше 500 видов за предыдущие года выпало. В 1988 году заложены новые участки: «Западный» № 12, «Котлован» № 15, «Можжевельниковый» № 20 (рис.). Присоединен к дендрарию участок «Ореховый» № 13, на котором сотрудники Ботанического сада г. Владивостока много лет выращивали различные виды рода *Juglans* (Самойлова и др., 1993).

По итогам инвентаризации 1997 года в дендрарии насчитывалось 701 вид из 57 семейств и 161 рода, в том числе 572 вида лиственные деревья и кустарники, 77 видов хвойные, 28 видов лианы и 64 вида – травянистые многолетники (Остроградский, Малышева 1999). Таким образом, за 7 лет после инвентаризации 1990 г. выпало 74 вида.

По результатам инвентаризации 2007 г. коллекция растений дендрария Горнотаежной станции насчитывает 838 видов, в том числе 584 вида – лиственные деревья и кустарники, 79 видов – хвойные, 39 видов – лианы и 136 видов – травянистые многолетники. Древесные виды представлены 122 родами из 41 семейства (табл.).

Некоторые виды представлены большим количеством экземпляров. Они произрастают на нескольких участках и создают фон дендрария. Среди хвойных – это сосна кедровая корейская (359 экземпляров), пихта белокорая (323), ель аянская (221), сосна веймутова (148), пихта цельнолистная (183) и лиственница ольгинская (130); у лиственных – рододендроны сихотинский (229) и Шлиппенбаха (155), вейгела ранняя (142) и ирга круглолистная (92).

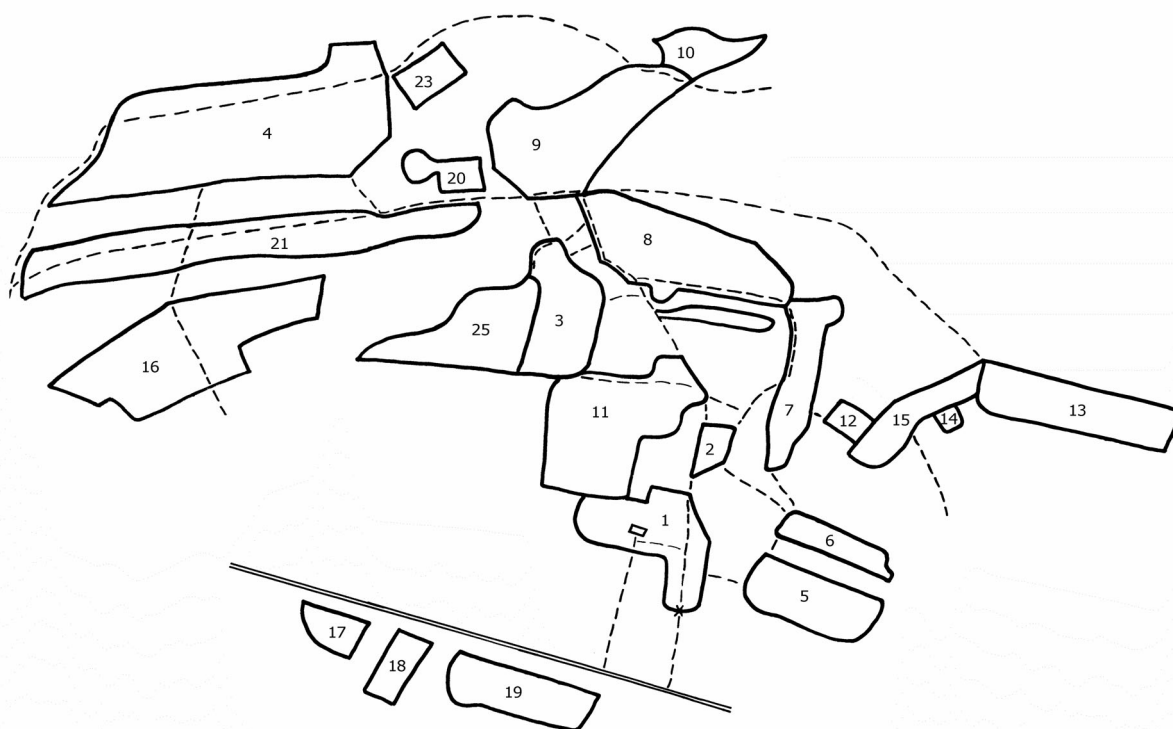


Схема дендрария ГТС

1 – Приусадебный участок, 2 – Хвойный, 3 – Лиановый, 4 – Американский, 5 – Репродукционный, 6 – Хвойный дальневосточный, 7 – Восточно-Азиатский, 8 – Центральный, 9 – Европейский, 10 – Ивовый, 11 – «Старый дендрарий», 12 – Западный, 13 – Ореховый, 14 – Черемуховый, 15 – «Котлован», 16 – Лимонниковый, 17–18–19 – Питомники, 20 – Можжевельниковый, 21 – Сосновый, 23 – Боярышниковый, 25 – Реликтовый.

#### Коллекция родов и видов некоторых крупных семейств древесных растений в дендрарии

| Семейство                            | Кол-во родов | Кол-во видов |
|--------------------------------------|--------------|--------------|
| <i>Rosaceae</i> – розоцветные        | 26           | 209          |
| <i>Fabaceae</i> – бобовые            | 14           | 43           |
| <i>Pinaceae</i> – сосновые           | 7            | 56           |
| <i>Caprifoliaceae</i> – жимолостевые | 7            | 66           |
| <i>Cupressaceae</i> – кипарисовые    | 5            | 21           |
| <i>Betulaceae</i> – березовые        | 5            | 21           |
| <i>Araliaceae</i> – аралиевые        | 5            | 9            |
| <i>Oleaceae</i> – маслиновые         | 4            | 32           |
| <i>Berberidaceae</i> – барбарисовые  | 3            | 52           |
| Всего в дендрарии:                   | 41           | 702          |

Посадки интродуцированных растений разделены участками естественного леса, в которых преобладают дуб монгольский, липы маньчжурская и амурская, ильм долинный, ясень маньчжурский и горный, березы даурская и маньчжурская, орех маньчжурский, бархат амурский и др. Подлесок образуют лещины разнолистная и маньчжурская, клены ложнозибольдов и мелколистный, бересклет малоцветковый, чубушник тонколистный и мн. др.

Значительным числом видов представлены роды: барбарис – 46, шиповник – 43, жимолость – 35, боярышник – 29, спирея – 27, ель – 21, клен – 21, сирень – 17, сосна – 15 и кизильник – 15 видов.

Большое внимание в последнее время уделяется созданию коллекции редких и исчезающих видов растений. Из 300 видов растений Дальнего Востока, нуждающихся в охране (Харкевич, Качура, 1981), в дендрарии собрано 68 видов, в том числе деревьев – 16, кустарников – 15, лиан – 9 и травянистых многолетников – 28 видов.

Одновременно с этой работой необходимо пополнять коллекцию дендрария древесными дальневосточными видами. Из 480 видов древесных растений флоры Дальнего Востока (Недолужко, 1995), в дендрарии Горнотаежной станции произрастает 222 вида.

Интродуцированные виды произрастающие в различных географических регионах представлены довольно широко: из Северной Америки – 138, Европы – 96, Восточной Азии – 109 вида (74 из Китая, 27 из Японии и 8 из Кореи). Менее представлены древесные растения из Средней Азии – 57 и Сибири – 30. Кроме того, в коллекции дендрария 39 видов, сортов и гибридов культурной флоры.

В настоящее время в общем списке таксонов значится 837 видов, из них 701 вид древесно-кустарниковый. Таким образом, за 10 лет (после инвентаризации 1997 г.) в коллекции дендрария добавилось 64 вида, в основном кустарников и лиан. Учитывая, что последние годы идет интенсивное возобновление и увеличение видового состава дендрария, можно сделать вывод о том, что происходит смещение основного количества растений на новые экспозиционные участки, а на старых видовой состав обедняется. Основных причин этому три: во-первых – кустарники и травянистые многолетники недолговечны, а большая часть посадок производилась в середине 60-х годов; во вторых – древесные растения, особенно хвойные, разрастаясь, полностью вытесняют подлесок из кустарников и небольших деревьев; в третьих – выпад из-за механических повреждений. Количественный состав большинства образцов требует дополнения, так как 130 видов растений представлены по одному экземпляру, 89 видов – двумя, 87 видов – тремя, 52 вида – четырьмя и 70 видов представлены пятью экземплярами. В общей сложности 306 видов являются «группой риска».

За время существования дендрария Горнотажной станции, в нем испытано более 2 тысяч видов древесных растений. Часть видов выпали из-за несоответствия нашим климатическим условиям, от недостаточного ухода при изменении приоритета изучаемых тем, в связи с разрастанием хвойных пород и выпадением под их пологом растительности. Многие интересные в хозяйственном и в научном плане виды выращиваются уже десятки лет, так что основная подготовительная работа уже проведена и можно сразу заниматься анализом состояния этих видов. Одновременно с этой работой необходимо пополнять коллекцию дендрария, имея целью собрать, в меру возможности, все древесные дальневосточные виды.

Одним словом, к настоящему моменту дендрарий представляет собой сложившееся сообщество большого количества видов и может служить уникальной базой для их изучения. Одновременно выполняется основная задача ботанических садов – охрана растительного генофонда наших лесов, в том числе редких, исчезающих и эндемичных.

#### Литература

- Воробьев Д.П. Горнотажная станция Дальневосточного филиала АН СССР и заповедник уссурийской флоры и фауны // Тр. Горнотажной ст. ДВФ АН СССР. Хабаровск, 1936. Т. 1. С. 9–15.
- Недолужко В.А. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. Владивосток, 1995. 208 с.
- Остроградский П.Г., Малышева С.К. Список растений дендрария Горнотажной станции (по результатам инвентаризации 1997 г.) // Биологические исследования на Горнотажной станции. Вып. 5. Владивосток, 1999. С. 152–177.
- Самойлов Т.П. Горнотажная станция имени В.Л. Комарова Дальневосточного филиала Сибирского отделения Академии Наук СССР (итоги работ за 1932–1967 гг.) // Научные основы хозяйственного освоения юга Приморского края. Владивосток, 1971. С. 5–17.
- Самойлова Т.В. Интродукция и акклиматизация древесно-кустарниковых пород и изучение их биологических особенностей в условиях южного Приморья / Отчет по разделу за 1962–1965 гг. Рукопись. Фонды ГТС ДВО РАН. 1966. 212 с.
- Самойлова Т.В. Воробьев Ю.А., Малышева С.К. Итоги инвентаризации коллекции растений дендрария Горнотажной станции ДВО РАН 1975–1990 гг. // Биологические исследования в естественных и культурных экосистемах Приморского края. Владивосток, 1993. С. 99–118.
- Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды сосудистых растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 232 с.

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ РОДА *CRATAEGUS* L. В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Павлова Е.О., Коробкова Т.С., Сабарайкина С.М.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Род *Crataegus* L. относится к семейству *Rosaceae* Juss. Всего насчитывается 1250 видов. На территории Якутии встречается два дикорастущих вида – *Crataegus dahurica* Koehne et Schneid, *C. sanguinea* Pall. (Разнообразие растительного мира Якутии, 2005). В Якутском ботаническом саду боярышники выращивали с 1975 года. Всего в интродукционном эксперименте были испытаны 34 вида. Семена получены из ботанических учреждений различных климатических зон. Видообразцы боярышников Северной Америки (12 видов), Средней Азии (3), Дальнего Востока, Японии и Китая (2), Западной Европы – (2) и 3 садовые формы погибли в первые три года жизни. В настоящее время в коллекции осталось 10 видов боярышника. Из них 7 видов имеют ареал Восточная Сибирь, Дальний Восток, Япония, Корея. 2 вида – Северная Америка и 1 вид имеет ареал Средняя Азия.

Боярышники – кустарники, реже невысокие деревья с серыми, иногда оранжево – красноватыми стволами и ветвями, покрытыми короткими веточками и более или менее развитыми колючками. Листья очередные с прилистниками у основания. Цветки некрупные белые, реже розоватые, пятилепестные, собранные в



зонтиковидные простые или сложные соцветия. Завязь из 1–5 плодолистиков, свободных с брюшной стороны, сросшихся с гипантием со спиной; семян по 2, из которых развивается одна, нижняя. Плод – яблочко с 1–5 косточками, несущими каменистый эндокарпий, яблочко на вершине с 5 засохшими чашелистиками, желтое, темно-красное или черное, довольно мясистое.

Боярышники представляют большой интерес для промышленного и любительского садоводства. Они декоративны, рекомендуются в групповые или одиночные посадки. Также представляют интерес как лекарственное растение. Медонос.

Целью наших исследований являлось выявление перспективных видов боярышников при их интродукции в Центральной Якутии. Изучение фенологических фаз развития и роста проводили в соответствии с Программой и методикой сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур, 1999г. Метеорологические данные приводим по показаниям местного управления гидрометеослужбы УМТГМИМОС, американского метеорологического центра «Wunderground company», российской компании «Фобос».

Приспособленные виды боярышника характеризуются сближенными сроками прохождения фенологических фаз и устойчивым ранним окончанием роста побегов (Назарова, 1986).

Нами проведено сравнение дат (сроков) фенологических фаз видов Боярышника за десятилетний период (1995–2005 гг.). Этот период характеризовался изменением метеорологических условий в сторону потепления общего климата Центральной Якутии. Лето 1995 г. было особенно засушливым. За вегетационный период выпало всего 67,5мм осадков, по сравнению в 2005 г. – 199 мм осадков. В июне 1995 г. среднемесячная температура составила 24,4°C, в 2005 – 17°C. Несмотря на более низкие положительные температуры лета в 2005 г. сумма эффективных температур составила в 1995 – 1880°C, в 2005 – 2084°C. Вегетационный период 2005 г. характеризовался быстрым накоплением положительных температур.

Сравнение фенологических данных за 1995 и 2005 гг. показало, существенную разницу в прохождении фенологических фаз (табл.). У всех видов боярышника начало вегетации в 2005 г. отмечалось раньше на 10 дней по сравнению с 1995 г.

**Фенологические фазы развития видов боярышника в зависимости от их географического происхождения в ЯБС (1995–2005 гг.)**

| Вид                           | Место репродукции  | Начало вегетации |       | Появление 1-го листа |       | Цветение |       |       |       | Созревание |       | Окон. рост побегов |       | Нач. осенней окрас. |       | Листопад |       |
|-------------------------------|--------------------|------------------|-------|----------------------|-------|----------|-------|-------|-------|------------|-------|--------------------|-------|---------------------|-------|----------|-------|
|                               |                    | 1995             | 2005  | 1995                 | 2005  | 1995     | 2005  | 1995  | 2005  | 1995       | 2005  | 1995               | 2005  | 1995                | 2005  | 1995     | 2005  |
| <i>Crataegus maximowiczii</i> | ЯБС                | 19.05            | 6.05  | 29.05                | 25.05 | 15.06    | 14.06 | 21.06 | 17.06 | 15.08      | 20.08 | 20.06              | 18.07 | 20.08               | 1.09  | 15.10    | 10.10 |
|                               | Барнаул            | 22.05            | 11.05 | 29.05                | 2.06  | ---      | 14.06 | ---   | 18.06 | ---        | 20.08 | 25.06              | 18.07 | 25.07               | 1.09  | 5.10     | 1.10  |
|                               | Хабаровск          | 22.05            | 11.05 | 31.05                | 2.06  | 17.06    | 14.06 | 22.06 | 17.06 | 10.09      | 8.09  | 25.06              | 18.07 | 15.08               | 1.09  | 1.10     | 5.10  |
| <i>Crataegus calpodendron</i> | Барнаул            | 23.05            | 11.05 | 3.06                 | 3.06  | 15.06    | 11.06 | 20.06 | 14.06 | 20.07      | 5.09  | 1.07               | 5.08  | 10.08               | 13.09 | 15.09    | 4.10  |
| <i>Crataegus sanguinea</i>    | Белая Церковь      | 22.05            | 6.05  | 29.05                | 30.05 | 15.06    | 13.06 | 22.06 | 20.06 | 15.08      | 21.08 | 20.06              | 19.07 | 20.08               | 29.08 | 1.10     | 1.10  |
|                               | Болгария           | 19.05            | 11.05 | 29.05                | 30.05 | 16.06    | 13.06 | 25.06 | 18.06 | 10.08      | 20.08 | 25.06              | 18.07 | 15.08               | 21.08 | 5.10     | 16.09 |
|                               | Ташкент            | 19.05            | 6.05  | 3.06                 | 2.06  | 17.06    | 13.06 | 25.06 | 18.06 | 15.08      | 20.08 | 25.06              | 20.07 | 10.07               | 9.09  | 10.10    | 28.09 |
|                               | Волгоград          | 19.05            | 6.05  | 29.05                | 2.06  | 15.06    | 11.06 | 18.06 | 13.06 | 15.08      | 30.08 | 21.06              | 27.07 | 27.07               | 4.09  | 25.10    | 19.09 |
|                               | Куйбышев           | 22.05            | 6.05  | 30.05                | 31.05 | 17.06    | 13.06 | 19.06 | 20.06 | 20.07      | 20.08 | 25.06              | 18.07 | 25.08               | 1.09  | 1.10     | 10.10 |
| <i>Crataegus rotundifolia</i> | Архангельск        | 22.05            | 11.05 | 3.06                 | 3.06  | ---      | 14.06 | ---   | 21.06 | ---        | 20.09 | 20.06              | 23.08 | 20.08               | 1.09  | 5.10     | 4.10  |
| <i>Crataegus Korolkowii</i>   | Польша             | 22.05            | 15.05 | 2.06                 | 7.06  | 20.06    | ---   | 22.06 | ---   | ---        | ---   | 20.06              | 23.08 | 25.08               | 19.09 | 1.10     | 10.10 |
| <i>Crataegus altaica</i>      | Минск              | 22.05            | 16.05 | 28.05                | 5.06  | 17.06    | 14.06 | 20.06 | 16.06 | 18.07      | 9.09  | 20.06              | 20.08 | 20.08               | 1.10  | 5.10     | 10.10 |
| <i>Crataegus pinnatifida</i>  | Хабаровск          | 24.05            | 15.05 | 3.06                 | 3.06  | ---      | ---   | ---   | ---   | ---        | ---   | 20.06              | 23.08 | 15.08               | 25.09 | 5.10     | 16.10 |
| <i>Crataegus dahurica</i>     | Москва             | 22.05            | 12.05 | 4.06                 | 3.06  | 17.06    | 12.06 | 19.06 | 15.06 | 18.07      | 20.08 | 20.06              | 18.08 | 25.08               | 9.09  | 25.09    | 1.10  |
|                               | Кобяйский улус     | 16.05            | 6.05  | 25.05                | 31.05 | 10.06    | 9.06  | 13.06 | 14.06 | 15.08      | 25.08 | 18.06              | 15.07 | 15.08               | 1.09  | 16.09    | 20.09 |
| <i>Crataegus almatensis</i>   | Амур               | 23.05            | 17.05 | 31.05                | 7.06  | ---      | 15.06 | ---   | 18.06 | ---        | 21.08 | 20.06              | 27.08 | 25.08               | 4.09  | 5.10     | 25.09 |
| <i>Crataegus chlorosarca</i>  | Московская область | 19.05            | 14.05 | 10.06                | 25.05 | 14.06    | 8.06  | 17.06 | 11.06 | 16.08      | 10.09 | 8.07               | 23.09 | 2.09                | 4.09  | 16.09    | 25.09 |

*C. maximowiczii* (репродукция ЯБС) начало вегетации отмечено 19 мая в 1995 г., а в 2005 г. – 6 мая. Следующая фаза, появление 1-го листа, также проходила раньше в 2005 г. – 25 мая. Фаза цветения в 1995 г. – 21 июня, в 2005 г. – 17 июня. Несмотря на раннее прохождение начальных фаз созревание плодов в 1995 г. началось раньше, 15 августа, а в 2005 г. – 20 августа. Окончание роста побегов отмечено в 1995 г. в третьей декаде июня (20). Невысокие положительные температуры (17–18°C) летом 2005 года, продолжительная

осень и обилие влаги вызвали затяжной рост побегов. Конец роста побегов отмечали в 2005 – 18 июля. Осеннюю окраску этот вид приобрел в 1995 г. раньше, чем в 2005 г., более чем на 20 дней. Независимо от продолжительности роста побегов листопад начался поздно, во второй декаде октября.

*C. calpodendron* (семена получены из Барнаула) начал вегетацию в 1995 г. – 23 мая, в 2005 г. – 11 мая. Появление 1-го листа проходило в одни и те же сроки, 3 июня. Цветение отмечали в 1995 г. – 15 июня, в 2005 г. – 11 июня. Плоды созревали в 1995 г. раньше, чем в 2005 г., соответственно: 20 июля и 5 сентября. Рост побегов закончился в 1995 г. в конце июня-начале июля (1 июля), в 2005 г. – 5 августа. Осенняя окраска и листопад в 1995 г. проходили в более ранние сроки по сравнению с 2005 г. почти на 20 дней.

Видообразцы, полученные из мест с более теплым климатом, *C. sanguinea* (Ташкент, Волгоград, Куйбышев, Болгария), *C. korolkowii* (Польша), *C. altaica* (Минск) начинали вегетацию раньше, чем видообразцы полученные из семян более северных пунктов интродукции, *C. rotundifolia* (Архангельск), *C. pinnatifida* (Хабаровск), *C. almaatensis* (Амур), *C. chlorosarca* (Московская обл.), *C. dahurica* (Москва), независимо от теплообеспеченности периода. Начало вегетации в 2005 г. приходилось на 6–11 мая, в 1995 г. с 19 мая по 22 мая. Первый лист появился в 1995 г. и 2005 г. практически в одни сроки. Цветение у южных видообразцов происходило во второй-третьей декадах июня, а у более северных сместилось почти на неделю раньше. Созревание плодов *C. rotundifolia*, *C. pinnatifida*, *C. almaatensis*, *C. chlorosarca*, *C. dahurica* также наблюдали на 15–20 дней раньше, в третьей декаде августа. Продолжительность роста побегов увеличилась у всех видов боярышника. Окончание роста сместилось на конец июля у видообразцов боярышника из мест с более теплым климатом, и конец августа у северных видообразцов.

Таким образом, в связи с повышением температурного режима вегетационных периодов последних 10 лет наблюдалось смещение дат прохождения фенологических фаз на более ранние сроки. Благодаря этому интродуценты попадают в более благоприятные условия для развития, успевают своевременно завершить ростовые процессы, дают полноценные семена. Появляется возможность разнообразить ассортимент изучаемых растений.

#### Литература

- Дендрология Узбекистана / Отв. ред. чл.-корр. АН УзССР Ф.Н. Русанов. Ташкент. 1965. Т. 1. 436 с.  
 Назарова Е.И. Опыт интродукции боярышников в ЯБС // Ботаника, физиология и биохимия растений: Тезисы XI Всесоюзного симпозиума. Якутск, 1986. С. 227–235.  
 Петрова А.Е., Романова А.Ю., Назарова Е.И. Интродукция древесных растений в Центральной Якутии. Якутск, 2000. 269 с.  
 Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. Орел, 1999. С. 608.  
 Разнообразие растительного мира Якутии / В.И. Захарова (и др.); отв. редактор Н.С. Данилова. Новосибирск. 2005. 328 с.

## ВЛИЯНИЕ БИОСТИМУЛЯТОРА ИЗ САПРОПЕЛЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ИНТРОДУЦЕНТОВ В УСЛОВИЯХ МНОГОЛЕТНЕЙ МЕРЗЛОТЫ

Павлова П.А., Перк А.А., Егорова М.С.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

При интродукции редких видов растений для лучшей приживаемости в культуре и получения качественных экземпляров, а также в целях семенного и вегетативного размножения все большее применение находят различные стимуляторы роста и развития. Особый интерес вызывает использование стимуляторов в регионах с экстремальными погодными условиями и наличием многолетней мерзлоты (криолитозоны), к которым относится Республика Саха (Якутия). Необходимым критериям эффективности, экологичности и низкой себестоимости во многом отвечают гуминовые препараты. Основное количество таких препаратов получают из бурого угля и торфа. Вместе с тем, альтернативным источником гуминовых веществ могут служить сапропели – органические осадки озер. Огромные запасы сапропелей делают целесообразным привлечение этих ресурсов для получения стимуляторов (Мярикянов и др., 1991). Разные формы сапропелевых препаратов (СП) из отложений озер Якутии были испытаны нами ранее на зерновых и овощных культурах (Перк, 2003). Целью настоящей работы являлось изучение действия натриевого СП на рост и развитие уязвимых видов приростной флоры при интродукции их в условиях криолитозоны.

В качестве объектов исследования нами были выбраны одни из наиболее редких и красивоцветущих многолетников Якутии: лилия пенсильванская – *Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl. (*Liliaceae*) и красоднев малый – *Hemerocallis minor* Miller (*Hemerocallidaceae*). Их природные популяции испытывают сильный антропогенный пресс, что привело к резкому сокращению численности этих видов, вплоть до угрозы исчезновения. Оба вида очень перспективны для интродукции: являются прекрасными декоративными растениями,

могут с успехом применяться в озеленении (Данилова, 1993, Кадастр..., 2001). Как редким и охраняемым растениям Якутии им присвоен статус: *L. pensylvanicum* – II категория (численность популяции сокращается), *H. minor* (*H. lilio-asphodelus* L.) – III г категория (редкий вид) (Красная книга..., 2000). В регионе произрастают самые северные популяции данных растений, что увеличивает их уникальность (Определитель..., 1974; Флора Сибири, 1987).

Оба вида растений размножаются семенами и вегетативно (лилия – луковицами-зубками, красоднев – корневищами), но при интродукции растений, а также при отборе форм из естественных мест обитания предпосылки должны отдаваться семенному изъятию и размножению, оно также важно для реинтродукции растений в нарушенную природную среду. Поэтому мы особое внимание уделили выяснению влияния СП на показатели семенного размножения данных растений.

Полевые опыты проводили в 2001–2003 гг. на территории ботанического сада ИБПК СО РАН на участке питомника, расположенного на 2-й надпойменной террасе р. Лены. Почвы мерзлотные, лугово-черноземные, супесчаные, характеризуются слабой засоленностью. Выделенный нами препарат из сапропеля оз. Большая Чабыда, (окрестности г. Якутска) представляет собой биостимулятор с преобладанием в натриевых гуматов алифатического ряда. Вегетирующие растения два раза за сезон обрабатывали (первый раз в фазу бутонизации, второй – через 20 дней) 0,005% раствором препарата из расчета 4 л/м<sup>2</sup>. Контроль поливали водой. Растения наблюдали по фенологии, в фазу цветения были проведены обмеры на 15 экземплярах каждого варианта. После зимнего хранения семена с контрольных и опытных растений урожая 2001 г. проращивали на водопроводной воде в чашках Петри в темноте при t = 26°C. Определяли всхожесть семян и морфологические показатели развития проростков (по 50 шт. на вариант) в течение 27 суток. В таблицах приведены средние значения и ошибки средних.

Вегетация в 2001 и 2002 гг. проходила в крайне засушливых условиях в виду длительного действия высоких дневных температур (>30°C) при очень малых количествах выпавших осадков (68 и 89 мм за май–сентябрь соответственно). В 2003 г., напротив, при достаточно высоких температурах количество осадков за вегетацию составило 243 мм, что является одним из максимальных показателей за всю историю наблюдений. Поэтому, целесообразно дать сравнительные результаты действия препарата в 2001 (засушливом) и 2003 (влажном) годах.

Обработка растений *L. pensylvanicum* биостимулятором во все годы наблюдений мало влияла на прохождение отдельных фаз развития, лишь на 2–3 дня увеличивая продолжительность цветения. Средняя высота опытных растений была больше контроля на 10,4–17,7% (табл. 1). Вместе с тем, длина листьев уменьшилась, особенно в засушливые годы. Препарат слабо влиял на количестве цветков у лилии, но несколько увеличил их диаметр. В избыточно влажный 2003 г., по сравнению с 2001 г., количество цветков на всех вариантах было значительно меньше в виду задержки прохождения генеративных фаз, а семена были утрачены из-за дождей. На обработанных участках 2001 г. получены семена лучшего качества, масса 1000 семян почти на треть превосходила контроль.

Таблица 1

**Морфометрические характеристики контрольных и обработанных СП растений *L. pensylvanicum***

| Показатели                       | 2001 г.  |          | 2003 г.  |          |
|----------------------------------|----------|----------|----------|----------|
|                                  | Контроль | СП       | Контроль | СП       |
| Высота растений, см              | 35,0±1,6 | 41,2±2,5 | 30,8±0,8 | 34,0±2,0 |
| Длина листа, см                  | 9,9±0,2  | 6,8±0,2  | 8,8±0,3  | 8,7±0,4  |
| Ширина листа, см                 | 0,6±0,1  | 0,6±0,1  | 0,9±0,1  | 0,8±0,1  |
| Количество цветков на побег, шт. | 2,0±0,2  | 2,1±0,2  | 0,3±0,1  | 0,4±0,1  |
| Диаметр цветка, см               | 8,8±0,5  | 9,6±0,3  | 8,0±0,1  | 8,1±0,3  |
| Масса 1000 семян, г              | 0,66     | 0,90     | –        | –        |

Рост и развитие *H. minor* в условиях Центральной Якутии начинается примерно в одни сроки с *L. pensylvanicum* (вторая половина мая). Действие препарата отмечено сразу после обработки растений. Цветение опытного варианта начиналось во все годы на 8–9 дней раньше контрольного. Такая же разница наблюдалась в наступлении массового цветения. Между тем, растения обоих вариантов заканчивали фазу цветения почти одновременно. В связи с этим, продолжительность цветения растений опытного варианта была больше, чем на контроле на 6–8 дней. У красоднева после обработки СП высота растений в 2001 г. уменьшилась на 9,8%, а в 2003 г. – увеличилась на 5,6% (табл. 2). Сапропелевый препарат здесь, как и у лилии, уменьшил длину листьев на 9,1–21,4%, особенно в засушливые годы, при незначительном увеличении их ширины. Он также несколько увеличил диаметр цветков. Полное созревание семян у опытных растений наступило на 2–6 дней раньше контрольных. Во влажный 2003 г. растения дали значительно более наполненные семена, чем в 2001 и 2002 гг.

Таблица 2

Морфометрические характеристики контрольных и обработанных СП растений *H. minor*

| Показатели                      | 2001 г.  |          | 2003 г.  |          |
|---------------------------------|----------|----------|----------|----------|
|                                 | Контроль | СП       | Контроль | СП       |
| Высота растений, см             | 72,5±3,0 | 65,4±2,6 | 72,6±0,6 | 76,7±1,1 |
| Длина листа, см                 | 37,8±2,9 | 29,7±2,5 | 54,0±2,7 | 49,1±1,6 |
| Ширина листа, см                | 1,2±0,1  | 1,4±0,1  | 1,4±0,1  | 1,5±0,1  |
| Количество цветов на побег, шт. | 2,5±0,2  | 2,2±0,2  | 7,9±0,4  | 8,3±0,4  |
| Диаметр цветка, см              | 6,3±0,3  | 6,4±0,3  | 8,1±0,3  | 8,6±0,4  |
| Масса 1000 семян, г             | 6,3      | 8,1      | 18,6     | 20,9     |

Поэтому мы особое внимание уделили выяснению влияния сапропелевого препарата на формирование полновесных семян у данных растений в особо засушливом 2001 г. (табл. 3 и 4).

Как видно из таблицы 3, семена, полученные из обработанных препаратом растений, более активно прорастали. Так, на 12 сутки энергия прорастания их почти в 3,2 (лилия) и 0,3 (красоднев) раза превышала контрольные. Причем у *L. pensylvanicum* более резкое нарастание всхожести наблюдалось в первые дни прорастания, а у *H. minor* – в последние. На 27 сутки оба варианта сравнялись по всхожести, но существенно отличались по длине формирующихся наземных и подземных органов проростков (табл. 4).

У лилии длина первого листа (колеоптиле) в опыте превосходила контрольный вариант на 102,9%, длина корней – на 52,8%. У красоднева эти же показатели соответственно превышали контрольные на 69,0% и 71,7%. Здесь у опытных растений чаще наблюдалось прорастание семян несколькими (2–4) колеоптилями.

Таблица 3

Динамика прорастания семян (%) контрольных и обработанных СП растений

| Прорастание, сут.       | 8  | 9  | 10 | 11 | 12 | 14 | 17 | 27  |
|-------------------------|----|----|----|----|----|----|----|-----|
| Варианты                |    |    |    |    |    |    |    |     |
| <i>L. pensylvanicum</i> |    |    |    |    |    |    |    |     |
| Контроль                | 4  | 10 | 10 | 22 | 20 | 26 | 30 | 80  |
| СП                      | 28 | 30 | 40 | 56 | 64 | 70 | 72 | 100 |
| <i>H. minor</i>         |    |    |    |    |    |    |    |     |
| Контроль                | 16 | 20 | 34 | 40 | 48 | 64 | 66 | 96  |
| СП                      | 10 | 20 | 36 | 36 | 62 | 80 | 90 | 100 |

Таблица 4

Морфометрические показатели проростков из семян контрольных и обработанных СП растений на 27 сутки

| Варианты                    | <i>L. pensylvanicum</i> |          | <i>H. minor</i> |          |
|-----------------------------|-------------------------|----------|-----------------|----------|
| Показатели                  | Контроль                | СП       | Контроль        | СП       |
| Количество колеоптилей, шт. | 0,8±0,1                 | 0,9±0,1  | 1,3±0,1         | 1,8±0,1  |
| Длина колеоптилей, см: 1-го | 6,8±1,8                 | 13,8±2,5 | 21,0±2,6        | 32,3±2,6 |
| 2-го                        | –                       | –        | 2,8±1,4         | 7,7±1,7  |
| 3-го                        | –                       | –        | –               | 0,4±0,4  |
| Сумма длин колеоптилей, см  | 6,8±1,8                 | 13,8±2,5 | 23,9±3,7        | 40,4±3,7 |
| Количество корней, шт.      | 0,4±0,1                 | 0,5±0,1  | 2,2±0,2         | 2,4±0,1  |
| Длина корней, см: 1-го      | 7,2±2,4                 | 11,0±3,2 | 22,6±4,4        | 42,4±4,6 |
| 2-го                        | –                       | –        | 14,2±3,8        | 23,7±3,4 |
| 3-го                        | –                       | –        | 5,0±1,7         | 6,7±1,8  |
| Сумма длин корней, см       | 7,2±2,4                 | 11,0±3,2 | 42,4±9,5        | 72,8±8,8 |

Таким образом, обработка редких видов интродуцентов – *Lilium pensylvanicum* и *Heimerocallis minor*, полученным нами сапропелевым препаратом в условиях криолитозоны Якутии, позволила выявить особенности его действия, связанные с видовой спецификой растений и погодными факторами. Наряду с улучшением отдельных габитусных характеристик растений, применение стимулятора повлияло на качество семян, существенно повысило их энергию прорастания и всхожесть. На основании опытов СП может быть рекомендован в концентрации 0,005% для обработки растений лилии пенсильванской и красоднева малого с целью получения полновесных семян для дальнейшей реинтродукции в природную среду. Местные источники сырья, в том числе сапропелевые месторождения должны более активно привлекаться для получения экологически чистых стимуляторов роста и развития растений.

## Литература

- Данилова П.С. Интродукция травянистых растений флоры Якутии. Якутск, 1993. 164 с.
- Кадастр интродуцентов Якутии: Растения природной флоры Якутии / Н.С. Данилова, С.З. Борисова, А.Ю. Романова и др. М., 2001. 167 с.
- Красная книга Республики Саха (Якутия). Якутск, 2000. Т. 1. 256 с.
- Мярикянов М.И., Степанов Г.Н., Егорова М.С. Сапропели озер Большая Чабыда, Краденое и пути их использования в сельском хозяйстве. Якутск, 1991. 88 с.
- Определитель высших растений Якутии / Отв. ред. А.И. Толмачев. Новосибирск, 1974. 543 с.
- Перк А.А. Разработка сапропелей Якутии как компонент рационального природопользования // Вестник Томского гос. ун-та. 2003. № 3 (V). С. 44–46.
- Флора Сибири. *Araceae – Orchidaceae* / Под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск, 1987. Т. 4. 247 с.

## ИТОГИ ИНТРОДУКЦИОННЫХ РАБОТ НА ПИТОМНИКЕ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ БИН РАН

Паутова И.А.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

За последние десятилетия деятельность Ботанических садов, направленная на сохранение генетических ресурсов заметно активизировалась. Этому способствовали принятая в 1992 году Мировая конвенция по сохранению биоразнообразия растений и выработанная на её основе Глобальная стратегия сохранения растений. В стратегии Ботанических садов России, разработанной в 2002 году, рекомендовано уделять основное внимание проблеме сохранения *ex situ* и *in situ*, используя как интродукцию и так и реинтродукцию и другие методы. Интродукция призвана решать задачу по сохранению и обогащению отечественной флоры за счёт флористического богатства других стран и регионов (Коровин и др., 2001). Решающая роль в этом отведена Ботаническим садам.

На Интродукционном питомнике полезных растений Ботанического сада БИН РАН работы по введению в культуру дикорастущих растений, обладающих лекарственными, пищевыми, кормовыми и другими полезными свойствами проводятся на протяжении почти 300 лет. Первые упоминания о выращиваемых в Аптекарском огороде лекарственных растениях (около 300 видов, из них только 18 – представители отечественной флоры), можно найти в каталоге семян, изданном в 1736 году. За столь продолжительный период интродукционных работ прошли первичные испытания более 3350 видов растений отечественной и иноземной флоры. Наибольшим количеством родов и видов были представлены следующие семейства: *Asteraceae* – 55 родов, 157 видов, *Lamiaceae* – 40 р., 161 вид, *Apiaceae* – 37 р., 119 в.

В настоящее время на питомнике выращиваются представители 750 видов (985 образцов) из 286 родов, принадлежащих к 80 семействам. При этом 91,1% видового разнообразия приходится на долю травянистых многолетников, 5,4% – на одно и двулетние растения, а 3,5% составляют древесные растения, кустарники, полукустарнички и древовидные лианы. В коллекции преобладают представители семейств *Asteraceae* – 40 рода/72 вида, *Lamiaceae* – 28/53, *Apiaceae* – 19/28, *Fabaceae* – 18/34, *Ranunculaceae* – 17/81, *Brassicaceae* – 16/21, *Rosaceae* – 12/35.

По длительности выращивания в эксперименте все интродуцированные многолетние растения можно разделить на пять групп: I – менее 5 лет (9% от общего числа видов – *Panax ginseng* C.A. Mey., *Rhaponticum serratuloides* (Georgi) Bobr. и др.), II – от 5– до 10 лет (13% – *Melissa officinalis* L., *Salvia officinalis* L. и др.), III – от 10 до 25 лет (26% – *Rhodiola linearifolia* Boriss., *Grossheimia macrocephala* (Muss.-Puschk. ex Willd.) Sosn. et Takht. и др.), IV – от 25 до 50 лет (22% – *Primula macracalyx* Bunge, *Dioscorea nipponica* Makino, V – свыше 50 лет (30% – *Scopolia carniolica* Jacq., *Levisticum officinale* Koch., *Convallaria keiskei* Miq., *Paeonia anomala* L. и др.). Анализ полученных данных показал, что многие травянистые многолетники и кустарники могут успешно выращиваться в течение 60 лет и старше сохраняя способность образовывать жизнеспособные семена (*Cotinus coggygria* Scop. – 68, *Polygonum weyrichii* Fr. Schmidt (*Aconopogon weyrichii* Hara) – 66, *Asarum europaeum* L. – 65 и др.).

Основным источником получения материала и пополнения коллекции служат сборы семян в природных популяциях и живые растения, привезенные из экспедиций, семена собственной репродукции и полученные путём выписки из природных сборов других учреждений ботанического профиля. При создании родовых комплексов образцы видового разнообразия собираются из максимально доступных мест произрастания данного вида.

Одним из факторов, характеризующим успешность интродукционных испытаний является биологическая устойчивость вида. По шкале интродукционной устойчивости, предложенной и разработанной Н.В. Трулевич (1991), все испытанные виды можно разделить на четыре группы: 1. Высокоустойчивые (51%) – все растения проходят полный цикл развития: цветут, плодоносят и завязывают полноценные семена. Сохраняют свою жизненную форму и стабильность процессов развития, по своим размерам близки к природным и иногда превосходят их. Многие из них могут возобновляться самосевом (*Aralia racemosa* L., *Cacalia hastata* L., *Inula helenium* L., *Rhodiola rosea* L., *Valeriana officinalis* L., *Veratrum lobelianum* L. и др.).

2. Устойчивые (28,2%) – близки к первой группе. Проходят практически весь ежегодный цикл развития. Плодоносить могут не ежегодно, формируют выполненные семена. Имеются календарные подвижки по ритмам развития. Перезимовывают хорошо. Может отмечаться обмерзание годичных побегов, реже многолетних у кустарниковых и древесных форм. Самосев отсутствует. (*Allium victorialis* Vved., *Menispermum dauricum* L., *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., *Rhodiola imemelica* Boriss. и др.).

Большинство видов первых двух групп хорошо размножаются вегетативно.

3. Слабоустойчивые (12,9%) – цветут и плодоносят не ежегодно, образуя часто шуплые и неполноценные семена. Имеются существенные подвижки по календарным срокам развития побегов. Самостоятельно не возобновляются. Могут выпадать после перезимовки. По длительности существования в эксперименте они относятся к 1 и 2 группам. (*Eremurus altaicus* (Pall.) Stev., *Phytolacca americana* L., *Rhodiola heterodontha* (Hook. fil. et Thoms.) Boriss., *Stachys sieboldii* Jacq. и др.).

4. Неустойчивые (7, 1%). Растения часто выпадают на ранних этапах онтогенеза, не доходя до генеративного периода или сразу после цветения. Отмечается нарушение ритмических процессов. По своим размерам эта группа растений сильно уступает природным особям (*Belamcanda sinensis* (L.) DC., *Panax ginseng* C.A. Mey., *Centaurium erythraea* Rafin и др.).

Анализ интродукционной устойчивости видов флор Кавказа, Дальнего Востока (ДВ) и Северной Америки (СА) позволил установить, что почти 80% видов с Кавказа, и 84 и 85% видов с ДВ и СА обладают высокой адаптационной способностью и широкой пластичностью. Большие сложности встречаются при попытках выращивать виды, имеющие высокий уровень экологической специализации (кальцефилы и др.).

Некоторые виды настолько хорошо приспособились к новым условиям существования, что стали размножаться самостоятельно, становясь сорняками на питомнике. Иногда очень трудно удержать этот процесс под контролем. К этой группе относятся виды, имеющие широкий ареал и встречающиеся в природе в разнообразных экологических нишах. Одни виды прекрасно распространяются с помощью семян (*Galega orientalis* Lam., *Origanum vulgare* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Sanguisorba officinalis* L. и др.), другие – вегетативно (*Asclepias syriaca* L., *Hierochloë odorata* (L.) Beauv., *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., Mey. et Scherb., *Trachomitum sarmatiense* Woodson и др.), реже когда используются оба способа (*Polygonum weyrichii*, *Sambucus ebulus* L.).

В настоящее время на Интродукционном питомнике выращивается 31 вид редких и исчезающих растений, внесённых в Красную книгу РСФСР (1981), из них 19 видов включено в Красную Книгу СССР (1984). Большинство растений выращивается более 15 лет (*Allium altaicum* Pall. – 17, *Paeonia tenuifolia* L. – 17, *Papaver bracteatum* Lindl. – 29, *Sanguisorba magnifica* I. Schischk. et Kom. – 40, *Paeonia lactiflora* Pall. – 72 и др.). Многие успешно интродуцированные на питомнике виды входят в состав Красных книг различных областей и регионов.

Совет Ботанических садов в рамках выполнения основных задач Глобальной Стратегии сохранения растительного мира рекомендовал больше внимания уделять работам по интродукции и введению в культуру редких и исчезающих растений местной флоры, тем самым создавая дополнительные фонды и резервы для проведения репатриационных работ. В течение последних 5 лет такие работы осуществляются при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов». При проведении интродукционных испытаний на питомнике, особое внимание уделено было группе редких растений Северо-Запада России обладающих лекарственными и хорошими декоративными качествами. Именно эта группа растений страдает, прежде всего, от сильной антропогенной нагрузки (нерегулируемый сбор населением, вытаптывание и т.д.). Она насчитывает 28 видов, принадлежащих к 18 семействам (*Allium angulosum* L., *Dracocephalum ruyschiana* L., *Gladiolus imbricatus* L., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. и др.). Ведутся постоянные наблюдения за биологическими особенностями развития высаженных растений и их фенологией, отрабатываются методы размножения и агротехники. Первичная оценка устойчивости позволила отнести большинство из них (65%) к устойчивым и высокоустойчивым видам.

#### Литература

- Балабас Г.М., Буйко Р.А., Граценков А.Е., Сацыперова И.Ф., Сандина И.Б., Сеницкий В.С., Соколова В.С. Интродукция лекарственных, ароматических и технических растений. М.-Л., 1965. 425 с.
- Коровин С.Е., Кузьмин З.Е., Трулевич Н.В., Швецов А.Н. Переселение растений. Методические подходы к проведению работ. М., 2001. 75 с.
- Красная книга РСФСР (растения) М., 1998. 591 с.
- Красная книга СССР (редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений). Т. 2. М., 1984. 480 с.
- Паутова И.А. Краткие итоги интродукции видов Дальнего Востока в Санкт-Петербурге // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Т. 2. 1998. С. 316
- Паутова И.А. Растения Азиатского региона на Северо-Западе России (на примере коллекции полезных растений БИН РАН) // Проблемы сохранения растительного покрова Внутренней Азии. Т. 2. Улан-Удэ, 2004. С. 100–101.

Паутова И.А. Североамериканские растения в коллекции полезных растений Ботанического сада БИН РАН в Санкт-Петербурге // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб, 1999. С. 232–233.

Паутова И.А. Итоги интродукции Кавказских растений на Северо-Западе России (на примере коллекции полезных растений) // Сохранение биоразнообразия растений в природе и при интродукции. Сухум, 2006. С. 446–448.

Трулевич Н.В. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений М. 1991. 215 с.

## АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОГО МНОГООБРАЗИЯ *RHODIOLA ROSEA* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

Полетаева И.И.

Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

В пределах европейского северо-востока проходит граница ареала родиолы розовой (*Rhodiola rosea* L.) вида, внесенного в «Красную книгу СССР» (1984), «Красную книгу Республики Коми» (1998) и отнесенного к категории редких, с сокращающейся численностью видов. *Rhodiola rosea* является чрезвычайно полиморфным видом, отдельные географические расы которого выделены в самостоятельные виды (Борисова, 1939 и др.). Однако и в современном объеме вид остается пластичным и полиморфным. Большое разнообразие морфологических признаков служит показателем разнообразия генофонда вида (Коряк, 1977). Родиола розовая является перспективным источником адаптогенных, стимулирующих и антиоксидантных веществ, она введена в культуру в различных регионах. Большое значение при этом уделяется подбору посадочного материала.

Изучение внутривидовой изменчивости является необходимым этапом, составляющим ботанико-географические основы селекции растений (Вавилов, 1960). Наиболее пластичные, жизнеспособные и продуктивные популяции являются и наиболее гетерогенными, т.е. отличаются высокими показателями изменчивости (Шварц, 1980). Для раскрытия генетического потенциала данного вида и для отбора наиболее перспективных образцов необходимо оценить уровень внутривидовой изменчивости признаков и его изменение под воздействием новых условий. Одним из показателей при оценке неоднородности популяций служит коэффициент вариации (Cv) (Мамаев, 1974). Целью исследования являлось определение динамики популяционной изменчивости при интродукции в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми, оценка адаптивных возможностей интродукционной популяции родиолы розовой методом анализа популяционной изменчивости морфологических признаков.

Исходный материал *Rhodiola rosea* был отобран в экспедиционных выездах в растительных сообществах, формирующихся на скалах, в гольцовом поясе, на альпийских и субальпийских луговинах горно-тундрового пояса, в притеррасной и прирусловой зонах речных долин и на островах в горах Северного и Приполярного Урала.

В период с 1992 г. на стационаре Института биологии Коми НЦ УрО РАН, расположенном в 10 км к югу от г. Сыктывкара в среднетаежной подзоне Республики Коми, проведено сравнительное изучение популяционной изменчивости 28 образцов *R. rosea*. Отобраны образцы, имеющие высокие значения коэффициентов изменчивости большинства признаков, что свидетельствует о высоком уровне их генетической гетерогенности. В 2006–2007 гг. проводили изучение изменчивости растений второго поколения (F<sub>2</sub>).

Культивируемые растения отличались по ряду признаков. Мы анализировали высоту побегов, количества генеративных и вегетативных побегов, количество листьев на побеге, размеры листа срединной формы (табл.).

Количество побегов у растений составляло 3–80 шт., этот признак отличался высокой индивидуальной вариабельностью. В некоторых случаях коэффициент вариации превышал 100 (обр. 43), а в среднем для популяции он составлял 30%. У растений, привезенных из Норвегии, количество побегов было в 2–4 раза меньше, чем у растений уральского происхождения.

Длина генеративных побегов значительно меняется в зависимости от экотопа произрастания и широтного положения ценопопуляций. Эти различия сохраняются при культивировании растений. Минимальные значения характерны для образцов растений из альпийского и прируслового экотопов (№ 15, 16 и 40, 43). У образцов из субальпийского и притеррасного экотопов отмечены максимальные значения длины генеративных побегов (№ 19, 33, 44). Самыми низкорослыми оказались растения из Норвегии. Признак высоты побегов был более стабильным, чем количество побегов, коэффициент вариации составил 20–40%.

По числу генеративных побегов от общего числа побегов норвежские растения превышали уральские в 1,5 раза. Доля генеративных побегов у уральских особей составляла 5–56%, у норвежских – 60%.

В составе образца растений второго поколения (F<sub>2</sub>) отмечено 55% плодоносящих и 45% мужских особей. Мужские особи отличались от женских и обоеполых меньшей высотой генеративных побегов, большим побегообразованием и степенью генеративности (52 и 45% соответственно).

Морфологическая изменчивость растений родиолы розовой различного географического происхождения

| № образца      | Высота, см       | Количество побегов, шт./особь |                   | Количество листьев на побеге, шт. |                  | Размеры листа, см |                  | Индекс листа    |
|----------------|------------------|-------------------------------|-------------------|-----------------------------------|------------------|-------------------|------------------|-----------------|
|                |                  | генеративных                  | вегетативных      | чешуевидных                       | зеленых          | длина             | ширина           |                 |
| 15             | 18,0±2,8<br>38,3 | 9,3±4,2<br>77,5               | 20,3±7,0<br>83,9  | 8,5±1,5<br>24,9                   | 42,5±4,5<br>15,0 | 3,4±0,3<br>19,4   | 1,5±0,1<br>29,2  | 2,3±0,2<br>16,7 |
| 16             | 18,0±4,0<br>31,4 | 1,0±0,5                       | 19,0±2,0<br>114,5 | —                                 | —                | 3,1±0,5<br>22,8   | 1,2±0,1<br>11,8  | 2,6±0,2<br>10,9 |
| 18             | 17,0±1,3<br>21,1 | 8,4±2,0<br>52,3               | 14,5±2,8<br>54,2  | 7,5±0,9<br>25,5                   | 39,3±4,5         | 3,0±1,0<br>12,1   | 1,2±0,1<br>21,6  | 2,4±0,1<br>13,1 |
| 19             | 20,9±1,5<br>18,4 | 24,9±2,8<br>29,4              | 19,3±4,9<br>67,6  | 12,0±0,4<br>9,1                   | 38,8±4,0<br>25,5 | 3,3±0,1<br>9,9    | 1,3±0,2<br>32,1  | 2,6±0,3<br>27,5 |
| 33             | 23,4±2,6<br>28,8 | 6,4±2,1<br>73,8               | 20,3±2,6<br>33,4  | 9,7±1,2<br>21,5                   | 54,0±2,6<br>21,5 | 3,3±0,2<br>14,0   | 1,2±0,04<br>9,6  | 2,8±,2<br>14,5  |
| 40             | 17,1±0,8<br>19,4 | 24,3±5,3<br>92,2              | 21,6±4,5<br>85,1  | 9,8±0,7<br>19,6                   | 49,0±5,0<br>28,6 | 2,7±0,1<br>17,1   | 0,9±0,01<br>29,7 | 3,0±0,1<br>14,9 |
| 43             | 15,2±1,5<br>35,3 | 9,6±3,8<br>124,1              | 13,2±2,1<br>56,5  | 9,2±0,4<br>9,1                    | 51,8±3,8<br>17,8 | 3,2±0,2<br>17,4   | 1,1±0,07<br>22,4 | 3,1±0,2<br>18,2 |
| 44             | 31,0±1,6<br>15,9 | 5,5±1,4<br>72,1               | 30,4±4,9<br>48,7  | 12,4±0,3<br>8,1                   | 65,6±1,8<br>8,2  | 2,9±0,1<br>14,4   | 1,1±0,05<br>15,1 | 2,8±0,1<br>15,1 |
| Нор            | 13,9±1,4<br>34,1 | 5,5±0,6<br>71,6               | 3,8±0,6<br>52,1   | 5,3±0,5<br>30,5                   | 41,2±4,0<br>33,6 | 2,6±0,1<br>19,4   | 1,1±0,07<br>22,2 | 2,4±0,1<br>18,1 |
| F <sub>2</sub> | 23,9±0,6<br>27,8 | 31,5±2,5<br>87,6              | 32,8±3,1<br>102,8 | 10,6±0,3<br>25,6                  | 50,8±1,3<br>22,7 | 3,0±0,1<br>21,1   | 1,1±0,02<br>23,4 | 2,8±0,1<br>20,0 |

Примечание: В верхней строке приведены среднее значение и его ошибка, в нижней строке – коэффициент вариации (%).

Полиморфизм проявляется в габитусе растений: кустистости, высоте побегов, форме листьев, количестве цветков, мощности корневой системы. Форма куста отдельной особи определяется положением в пространстве генеративных побегов. Мы отмечали для *Rhodiola rosea* прямостоячую, полуразвалистую, развалистую и стелющуюся формы куста (Фролов, Полетаева, 1998). Соотношение растений с различной формой куста специфично для каждого образца. В образцах из прируслового и альпийского экотопа (№ 15, 16, 40, 43) преобладают особи с развалистой и стелющейся формой куста, в образцах притеррасного и субальпийского (№ 18, 19, 33) – с прямостоячей и полуразвалистой. У растений второго поколения отмечено примерно одинаковое соотношение разных форм куста, причем у женских особей больше прямостоячих (64%), у мужских – полуразвалистых и развалистых (80%).

У культивируемых растений отмечено разнообразие образцов по окраске листьев. Выявлены растения с сизовато-зеленой, сизой, зеленой и светло-зеленой окраской. Соотношение особей специфично для каждого образца. У особей из прируслового и альпийского экотопа преобладает сизая окраска, у особей притеррасного и субальпийского – сизовато-зеленая и светло-зеленая. У растений второго поколения отмечены все варианты окраски. У всех норвежских растений листья сизые. Изменчивость окраски листьев, вероятно, связана с толщиной кутикулы. Листья растений арктического происхождения имели более толстую листовую пластинку. Утолщение листа происходило за счет увеличения толщины слоев верхнего и нижнего эпидермиса, увеличения размеров и, объема клеток мезофилла. Арктические растения имели более крупные клетки палисадной и губчатой ткани по сравнению с клетками растений уральского происхождения (Головкин и др., 2007). Различия в структуре листа растений разного происхождения сохраняются в первом поколении, и, вероятно, отражают приспособления растений к условиям в природных местообитаниях.

Сравнение всех обследованных образцов по размерам и форме листа срединной формации выявило их неоднородность. В составе образцов отмечены особи с мелкими, средними и крупными листьями. Линейные размеры листа у норвежских растений ниже по сравнению с уральскими. Самый устойчивый признак – индекс листа (соотношение длины и ширины). У всех образцов данный признак варьировал от 2,3 до 3,1. В составе образцов отмечена широкая индивидуальная изменчивость этого показателя. Это растения с округлыми, яйцевидными, удлинено-яйцевидными и продолговатыми листьями. Исключение составляет норвежский образец, имеющий низкий коэффициент варьирования изученного признака.

У растений, выращенных в условиях питомника выявлены две волны интенсивного роста, две генерации побегов. У первой генерации отрастание наблюдали после схода снега, у второй – после цветения и плодоношения побегов первой генерации. За вегетационный период уральские растения формировали две генерации побегов, растения из Норвегии – только одну.

Сравнение размаха внутривидовой изменчивости морфологических признаков в образцах родиолы розовой различного происхождения и в репродукциях показало, что амплитуда изменчивости изученных признаков в репродукциях, отражающая степень их генетической гетерогенности, изменялась с порядком репродукции. Выявлено некоторое возрастание степени гетерогенности во второй репродукции по большинству признаков.



Таким образом, фенотипическая внутривидовая изменчивость, свойственная природной популяции родиолы розовой, сохранилась и при интродукции в течение двух поколений. Это свидетельствует о перспективности изучаемого материала и использовании его в народном хозяйстве.

Литература

- Борисова А.Г. Конспект флоры семейства толстянковые – Crassulaceae DC. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 9. С.8–134.
- Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции (Учение об исходном материале в селекции). Л., 1960. Т. 2. С. 21–70.
- Головки Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С., Бабак Т.В. Толстянковые в холодном климате (биология, экология, физиология). СПб., 2007. 205 с.
- Коряк А.Д. Разнообразие морфологических признаков *Rhodiola rosea* как показатель генофонда вида // Тез. докл. Седьмого Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Новосибирск, 1977. С. 220–221.
- Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М., 1984. Т. 2. 480 с.
- Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. М., 1998. 528 с.
- Мамаев С.А. О закономерностях внутривидовой изменчивости древесных растений // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород /Тр. Ин-та экологии растений и животных Уральского НЦ АН СССР. Свердловск, 1974. Вып. 90. С. 3–12.
- Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Родиола розовая на Европейском северо-востоке. Екатеринбург, 1998. 192 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980. 253 с.

# ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫЙ ВИДОВОЙ И ФОРМОВОЙ СОСТАВ ИНТРОДУЦЕНТОВ ОТДЕЛА *MAGNOLIOPHYTA* В ОЗЕЛЕНЕНИИ Г. ВОРОНЕЖА

Попова О.С., Григорьевская А.Я.

Воронеж, Воронежский государственный университет

Древесные растения являются важнейшими и наиболее стабильными компонентами флоры города. Их изучение важно в научных, практических, санитарно-гигиенических целях, включающих мониторинг, оптимизацию окружающей среды, сохранение биоразнообразия и многие другие вопросы. Урбанизированные территории нуждаются в комфортной среде для жизни человека, которую можно создать при знании биолого-эстетических качеств интродуцентов отдела *Magnoliophyta*.

В данной статье приводятся сведения о видовом, сортовом и формовом составе древесно-кустарниковых интродуцентов указанного отдела в зеленых насаждениях общего пользования городского округа г. Воронеж. При обследовании данной территории с 2004 по 2007 гг. выявлено 284 древесно-кустарниковых вида, которые относятся к отделам *Pinophyta* и *Magnoliophyta*, 35 семействам и 110 родам. В отделе *Pinophyta* насчитывается 45 видов и 70 форм. Из них только *Pinus sylvestris* L. является аборигеном, а 44 вида – интродуценты из группы эргазиолипофитов (Хлызова, Бавыкина, 2007; Бавыкина 2007; Григорьевская, Попова, 2007).

Отдел *Magnoliophyta* включает в себя 239 видов, которые относятся к 98 родам и 29 семействам. Из них 116 видов – кустарники (48,5%), 103 – деревья (43,1%), 5 видов – лианы (2,1%), 9 – полукустарнички (3,8%), 6 – кустарнички (2,5%). Аборигенная группа насчитывает 40 видов (16,9%) от численного состава. А интродуценты – 199 видов (74,1%).

В городских насаждениях, из аборигенных видов наиболее часто встречаются: *Tilia cordata* Mill., *Betula pendula* Roth, *Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L., *Populus nigra* L., *Acer campestre* L., *A. platanoides* L., *Ulmus carpinifolia* Rupr. ex Suckow, *Caragana frutex* (L.) C. Koch, *Swida sanguinea* (L.) Opiz, *Rhamnus cathartica* L. и др. (Лепешкина, Попова, 2007). Они являются обязательными компонентами лесопарковой зоны и городских рек-реационно-культурных ландшафтов. Отмеченная высокая репродуктивная способность и устойчивость к условиям городской среды делают эти виды весьма перспективными для озеленения города. Однако низкие декоративные и эстетические качества ограничивают их использование как солитеров так и для партерных элементов культурного ландшафта.

Среди интродуцентов эргазиофитов группа эргазиофитофитов (дичающие интродуценты), насчитывающая 45 видов. На окраине Ботанического сада ВГУ и Центрального парка им. М. Горького широко расселились *Viburnum lantana* L., *Lonicera caprifolium* L., *Spiraea salicifolia* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Quercus rubra* L., *Aesculus hippocastanum* L., *Amelanchier canadensis* (L.) Medik., *Sambucus racemosa* L., *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. и др. (Григорьевская, Лепешкина, 2005). Эти виды можно отнести к эргаиофитам, т.к. они уже давно заняли свою нишу в естественных биоценозах. По нарушенным местам расселяются энекофиты *Hippophae rhamnoides* L., *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., *Rosa rugosa* Thunb., и ряд других. Они относятся к группе энекофитов.

В подтопляемых биотопах с близким залеганием грунтовых вод часто встречаются: *Ulmus grabra* Huds., *Salix trianda* L., *S. fragilis* L. f. *bullata*, *Populus tremula* L.

Вдоль транспортных путей, на свалках встречаются виды, давно натурализовавшиеся и входящие в группу синантропных растений, такие как: *Acer negundo* L., *Ulmus grabra* Huds. Иногда в таких экотопах имеются единичные находки таких экзотов из группы *эфемеро-энекофитов* как – *Citrus sinensis* (L.) Osbeck, *Phoenix dactylifera* L.

*Эргазиолипофиты* представлены 145 видами. Это древесно-кустарниковые растения, которые прочно закрепились в местах интродукции, растут без ухода и не расселяются. По степени натурализации они относятся к *колонофитам*. Достаточно длительное время удерживаются в естественных сообществах (*колоно-агрофиты*): *Gleditsia triacanthos* L., *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold & Zucc.) Planch., *Carpinus betulus* L., на вторичных местообитаниях – *колоно-энекофиты*: *Prunus divaricata* Ledeb., *Elaeagnus angustifolia* L. и др. (Лепешкина, Попова, 2007).

За последнее десятилетие особенно широко в зеленом строительстве используются 11 видов отдела *Magnoliophyta*: *Symphoricarpos* Duhamel; *Rhododendron catawbiense* Michx; *Rh. caucasicum* Pall.; *Rh. danricum* L.; *Calluna vulgaris* (L.) Hull; *Erica carnea* L.; *E. tetralix* L.; *Chamaecytisus pupureus* (Scop.) Link; *Potentilla fruticosa* L.; *Spiraea japonica* L. fl; *S. nipponica* Maxim.

В озеленении Воронежа появились новые сорта и формы деревьев и кустарников всего 208 сортов и 95 форм. 95% этих растений было селекционировано в странах западной Европы.

Интродуценты, высаженные 3–5 лет назад отлично принимаются и дают хороший семенной материал, например *Weigela praecox* (Lemoine) Bailey; *Philadelphus coronarius* L. и другие (Григорьевская, Попова, 2007). Однако их акклиматизация в условиях климата умеренных широт еще достаточно не изучена, и поэтому нельзя судить об их успешной интродукции в г. Воронеж.

Активность ландшафтных фирм и многообразие выбора на рынке растительного материала обуславливается увеличением численности новых сортов и форм растений на улицах города и в частных приусадебных владениях. Это обозначает появление нового этапа в зеленом городском строительстве и потому важно выявить состав видов, сортов и форм интродуцентов.

Приведем список интродуцентов декоративных сортов и форм г. Воронежа (таблица), которые отмечены в сводках К.С. Корачана (2003), Т.Ю. Коновалова, Н.А. Шевырева (2005).

Новые декоративные сорта и формы видов отдела *Magnoliophyta* г. Воронеж

| № п/п | семейство             | № п/п вида | Кол-во сортов/ форм | Вид / сорт/ форма                                                                                                                                                                                                                    |
|-------|-----------------------|------------|---------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1     | <i>Aceraceae</i>      | 1          | 0/1                 | <i>Acer campestre</i> L. / – / f. <i>purpurea</i>                                                                                                                                                                                    |
|       |                       | 2          | 0/1                 | <i>A. platanoides</i> L. / – / f. <i>purpurea</i>                                                                                                                                                                                    |
| 2     | <i>Anacardiaceae</i>  | 3          | 0/2                 | <i>Cotinus coggygia</i> Scop. / – / f. <i>purpurea</i> (Dupuy Jamin) Rehd                                                                                                                                                            |
| 3     | <i>Araliaceae</i>     | 4          | 5/1                 | <i>Cornus alba</i> L. / Sibirica Variegata; Elegantissima; Argentiomarginata; Spaethii / f. <i>argenteo-marginata</i> (Rehd) Schelle                                                                                                 |
|       |                       | 5          | 3/0                 | <i>C. mas</i> L. / Aurea; Elegantissima; Variegata / –                                                                                                                                                                               |
|       |                       | 6          | 2/3                 | <i>C. sanguinea</i> L. / Variegata; Viridissima / f. <i>variegata</i> (Dipp) Pojark; f. <i>viridissima</i> (Dieck) Schelle; f. <i>atro-sanguinea</i> (Gibbs) Rahd                                                                    |
| 4     | <i>Berberidaceae</i>  | 7          | 1/3                 | <i>Berberis vulgaris</i> L. / Autropurpurea / f. <i>atropurpurea</i> Regel; f. <i>albo-variegata</i> ; f. <i>microcarpa</i>                                                                                                          |
|       |                       | 8          | 11/3                | <i>B. thunbergii</i> DC. / Autropurpurea; Aurea; Kobolt; Minor; Bonanza Gold; Autropurpurea Nana; Bagatel; Erecta; Carpet Golden Ring; Red Chief / f. <i>pluriflora</i> Kochne; f. <i>mimor</i> Rehd; f. <i>atropurpurea</i> Cenault |
|       |                       | 9          | 3/1                 | <i>Mahonia aquifolium</i> Nutt. / Apollo; Atropurpurea; Moseri                                                                                                                                                                       |
| 5     | <i>Betulaceae</i>     | 10         | 3/3                 | <i>Corylus avellana</i> L. / Contorta; Aurea; Fuscorubra / f. <i>albo-variegata</i> Schneid; f. <i>aurea</i> Petz. et Kirchn; f. <i>atropurpurea</i> Petz. Kirchn                                                                    |
| 6     | <i>Caprifoliaceae</i> | 11         | 3/4                 | <i>Lonicera tatarica</i> L. / Alba; Elegance; Zabelli / f. <i>alba</i> Loisel; f. <i>grandiflora</i> Rehd; f. <i>nana</i> Alphand; f. <i>lutea</i> Loud                                                                              |
|       |                       | 12         | 0/3                 | <i>L. xylosteum</i> L. / – / f. <i>mollis</i> Reg; f. <i>glabrescens</i> Zab; f. <i>lutea</i> Loisel                                                                                                                                 |
| 6     | <i>Caprifoliaceae</i> | 13         | 2/0                 | <i>Symphoricarpos Doorenbos</i> Hybrids / Magic Berry; White Hedge / –                                                                                                                                                               |
|       |                       | 14         | 1/0                 | <i>Weigela praecox</i> (Lemoine) Bailey / Variegata / –                                                                                                                                                                              |
|       |                       | 15         | 3/2                 | <i>W. florida</i> (Sieb. et Zucc) A. DC. / Variegata; Purpurea; Versicolor / f. <i>alba</i> (Moore) Rehd; f. <i>variegata</i> (Bean) Bailey                                                                                          |
| 7     | <i>Ericaceae</i>      | 16         | 5/0                 | <i>Rhododendron catawbiense</i> Michx / Blue Peter; Grandiflorum; Roseum Elegans; Lee's Dark Purple; Pink Pearl / –                                                                                                                  |
|       |                       | 17         | 0/2                 | <i>R. caucasicum</i> Pall / – / f. <i>rosea-alba</i> Briot; f. <i>flavidum</i> Regel                                                                                                                                                 |
|       |                       | 18         | 1/0                 | <i>R. dauricum</i> L. / Midwinter / –                                                                                                                                                                                                |
|       |                       | 19         | 9/0                 | <i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull. / Alba Praecox; Hammoundii; Whale Lawn; Annemarie; Allegro; Carmen; Amilto; Aurea; Heidezwerg / –                                                                                                 |
|       |                       | 20         | 6/0                 | <i>Erica carnea</i> L. / Atrorubra; Challenger; Myretoun Ruby; Golden Starlet; Snow Queen; Winter Beauty / –                                                                                                                         |
|       |                       | 21         | 3/0                 | <i>E. tetralix</i> L. / Alba; Con Underwood; Pink Star / –                                                                                                                                                                           |

# ИНТРОДУКЦИЯ

| № п/п | семейство            | № п/п вида | Кол-во сортов/ форм | Вид / сорт/ форма                                                                                                                                                                                                                        |
|-------|----------------------|------------|---------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 8     | <i>Fabaceae</i>      | 22         | 0/2                 | <i>Caragana arborescens</i> Lam. / – / <i>f. pendula</i> Carr; <i>f. nana</i> yaeg                                                                                                                                                       |
|       |                      | 23         | 2/0                 | <i>Chamaecytisus pupureus</i> (Scop.) / Albus; Atropurpureus / –                                                                                                                                                                         |
|       |                      | 24         | 2/0                 | <i>Genista tinctoria</i> L. / Plena; Royal Gold / –                                                                                                                                                                                      |
| 9     | <i>Hydrangeaceae</i> | 25         | 2/2                 | <i>Hydrangea arborescens</i> L. / Annabelle; Grandiflora / <i>f. cordata</i> Torr. et Gray; <i>f. grandiflora</i> Rehd                                                                                                                   |
|       |                      | 26         | 2/3                 | <i>H. paniculata</i> Siebold. / Grandiflora; Pink Diamond / <i>f. floribunda</i> Regel; <i>f. grandiflora</i> Sieb; <i>f. praecox</i> Rehd                                                                                               |
|       |                      | 27         | 2/0                 | <i>Philadelphus coronarius</i> L. / Aureus; Variegatus / –                                                                                                                                                                               |
|       |                      | 28         | 3/3                 | <i>Deutzia scabra</i> Thunb. / Candidissima; Plena; Marmorata / <i>f. plena</i> (Maxim) Rehd; <i>f. candidissima</i> (Froebel) Rehd; <i>f. rosea plena hort</i>                                                                          |
| 10    | <i>Oleaceae</i>      | 29         | 3/3                 | <i>Forsythia intermedia</i> Zabel. / Lynwood; Spring Glory; Densiflora / <i>f. densiflora</i> Kochne; <i>f. spectabilis</i> (Kochne) Spaeth; <i>f. primulina</i> Rehd                                                                    |
|       |                      | 30         | 2/0                 | <i>F. ovata Nakai</i> / Weekend; Goldzauberg / –                                                                                                                                                                                         |
|       |                      | 31         | 3/0                 | <i>Ligustrum vulgare</i> L. / Aureum; Aureovariegatum; Glaucum / <i>f. pyramudale</i> Spaeth; <i>f. glauca</i> Mouillef; <i>f. aurea</i> Jaeg                                                                                            |
|       |                      | 32         | 15/10               | <i>Syringa vulgaris</i> L. / более 15 сортов / более 10 форм                                                                                                                                                                             |
| 11    | <i>Ranunculaceae</i> | 33         | 45/4                | <i>Paeonia arborea</i> Donn. / более 45 сортов / <i>f. rosea</i> (Andr) Bailay; <i>f. roseo-superba</i> Bailey; <i>f. rubro-plena</i> Bailay; <i>f. papaveracea</i> (Andr) Bailay; <i>f. Banksii</i> (Andr) Bailay                       |
| 12    | <i>Rosaceae</i>      | 34         | 2/0                 | <i>Amelanchier lamarkii</i> F.G. Schroed. / Ballerina; Rubescens / <i>f. grandifolia</i> (Lindl)                                                                                                                                         |
|       |                      | 35         | 1/0                 | <i>A. ovalis</i> Medik. / Helvetia / –                                                                                                                                                                                                   |
|       |                      | 36         | 2/2                 | <i>Amygdalus nana</i> L. / Alba; Gessleriana / <i>f. albiflora schneid</i> ; <i>f. gessleriana</i> Shneid                                                                                                                                |
|       |                      | 37         | 0/2                 | <i>Cerasus fruticosa</i> Pall. / – / <i>f. pendula</i> (Dipp) J Sok; <i>f. variegata hort</i>                                                                                                                                            |
|       |                      | 38         | 0/1                 | <i>Aronia melanocarpa</i> (Michx.) Elliot / – / <i>f. subpubescens</i> (Lindl)                                                                                                                                                           |
|       |                      | 39         | 3/0                 | <i>Cotoneaster horizontalis</i> Dcne. / Saxatilis; Variegatus; Robusta / –                                                                                                                                                               |
|       |                      | 40         | 2/0                 | <i>C. dammeri</i> C.K. Schneid. / Major; Eichholz / –                                                                                                                                                                                    |
|       |                      | 41         | 0/5                 | <i>Chaenomeles japonica</i> (Thunb.) Lindl / – / <i>f. alba lodd</i> ; <i>f. grandiflora rehd</i> ; <i>f. alba-rosea</i> Spaeth; <i>f. rubragrandiflora hort</i> ; <i>f. pendula</i>                                                     |
|       |                      | 42         | 2/6                 | <i>Crataegus monogyna</i> Jacq. / Stricta; Rosea / <i>f. stricta</i> (loud) Rehd; <i>f. pendula</i> (loud) Dipp; <i>f. rosa hort</i> ; <i>f. albo-plene</i> Schneid; <i>f. rubro-plena</i> Schneid; <i>f. semperflorens</i> (Andre) Dipp |
|       |                      | 43         | 4/2                 | <i>C. oxyacantha</i> C.A. Mey. / Rubra; Crismos Cloud; Alba Plena; Pauls Scarlet / <i>f. quercifolia</i> Loud; <i>f. aurea</i> West                                                                                                      |
|       |                      | 44         | 4/3                 | <i>Physocarpus opulifolius</i> (L.) Maxim. / Luteus; Nanus; Dart's Gold; Diabolo / <i>f. lutea</i> Zabel; <i>f. aureo-marginata hort</i> ; <i>f. nana</i> Zabel                                                                          |
| 12    | <i>Rosaceae</i>      | 45         | 10/0                | <i>Potentilla fruticosa</i> Pursh / Snowbird; Red Ace; Tangerine; Princess; Primrose Beauty; Ruth; Moonlight; Tlizabeth; Goldfinger; Farreri / –                                                                                         |
|       |                      | 46         | 2/0                 | <i>Rosa canina</i> L. / Kiese; Alba / –                                                                                                                                                                                                  |
|       |                      | 47         | 1/0                 | <i>R. majalis</i> Herrm. / Plena / –                                                                                                                                                                                                     |
|       |                      | 48         | 4/0                 | <i>R. spinosissima</i> L. / Doudle White; Grandiflora; William III; Maigold / -                                                                                                                                                          |
|       |                      | 49         | 2/2                 | <i>R. rugosa</i> Thunb. / Alba; Pink Grotendorst / <i>f. albo-plena</i> Rehd; <i>f. rosea</i> Rehd; <i>f. rubro-plena</i> Reg.                                                                                                           |
|       |                      | 50         | 1/0                 | <i>Spiraea hypericifolia</i> L. / – / <i>f. acutaser</i>                                                                                                                                                                                 |
|       |                      | 51         | 9/0                 | <i>S. japonica</i> L. / Albiflora; Crispa; Goldflame; Antony Waterer; Shirobana; Nana; Firelight; Alphina / -                                                                                                                            |
|       |                      | 52         | 2/0                 | <i>S. nipponica</i> Maxim / Snowmound; Halward's Silver / –                                                                                                                                                                              |
| 13    | <i>Sambucaceae</i>   | 53         | 0/2                 | <i>Sambucus canadensis</i> L. / – / <i>f. acutiloba</i> Ellwanger et Barry; <i>f. aurea</i> Gowell                                                                                                                                       |
|       |                      | 54         | 0/5                 | <i>S. nigra</i> L. / – / <i>f. pyramidalis</i> Jaeg; <i>f. nana</i> Schwerin; <i>f. aurea</i> Sweet; <i>f. alba</i> West; <i>f. viridis</i> West                                                                                         |
|       |                      | 55         | 0/4                 | <i>S. racemosa</i> L. / – / <i>f. plumosa</i> Carr; <i>f. plumosa -aurea</i> Schwer; <i>f. purpurea</i> Sweet; <i>f. flavescens</i> Scher                                                                                                |
| 14    | <i>Thymelaeaceae</i> | 56         | 4/3                 | <i>Daphna mezereum</i> L. / Alba; Bowles White; Variegata; Rubra Select / <i>f. alba</i> West; <i>f. grandiflora</i> Dipp; <i>f. plena</i> Schneid                                                                                       |
| 15    | <i>Viburnaceae</i>   | 57         | 4/0                 | <i>Viburnum lantana</i> L. / Aureum; Mohican; Rugosa; Variegatum / <i>f. variegata</i> Bull; <i>f. rugosa</i> Lange                                                                                                                      |
|       |                      | 58         | 8/2                 | <i>V. opulus</i> L. / Aureum; Harvest Gold; Park Harvest; Comcacturn; Variegatum; Roseum; Красная гроздь; Snow boll / <i>f. nana</i> Jacq; <i>f. rosea</i> L.; <i>f. variegata</i> West                                                  |

## Литература

Адвентивная флора Воронежской области: исторический, биогеографический, экологический аспекты: Монография / А.Я. Григорьевская, Е.А. Стародубцева, Н.Ю. Хлызова, В.А. Агафонов. Воронеж, 2004. 320 с.

Бавыкина Е.М. Предварительные итоги инвентаризации представителей отдела *Gymnospermae* (Pinophyta) на территории города Воронежа // Антропогенное влияние на флору и растительность: Матер. II науч.-практич. региональной конф. Липецк, 2007. С. 141–146.

Григорьевская А.Я., Попова О.С. Интродукция и акклиматизация древесно-кустарниковых пород в г. Воронеже // Антропогенное влияние на флору и растительность: Матер. II науч.-практич. региональной конф. Липецк, 2007. С. 160–165.

Григорьевская А.Я., Лепешкина Л.А. Адвентивные растения урбанизированной территории на примере г. Воронежа // Флора и растительность Центрального Черноземья. Матер. научн. конф. Курск, 2005. С. 12–15.

Корочан К.С. Основные виды древесных растений дендрофлоры Москвы и Московской области и их применение в зеленом строительстве. Т. 2. Кустарники, лианы, почвопокровные растения. М., 2003. 80 с.

Коновалова Т.Ю., Шевырева Н.А. Лучшие древесные кустарники. М., 2005. 144 с.

Лепешкина Л.А., Попова О.С. Антропотолерантность древесно-кустарниковой флоры в современных урбоэкосистемах // Экология в современном мире: взгляд научной молодежи. Матер. Всерос. конф. молодых ученых. Улан-Удэ, 2007. С. 58–59.

Хлызова Н.Ю., Бавыкина Е.М. Основные этапы интродукции и динамика изменения видового и формового состава представителей отдела *Gymnospermae* (*Pinophyta*) на территории города Воронежа // Антропогенное влияние на флору и растительность. Матер. II науч.-практич. региональной конф. Липецк, 2007. С. 141–146.

## ИНТРОДУКЦИЯ ЛЮПИНА ЖЕЛТОГО (*LUPINUS LUTEUS* L.) И ЛЮПИНА УЗКОЛИСТНОГО (*LUPINUS ANGUSTIFOLIUS* L.) В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ

Потапов А.А.

Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

В сельскохозяйственном производстве России используют три вида однолетних люпинов: желтый, белый и узколистый, это практически обособленные культуры со своими биологическими особенностями и ареалом возделывания. Люпин желтый (*Lupinus luteus* L.) и л. узколистый (*L. angustifolius* L.) новые для среднетаежной зоны Республики Коми зернобобовые кормовые культуры.

Производственные посевы люпина в Республике Коми отсутствуют. Для получения обогащенной белком зеленой массы однолетние злаковые травы в Республике Коми высевают в смеси с такими зернобобовыми культурами, как горох и вика. В настоящее время ощущается недостаток семенного материала гороха для посевных площадей хозяйств республики. Учитывая, что люпин узколистый по содержанию белка в зеленой массе не уступает гороху и вике, а по содержанию белка в зерне приближается к самой высокобелковой культуре в мире – сое, можно предполагать, что люпин узколистый и люпин желтый могли бы стать весьма перспективными для региона новыми кормовыми культурами.

Улучшение кормовой базы для животноводства достигается путем введения в сельскохозяйственное производство перспективных культур и сортов, интродукции новых видов, а также повышение их урожайности и питательности. В настоящее время многолетние травы в республике занимают около 80% всего посевного клина. Продуктивность их сравнительно низкая. Причина в том, что основная часть многолетних трав представлена старо-возрастными, преимущественно злаковыми травостоями, требующими для формирования высоких урожаев значительное количество минеральных удобрений.

По ряду субъективных и объективных причин площади под зернобобовыми культурами за последние годы в России сократились. Для ликвидации дефицита протеина и незаменимых аминокислот в кормах, а также для поддержания плодородия почв и сокращения затрат на удобрения в республике должны быть увеличены посевы зернобобовых культур до 8–10% от посевных площадей. Большой интерес представляет силосование 2/3 зеленой массы узколистого люпина и 1/3 овса. Такое сочетание углеводистых и белковых растений дает возможность не только увеличить производство питательных веществ, но и решить проблему обогащения рационов белком и витаминами. По сбору кормового белка с единицы площади люпин не уступает самой высокобелковой кормовой культуре в мире сое (Такунов, 1996).

Из многообразия возделываемых видов рода люпин для условий Севера, в частности среднетаежной подзоны Республики Коми, где сдерживающими факторами выращивания люпина являются природно-климатические и почвенные условия, наиболее приспособлен люпин узколистый, выращиваемый на зеленую массу (Потапов, 2003, 2006). Оценка сортов люпина узколистого и люпина желтого, отзывчивых на инокуляцию при отсутствии микробной составляющей на данной территории является весьма актуальным.

В изучении были люпин желтый сорта Демидовский и Дружный 165 и люпин узколистый сорта Снежеть и Кристалл, полученный из ВНИИ люпина (г. Брянск). Выражаю большую благодарность ВНИИ люпина (г. Брянск) за предоставление оригинальных семян люпина и ВНИИСХ микробиологии (г. С.-Петербург) за предоставление селекционного штамма бактерий (ризоторфин). Полевые эксперименты проводили в условиях коллекционного питомника ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН на почве с благоприятными для развития бобово-ризобияльного симбиоза характеристиками: pH<sub>сол</sub> 5,6...6,3, содержание гумуса 2,8%, подвижного P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 19, обменного калия 20,0 мг/100 г почвы. Семена перед посевом обрабатывали ризоторфином штаммом 367-а. В качестве контроля использовали не инокулированные семена. В опытах площадь делянки 10 м<sup>2</sup>, повторность четырехкратная, норма высева всхожих семян 1,0 млн шт./га, глубина заделки 1,5–2,0 см, шириной междурядий 15 см. Статистическая обработка результатов по Б.А. Доспехову (Доспехов, 1985). Учитывали биологическую урожайность и симбиотическую деятельность посевов. Количество симбиотического азота определяли по методике Г.С. Посыпанова (Посыпанов, 1991).

В наших полевых опытах образование клубеньков на корнях без инокуляции не наблюдалось, что объясняется отсутствием в почве спонтанных клубеньковых бактерий (*Rizobium lupini*). Поэтому обязательным агроприемом является предпосевная обработка семян клубеньковыми бактериями.

В исследованиях подтвердилась высокая отзывчивость люпина желтого на инокуляцию. В варианте с использованием ризоторфина урожайность зеленой массы в фазе цветения составила 34,0 т/га, без ризоторфина, соответственно, 26,3 т/га. В полевых опытах люпин желтый сорта Дружный 165 и Демидовский достигли фазы полной спелости семян. Однако, сорт Демидовский сильно поражается (до 85%) антракнозом и не представляет интереса для производственных посевов. Урожайность семян сорта Дружный 165 составила в варианте без обработки ризоторфином 1,2 т/га, а с инокуляцией ризоторфином 2,4 т/га. Прибавка урожая семян люпина желтого происходила за счет увеличения числа бобов на одном растении, при мало изменяющемся числе семян в расчете на один боб и массе 1000 семян. Изучение вопроса внедрения в сельскохозяйственное производство люпина желтого сорт Дружный 165 следует продолжить.

Важным показателем при оценке возделывания бобовой культуры является урожайность надземной массы и количество фиксированного биологического азота. Проведенные во ВНИИ люпина всесторонняя комплексная оценка зеленой массы люпина узколистного показала, что наиболее высокая урожайность обеспечивается посевами уже в фазе цветения и сизых бобов, тогда как выход кормовых единиц достигается максимальных значений в фазе блестящего боба (Такунов, 1996). Выявлено положительное влияние последствия клубеньковых бактерий на урожайность зеленой массы люпина узколистного сортов Снежеть и Кристалл, обеспечивающих до 46,0 т/га зеленой массы в фазе цветения растений. В контрольном варианте, без обработки бактериями, урожайность этих сортов составила не более 25,0–28,0 т/га. К укосной спелости в фазе сизых бобов сорт Кристалл достигал урожайности 68,0–74,0 сорт Снежеть – 56,0–60,0, тогда как без клубеньковых бактерий, соответственно, – 44,0 и 38,0 т/га зеленой массы. Количество биологического азота, фиксированного люпинами сортов Кристалл и Снежеть в фазе сизых бобов достигло 149–154 кг/га и составило 55–57% от общего выноса азота.

В условиях избыточного увлажнения в осенний период у растений продлевается срок вегетации за счет дополнительного роста и цветения боковых побегов. Высокая урожайность зеленой массы люпина узколистного сортов Кристалл и Снежеть достигается за счет большего ветвления и числа бобов на растении. Сорт Кристалл является перспективным для внедрения в сельское хозяйство Республики Коми.

#### Литература

- Доспехов Б.А. Основы методики полевого опыта. М., 1985. 352 с.  
 Посыпанов Г.С. Методы изучения биологической фиксации азота воздуха. М., 1991. 300 с.  
 Потанов А.А. Изучение сортов люпина узколистного в условиях севера // Биотехнология: состояние и перспективы развития. Матер. II-го Московского междунар. Конгресса. Т. 1. М., 2003. С. 223–224.  
 Потанов А.А. Оценка коллекции сортов люпина узколистного на фоне инокуляции клубеньковыми бактериями // Тр. Коми научного центра УрО Российской АН, № 179. Создание и сохранение коллекции растений и выявление путей их адаптации к условиям Севера. Сыктывкар, 2006. С. 139–148.  
 Такунов И.П. Люпин в земледелии России. Брянск, 1996. 371 с.

## РОЛЬ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ В СОХРАНЕНИИ И МОБИЛИЗАЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Прохоров А.А.

Петрозаводск, Ботанический сад Петрозаводского государственного университета,  
 Информационно-аналитический центр Совета ботанических садов России

Интерес мирового сообщества к сохранению биологического разнообразия и рациональному использованию генетических ресурсов проявляется в формировании многоуровневой координирующей сети организаций. Эта сеть нуждается в документировании и инвентаризации всех биологических ресурсов.

Ботанические сады (БС) являются сетью институтов, связанных традиционными системами обмена информацией и имеющих единый объект работы, нуждающийся в стандартных формах документирования. По данным BGCI в мире функционирует более 2500 БС, в которых культивируется около 30% всех известных видов (Barthlott et al., 1999), представляющих 9228 (37%) родов сосудистых растений (Gullen et al., 2008). Это один из крупнейших банков генетических ресурсов, созданных человечеством. Работа по сохранению биоразнообразия *ex situ*, требует хорошей информированности БС и координации их деятельности для достижения максимальной эффективности. БС находятся в различных регионах и климатических условиях, что обеспечивает оптимальные условия для мобилизации генетических ресурсов. До настоящего времени отсутствовали

реальные возможности для сравнительного анализа значительного числа коллекций во взаимосвязи с условиями культивирования, с действующими экологическими факторами.

Эффективное сохранение и мобилизация генетических ресурсов растений ботаническими садами возможны лишь при создании системы информационной поддержки, состоящей из локальных систем регистрации коллекций, информационно-поисковых систем, систем номенклатурной и таксономической поддержки, баз таксономически информативных изображений, геоинформационных систем и других ресурсов информационного пространства ботанических садов.

Сопряженное развитие информационных технологий, имеющих общую ботаническую направленность, формирует единое информационное пространство БС (Прохоров, 2002, 2002а; Андреев и др., 2003) – информационную среду, доступ к которой обеспечивают компьютерно-телекоммуникационные технологии. И если, каждый отдельный компонент решает конкретную задачу, то информационное пространство БС в целом становится принципиально новым инструментом изучения биологического разнообразия (генетических ресурсов) растений.

Достаточно типично, когда создание новых сущностей определяется с одной стороны, внутренними силами – интересом отдельных личностей, с другой стороны внешними факторами – изменившимися свойствами окружающей среды. Таков же ход событий в области внедрения информационных технологий в жизнь БС. Персональные компьютеры и интернет кардинально изменили условия существования. Конкретный интерес отдельных специалистов к использованию компьютерных технологий для анализа коллекций, кураторов, заинтересованных в учете коллекций – привели к возникновению первых баз данных. Необходимость сопряжения информации привела к возникновению международных стандартов, таких как ITF, и к появлению реализованных на их основе систем регистрации коллекций, таких как «BG-BASE», «BG-recorder» и «Калипсо». Заинтересованность общества в доступе к информации обо всей совокупности коллекций создала предпосылки для возникновения информационно-поисковых систем (ИПС) таких как «Multisite», «SysTax» и «Ботанические коллекции России». Наконец, современная организация доступа к информации о коллекциях БС позволяет найти новые подходы к анализу процессов сохранения и мобилизации генетических ресурсов и координировать деятельность БС с целью увеличения ее эффективности по всему спектру функциональной активности БС. То, что было невозможно ранее, в эпоху разрозненной информации в каталогах БС, стало осуществимо сейчас (Прохоров, 2007).

В настоящее время информационно-аналитическая система («ИАС»). «Ботанические коллекции России» ([http:// garden.karelia.ru/look/ru/index.htm](http://garden.karelia.ru/look/ru/index.htm)) позволяет оценить таксономическое разнообразие коллекций страны (табл.). В коллекциях БС России представлено 3355 из 14600 родов сосудистых растений или 23%. Общее число родов дано за вычетом синонимов. Сравнение коллекций открытого грунта и оранжерей показывает, что практически половина видового разнообразия коллекционных фондов содержится в оранжереях. Если полнота коллекций закрытого грунта определяется преимущественно коллекциями оранжерей Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН и Ботанического сада БИН им В.Л. Комарова РАН, то в формировании коллекций открытого грунта участвуют многие ботанические сады. По крупнейшим коллекциям можно определить: приоритетное направление коллекционной политики – Ботанический сад ВИЛАР (Москва) культивирует максимальное количество представителей фармакологически значимых семейств; наличие специалистов по конкретной таксономической группе – семейство *Apiaceae* в открытом грунте широко представлено в Ботаническом саду МГУ; оптимальные климатические условия для создания специальных коллекций крупномерных жизненных форм семейств *Arecaceae*, *Euphorbiaceae*, *Myrtaceae* в Субтропическом ботаническом саду Кубани (Сочи).

Таксономическое разнообразие коллекций ботанических садов России

| Отдел                 | Классов | Порядков | Семейств | Родов | Видов | Подвидов | Сортов |
|-----------------------|---------|----------|----------|-------|-------|----------|--------|
| <i>PSILOTOPHYTA</i>   | 1       | 1        | 1        | 1     | 4     |          |        |
| <i>EQUISETOPHYTA</i>  | 1       | 1        | 1        | 1     | 9     |          |        |
| <i>LYCOPODIOPHYTA</i> | 2       | 3        | 3        | 5     | 35    |          | 11     |
| <i>POLYPODIOPHYTA</i> | 3       | 12       | 25       | 119   | 522   | 19       | 138    |
| <i>CYCADOPHYTA</i>    | 1       | 1        | 3        | 9     | 54    |          | 4      |
| <i>GINKGOPHYTA</i>    | 1       | 1        | 1        | 1     | 1     |          |        |
| <i>PINOPHYTA</i>      | 1       | 7        | 8        | 48    | 430   | 101      | 643    |
| <i>GNETOPHYTA</i>     | 3       | 3        | 3        | 3     | 18    | 1        |        |
| <i>MAGNOLIOPHYTA</i>  | 2       | 181      | 327      | 3168  | 19788 | 2054     | 20992  |
| Всего:                | 15      | 210      | 372      | 3355  | 20861 | 2175     | 21788  |

Ценность коллекции во многом определяется наличием в ней уникальных таксонов. Выявление таких таксонов, зачастую исключительно требовательных к экологическим условиям, позволит привлечь к ним внимание владельцев коллекций. Необходимо увеличивать число образцов данного таксона различного происхождения для формирования устойчивой коллекции. Кроме того, необходимо привлечь ботанические сады, находящиеся в аналогичных экологических условиях, к созданию дубликатов данных коллекций уникальных таксонов.

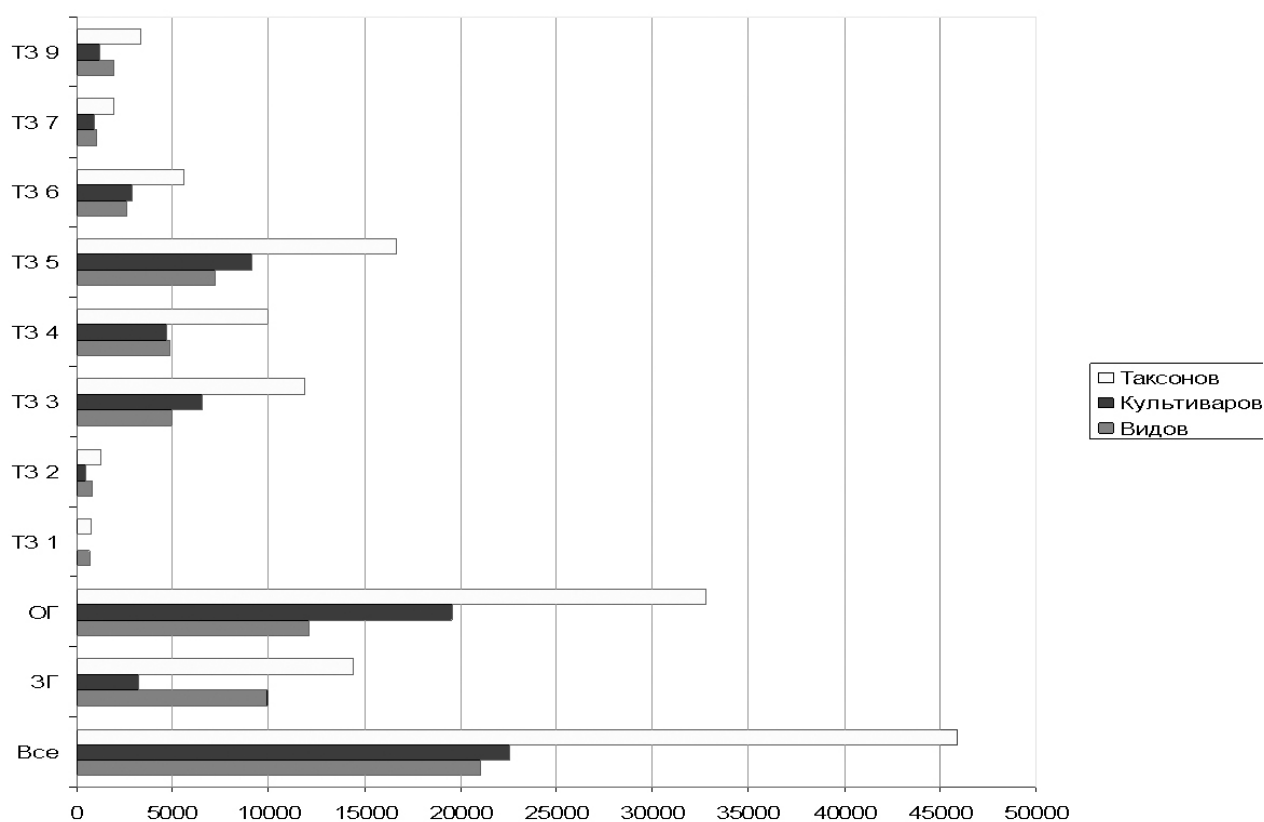
В качестве оптимального донора генетического материала для интродукции вполне могут рассматриваться наиболее богатые коллекции в пределах одной ТЗ. Обычно наиболее полная коллекция подразумевает наличие в БС квалифицированного специалиста по данной группе растений. После выявления максимальных коллекций, в оптимальных по экологическим характеристикам условиях можно принять решение о выборе донора.

Сопоставление данных о коллекциях БС со списками редких видов растений позволяет оценить работу по сохранению биологического разнообразия в БС. «ИАС» позволяет сопоставить список таксонов, за сохранность которых должна отвечать Российская Федерация с данными о коллекциях растений. В этот список входят растения, включенные в Красную книгу РСФСР, в базу данных IUCN и в списки CITES. Вероятно, важнейшей задачей является выявление тех из них, что отсутствуют в коллекциях на сегодняшний день.

Одной из важнейших возможностей «ИАС» является оценка полноты национальной коллекции на уровне видов путем сопоставления данных о коллекциях с базами данных по флоре различных регионов мира, прежде всего России, но отсутствие последней не позволяет решить данную задачу в настоящий момент.

ИАС позволяет изучить влияние климатических факторов на таксономическое разнообразие коллекций открытого грунта. Мы отдаем приоритет зонам температурной устойчивости растений (Rehder, 1949). Такой подход обоснован с точки зрения задачи по переводу таксона в культуру, т.к. в условиях открытого грунта в БС можно регулировать почти все климатические факторы, кроме минимальных температур. Кроме того, изменение климата достоверно выявлено по данному параметру. На сайте <http://www.arborday.org/media/zones.cfm> представлены изменения локализации температурных зон с 1990 по 2006 год, основанные на данных 5000 метеостанций США. Обнаружено достоверное снижение минимальных зимних температур и смещение границ температурных зон (ТЗ) к северу на несколько сотен километров. Аналогичный процесс должен иметь место и в России, но метеоданных для его регистрации недостаточно.

Снижение таксономического разнообразия в коллекциях БС юга России (рис.) может быть связано с незначительным числом БС (7 БС в ТЗ 6, 10 БС в ТЗ 7, 6 БС в ТЗ 9). Число БС в ТЗ 5 также невелико, но компенсируется наличием крупнейших коллекций страны – ГБС РАН и БС БИН РАН. Число представленных порядков сосудистых растений в коллекциях БС в открытом грунте должно возрастать в южных ТЗ. Однако, недостаточное количество БС, а также, возможно, специализация коллекций приводит к снижению объема кол-



Таксономическое разнообразие ботанических коллекций России (Все), в закрытом (ЗГ) и открытом грунте (ОГ), в открытом грунте по температурным зонам устойчивости (ТЗ №)

лекций в ТЗ 6–9. Предварительная оценка числа видов, которые можно культивировать в ТЗ 9 может быть сделана из предполагаемого роста фиторазнообразия (Barthlott et al., 1999) от 200–500 видов на 10000 км<sup>2</sup> (ТЗ 3–4) до 1500–2000 видов (ТЗ 8–9), т.е. в 4 раза. В этом случае в южных температурных зонах России крупные ботанические коллекции могут включать до 20000 видов сосудистых растений в открытом грунте, что в 8 раз больше, чем в настоящее время. Главной причиной данной проблемы является отсутствие крупных многоцелевых академических ботанических садов в районе Сочи, Астрахани и, как следствие, отсутствие значимой коллекции многолетних травянистых растений.

В дальнейшем планируется провести изучение влияния продолжительности безморозного периода, определяющей продолжительность вегетации растений; солнечного сияния, определяющей фотосинтетическую активность; среднемесячной температура воздуха в июле, определяющей интенсивность вегетации в летние месяцы; среднего числа дней с температурой выше 30°C, что лимитирует существование ряда северных видов и определяет северный предел существования.

Каждый БС отныне имеет возможность осуществить сравнительный анализ коллекционных фондов, оценить таксономическое разнообразие и уникальность своих коллекций и, соответственно, сформировать коллекционную политику сообразно задачам по повышению значимости коллекций для региона и России. С помощью информационно-аналитических систем можно, например, сравнить коллекции отдельного сада с БС в аналогичных климатических условиях и составить список потенциальных интродуцентов. Анализ накопленных данных по совокупной национальной коллекции генетических ресурсов сосудистых растений позволит выявить особенности и ценность отдельных коллекций. В результате Совет ботанических садов России получит возможность координировать коллекционную политику. Такая координация необходима как для сохранения растений находящихся под угрозой исчезновения, так и с целью оптимального обогащения совокупной Национальной коллекции – генетического ресурса растений России и базы исследований для широкого диапазона научных дисциплин (Прохоров, 2002а). Создаваемые информационные системы являются необходимым элементом инфраструктуры обеспечения экономической безопасности России в области формирования национальной коллекции генетических ресурсов сосудистых растений и для развития биотехнологий, использующих данные ресурсы.

*Работы выполняются при поддержке Федерального агентства по образованию Российской Федерации.*

#### Литература

- Андреев Л.Н., Андриусенко В.В., Дерусова О.В., Новолодский С.В., Прохоров А.А., Шредерс М.А. ГИС-интерфейс информационно-поисковой системы «Ботанические коллекции России и сопредельных государств» // Научный сервис в сети Интернет. Труды Всероссийской научной конференции. Москва, 2003. С. 76–77.
- Прохоров А.А. Стратегия информационной поддержки изучения и сохранения биологического разнообразия на примере коллекций ботанических садов // Использование и охрана природных ресурсов России. 2002, № 5. С. 92–96.
- Прохоров А.А. Формирование информационного пространства ботанических садов // Информационные ресурсы России. 2002а, № 3 (66). С. 10–13.
- Прохоров А.А. Информационные технологии для ботанических садов. [Электронный ресурс]. Электрон. текстовые, граф., дан. (10 Мб). Петрозаводск: 2007 (CD-ROM).
- Barthlott W., Rauer G., Ibisch P. L., von den Driesch M., and W. Lobin. Botanische Gärten und Biodiversität // Biodiversität und Botanische Gärten. Landwirtschaftsverlag: Münster: Bundesamt für Naturschutz, 1999. P. 69–70.
- Gullen J., and D. Wyse Jackson A checklist of the families and genera of vascular plants in cultivation in botanic gardens. Richmond: BGCI, 2008. 125 p.
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. New York: The Macmillan Company, 1949. 996 p.

## ИНТРОДУКЦИЯ КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR) В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ

Путенихин В.П., Фарушкина Г.Г.

Уфа, Ботанический сад-институт УНЦ РАН

На Урале кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) естественно произрастает севернее 56°30' с.ш., то есть южная граница его ареала проходит между Средним и Южным Уралом (Горчаковский, 1956). Имеются данные, что одиночные деревья встречаются и на Южном Урале (в его северной части), где они были отмечены в окрестностях Бардымского хребта и на хребте Таганай (Колесников, 1969), в Ильменском заповеднике (Горчаковский, 1956; Кулагин, 1961), близ горы Юрма и на хребте Уреньга (Горчаковский, 1966). В последние десятилетия данных, подтверждающих эти сообщения, не появлялось. По результатам спорово-пыльцевого анализа (Панова, 1980) кедр сибирский произрастал как примесь в гор-



ных лесах Южного Урала на протяжении всего голоцена, однако за последнее тысячелетие в силу естественных причин полностью утратил свои позиции и был вытеснен из состава насаждений другими лесобразующими породами.

Таким образом, для территории Южного Урала и Башкирского Предуралья кедр сибирский в настоящее время выступает в качестве вида-интродуцента. Наиболее ранний опыт интродукции кедр сибирского в Башкортостане – закладка культур в районе города Белорецка (центральная горная часть Южного Урала), произведенная в 1904 (Рябчинская, 1960) или в 1906 году (Кучеров и др., 1968) на площади более 2 га. В настоящее время площадь этого участка составляет 1,4 га (Реестр..., 2006).

В 1960 году в возрасте около 55 лет белорецкие культуры имели следующие таксационные характеристики: состав 8К2С, полнота 0,7, средняя  $H = 17$  м, средний  $D = 17$  см, бонитет II, запас – около 200 куб.м/га (Рябчинская, 1960). Плодоношение в культурах началось с 17–25 лет; в середине 30-х годов, т.е. в возрасте примерно 28–30 лет был собран урожай семян, который был использован для выращивания посадочного материала собственной репродукции (Кучеров и др., 1968).

Полученные данные о продуктивности и плодоношении кедр сибирского в старых лесных культурах в Белорецком районе свидетельствовали о возможности более широкого выращивания этой древесной породы в регионе. С учетом полученного опыта предприятиями лесного хозяйства Башкирии в 50–60-е годы минувшего столетия были проведены масштабные работы по закладке лесных культур кедр сибирского. К началу 60-х годов площадь лесных культур кедр составила 170 га (Рябчинская, 1960), а к середине 70-х годов она была доведена до 600 га (Кучеров и др., 1974). На 2007 год по данным Министерства природопользования, лесных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Башкортостан площадь лесных культур с преобладанием кедр в составе древостоя составляет 199 га.

К настоящему времени назрела необходимость оценки сохранности, жизненного состояния, продуктивности, репродуктивных и селекционно-генетических особенностей кедр сибирского в различных районах республики (в т.ч. в различных лесорастительных районах), что явилось целью нашей работы. В связи с этим, в 2006 году начата инвентаризация и лесоводственное (таксационное, селекционное) обследование лесных культур кедр сибирского в Башкирском Предуралье (в т.ч. лесных культур других пород с участием или примесью кедр в составе насаждения, а также групп и отдельных деревьев кедр сибирского).

Всего в Башкирском Предуралье (это 45 административных районов западной, северной и северо-восточной части Республики Башкортостан) выявлено 140 пунктов произрастания кедр на общей площади 172,25 га, в т.ч.:

- лесных культур с преобладанием кедр сибирского в составе древостоя – 37 участков на площади 87,25 га;
- лесных культур с участием кедр – 37 участков на площади 85 га;
- местонахождений групп кедр (в т.ч. плохо сохранившихся культур кедр) – 40;
- местонахождений единичных кедров – 26.

В 10 участках лесных культур в разных лесхозах проведено подробное таксационное, лесоводственное и селекционное описание, оценка жизненного состояния (Анучин, 1977; Вересин и др., 1985; Алексеев, 1989).

Приведем данные по участку кедр сибирского, находящемуся в Туймазинском опытном лесхозе (1957 года закладки), расположенном на границе с Республикой Татарстан (Верхне-Троицкое лесничество, кв. 39, выд. 24, площадь 1,0 га). Получены следующие таксационные показатели. Первый ярус: 5С5Б, высота яруса 18,0 м, полнота яруса 0,21, запас яруса 58,2 куб.м./га; сосна:  $H = 18,8$  м,  $D = 28,08$  см, запас 27,6 куб.м./га; береза:  $H = 17,2$  м,  $D = 26,79$  см, запас 30,6 куб.м./га.

Второй ярус: 9К1Кл+Лп, ед. Дн, высота яруса 13,3 м, полнота 0,73, запас яруса 145,5 куб.м./га. Кедр:  $H = 13,9$  м,  $D = 16,59$  см, запас 128,3 куб.м./га; клен:  $H = 8,0$  м,  $D = 10,23$  см, запас 8,0 куб.м./га; липа:  $H = 8,0$  м,  $D = 10,25$  см, запас 7,2 куб.м./га; дуб:  $H = 12,0$  м,  $D = 18,32$  см, запас 2,3 куб.м./га, бонитет III.

Плодоношение отмечалось в прошлые годы (нерегулярно). Класс товарности III (деловых стволов – 55,6%, полуделовых – 33,9%, дровяных – 10,5%). Селекционная категория насаждения: «нормальное» (нормальных лучших деревьев – 8,4%, нормальных средних – 57,2%, минусовых – 34,4%). Жизненное состояние насаждения – хорошее (деревья хорошего жизненного состояния – 46,5%, удовлетворительные – 28,4; угнетенные – 8,8%, отмершие, или сухостой – 16,3%).

Изученный участок кедр сибирского характеризуется достаточно высокой производительностью, хорошим жизненным состоянием, довольно высоким представителем нормальных лучших деревьев. Необходимо проведение рубок ухода (прореживание с уборкой минусовых деревьев кедр внутри насаждения и осветление по внешнему периметру на ширину 10 м в сторону от насаждения для стимулирования плодоношения, уборка деревьев лиственных пород), а также санитарной рубки (прочистки с уборкой сухостоя, валежника и усыхающих деревьев). По результатам обследования лесных культур кедр сибирского планируется разработать как общие, так и конкретные рекомендации по лесоводственным мероприятиям в культурах, в т.ч. в плане их возможного использования в качестве объектов лесосеменной базы.

Литература

- Анучин Н.П. Лесная таксация. М., 1977. 512 с.
- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Вересин М.М., Ефимов Ю.П., Арефьев Ю.Ф. Справочник по лесному селекционному семеноводству. М., 1985. 245 с.
- Горчаковский П.Л. Граница распространения сибирского кедра на Урале // Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.-Л., 1956. С. 131–141.
- Горчаковский П.Л. Флора и растительность высокогорий Урала // Тр. Института биологии УФ АН СССР. Вып. 48. Свердловск, 1966. 271 с.
- Колесников Б.П. Леса Челябинской области // Леса СССР. Т. 4. Леса Урала, Сибири и Дальнего Востока. М., 1969. С. 125–156.
- Кулагин Ю.З. Эколого-систематический обзор дендрофлоры Ильменского заповедника // Флора и растительность Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина: Тр. Заповедника. Вып. VIII. Свердловск, 1961. С. 51–56.
- Кучеров Е.В., Федорако Б.И. Семенная продуктивность культур кедра сибирского (*Pinus sibirica*) на Южном Урале // Вопросы биологии семенного размножения: Учен. зап. Ульяновск. педагог. института. Т. XXIII. Вып. 3. Ульяновск, 1968. С. 213–217.
- Кучеров Е.В., Кудряшов И.К., Максютков. Памятники природы Башкирии. Уфа, 1974. 368 с.
- Панова Н.К. История горных лесов центральной части Южного Урала в голоцене // Лесоведение. 1980. № 1. С. 26–34.
- Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан / Отв. ред. Б.М. Миркин. Уфа, 2006. 414 с.
- Рябчинская В.В. Кедр сибирский в Башкирии // Тр. Башкирской лесной опытной станции. 1960. Вып. V. Уфа, 1961. С. 205–216.

# ИНТРОДУКЦИОННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ СЕМ. *RANUNCULACEAE* JUSS. В ЯКУТИИ

Рогожина Т.Ю., Борисова С.З.

Якутск, Якутский государственный университет им. М.К. Аммосова

В последнее десятилетие в озеленении г. Якутска широкую популярность получают пейзажные композиции с использованием декоративных многолетников. Представители сем. *Ranunculaceae* Juss. служат прекрасным источником декоративного материала для подобных композиций. Однако в силу суровых природно-климатических условий, ограничивающих использование многих декоративных растений этого семейства, возникает необходимость предварительной комплексной оценки их интродукционной устойчивости. Растения оценивались по предложенной нами интегральной шкале (Рогожина, 2003), в основу которой положена шкала В.Н. Былова и Р.А. Карпионовой (1978). Оценка интродуцентов проводилась по 4 показателям:

1. Сохранение декоративности после перезимовки:

– 3 балла – интродуценты, ежегодно переносящие зиму и не теряющие декоративности в посадках после перезимовки;

– 2 балла – интродуценты, у которых в отдельные неблагоприятные в метеорологическом отношении годы, после перезимовки наблюдается выпад растений различной интенсивности;

– 1 балл – растения, у которых наблюдается ежегодный (до 50%) выпад особей;

– 0 баллов – в случае, когда все растения вымерзают в первую зиму;

2. Полнота прохождения фенологических фаз:

– 3 баллами оцениваются растения, которые цветут и плодоносят ежегодно;

– 2 баллами – растения цветущие ежегодно, но не ежегодно плодоносящие;

– 1 баллом – растения ежегодно цветущие, но не плодоносящие;

– 0 баллом – растения только вегетирующие;

3. Способность к самовозобновлению:

– 3 балла – растения, дающие ежегодный обильный самосев или самовозобновляющиеся вегетативным путем, которые активно захватывают новые площади и тем самым сильно расширяют свое жизненное пространство;

– 2 балла – растения с умеренным семенным или вегетативным самовозобновлением, которое позволяет удерживать или незначительно увеличивать площадь произрастания;

– 1 балл – растения с единичным самосевом, или с низким вегетативным самовозобновлением, которые лишь сохраняют занимаемую ими площадь;

– 0 баллов – самовозобновление отсутствует, занимаемая площадь сокращается и при отсутствии вмешательства человека интродукционная популяция может исчезнуть;

4. Устойчивость к вредителям и болезням:

- 3 балла – виды, не повреждаемые вредителями и болезнями;
- 2 балла – виды, на которых изредка один раз в 5–10 лет появлялись слабые, легко устранимые повреждения, без потери декоративности;
- 1 балл – виды со средним повреждением, приводящим к частичной потере декоративности;
- 0 баллов – виды, с регулярными, сильными повреждениями (повреждается вегетативная и генеративная часть), приводящие к полной потере декоративности растения.

Суммирование баллов по четырем показателям позволяет выделить высокоустойчивые в культуре растения – 11–12 баллов, устойчивые – 8–10 баллов, слабоустойчивые – 5–7 баллов и неустойчивые – 1–4 балла.

Растения флоры Якутии:

*Aconitum barbatum* Pers. В 1997 г. пересажен с разнотравного луга 35-го км Покровского тракта. Зимостоек. Ежегодно цветет и плодоносит. Дает единичный самосев. Редко поражается вредителями. Устойчив (10 баллов).

*A. kusnezoffii* Reichenb. В культуре с 1964 г. Пересажен с лесной поляны в окр. пос. Исить Хангаласского улуса. Зимостоек. Ежегодно цветет и плодоносит. Самосева не отмечено. Редко повреждается клещем без потери декоративности. Устойчив (8 баллов).

*Adonis sibirica* Patr. ex Ledeb. В культуре с 1970 г. Пересажен из зарослей кустарников устья р. Буотума. Зимостоек. Ежегодно цветет и плодоносит. Дает умеренный самосев. Редко отмечается слабое повреждение мучнистой росой без потери декоративности. Устойчив (10 баллов).

*Anemone sylvestris* L. В 1997 г. пересажен с остепненного луга в окр. Ботанического сада ЯГУ. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Вегетативно подвижен, активно захватывает новые площади. Очень редко в конце цветения – начале плодоношения повреждается клещем. Высокоустойчив (11 баллов).

*Aquilegia parviflora* Ledeb. В культуре с 1988 г. Семена из сосняка на склоне коренного берега в окр. Чучур-Мурана. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Самосева не образует. Вредителей и болезней не отмечено. Устойчив (9 баллов).

*A. sibirica* Lam. В культуре с 1966 г. Семена собраны с зарастающей вырубке в окр. г. Мирного. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Образует обильный самосев. Редко поражается мучнистой росой. Высокоустойчив (11 баллов).

*Caltha palustris* L. В культуре с 1999 г. Пересажен с берега озера в окр. пос. Октемцы. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Самосева и вредителей не отмечено. Высокоустойчив (11 баллов).

*Delphinium elatum* L. В культуре с 1987 г. Пересажен с опушки лиственничного леса в устье р. Олекма. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Самосев умеренный. Ежегодно поражается мучнистой росой с частичной потерей декоративности, повреждается тлей и клещами, однако с принятием своевременных мер, направленных на их ликвидацию, декоративность участка может быть сохранена. Устойчив (9 баллов).

*D. grandiflorum* L. В 1998 г. пересажен со степного участка в окр. пос. Хаптагай Мегино-Хангаласского улуса. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Образует обильный самосев. Редко и слабо повреждается клещами. Высокоустойчив (11 баллов).

*Pulsatilla davurica* (Fisch. ex DC.) Spreng. В 1992 г. пересажен с разнотравного луга в окр. г. Алдана. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Образует единичный самосев. Редко в стадии плодоношения отмечены семяеды, что несомненно сказывается на качестве семенного материала, однако на декоративность растения не влияет. Устойчив (10 баллов).

*P. flavescens* (Zucc.) Juz. В 1997 г. пересажен из сосняка в окр. БС ЯГУ. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Самосев умеренный. Иногда повреждается семяедами. Высокоустойчив (11 баллов).

*P. multifida* (G. Pritz.) Juz. В 1999 г. пересажен с каменистого склона в окр. пос. Усть-Майя. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Образует редкий самосев. Иногда повреждается семяедами. Устойчив (10 баллов).

*P. turczaninowii* Kryl. Et Serg. В культуре с 1975 г. Пересажен с остепненного склона в окр. пос. Хатырык. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Образует редкий самосев. Иногда повреждается семяедами. Устойчив (10 баллов).

*Thalictrum foetidum* L. В 1998 г. пересажен с сухого луга на 35-м км трассы Якутск-Покровск. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Самосева не образует, но обладает умеренным вегетативным самовозобновлением. Вредителей и болезней не отмечено. Высокоустойчив (11 баллов).

*T. minus* L. В 1998 г. пересажен с сухого луга на 35-м км трассы Якутск-Покровск. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Обладает умеренным вегетативным самовозобновлением. В отдельные годы поражается мучнистой росой. Устойчив (10 баллов).

*T. simplex* L. В культуре с 1966 г. Пересажен со склона Чучур-Мурана. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Обладает умеренным вегетативным самовозобновлением. Редко повреждается клопами и мучнистой росой. Устойчив (10 баллов).

*Trollius asiaticus* L. В культуре с 1966 г. Пересажен с заливного разнотравного луга в окр. г. Ленска. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Дает единичный самосев. Редко поражается мучнистой росой без потери декоративности. Устойчив (9 баллов).

*T. sibiricus* Schipcz. В 1999 г. пересажен из разнотравного ивняка в окр. пос. Хандыга. Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Дает единичный самосев. Редко поражается мучнистой росой. Устойчив (9 баллов).

Инорайонные растения:

*Anemone cylindrica*. В культуре с 2000 г. Семена репродукции Ботанического сада Самарского государственного университета. Ежегодно наблюдается выпад особей за счет вымерзания, оставшиеся после перезимовки находятся в угнетенном состоянии. На протяжении всего интродукционного эксперимента растение только вегетирует. Вредителей и болезней не отмечено. Неустойчив (4 балла).

*Aquilegia caerulea* James. В культуре с 2000 г. Семена репродукции Полярно-Альпийского ботанического сада РАН (Кировск). Зимостоек. Ежегодно цветет и плодоносит. Образует единичный самосев. Вредителей не отмечено. Устойчив (10 баллов).

*A. chrysantha* A. Gray. В культуре с 1998 г. Семена приобретены в фирме «Сортсемовощ». Зима 2002–2003 гг. характеризовалась наступлением морозов при отсутствии снежного покрова, а также низкой его высотой. В эту зиму зафиксирован до 30% выпад интродукционной популяции *Aquilegia chrysantha*. В культуре цветет ежегодно, но слабо плодоносит. Самосева не образует. Отмечены легкие повреждения мучнистой росой. Слабоустойчив (5 баллов).

*A. olympica* Boiss. В культуре с 1999 г. Семена репродукции Полярно-Альпийского ботанического сада РАН (Кировск). Зимостоек. Ежегодно цветет и плодоносит. Самосев не отмечен. Вредителями и болезнями не повреждается. Устойчив (9 баллов).

*Callianthemum sajanense* (Regel.) Witasek. В культуре с 1972 г. Семена репродукции ЦСБС СО РАН (Новосибирск). Зимостоек. Цветет и плодоносит ежегодно. Самосев умеренный. Вредителей не отмечено. Высокоустойчив (11 баллов).

*Delphinium hybridum* hort. «Guinevera». В культуре с 1999 г. Семена приобретены в агрофирме «Ратмир». Зимостоек. Цветет ежегодно, но из-за позднего цветения (август) семена не успевают завязаться. Вредителей не отмечено. Слабоустойчив (7 баллов).

*D. hybridum* hort. «Розовая бабочка». В культуре с 1999 г. Семена приобретены в агрофирме «Сортсемовощ». Зимостоек. Цветет ежегодно, но в силу позднего развития семена не успевают завязаться. Вредителей не отмечено. Слабоустойчив (7 баллов).

Высокоустойчивые виды (11–12 баллов) мы рекомендуем для использования в широком озеленении – городских скверов, парков, во внутриквартальных городских насаждениях и т.д.

Устойчивые интродуценты (8–10 баллов) требуют при выращивании повышенного внимания со стороны озеленителей, поэтому их можно рекомендовать для более узкого озеленения, например дачных участков.

Слабоустойчивые (5–7) и неустойчивые (1–4) виды и сорта требуют дальнейшего изучения. Выращивание этой группы на наш взгляд возможно лишь в ботанических садах и учреждениях.

Работа выполнена при поддержке АВЦП «Развитие научного потенциала высшей школы» (№ 2.2.3.1.27).

#### Литература

Былов В.Н., Карпионова Р.А. Принципы создания и изучения коллекции малораспространенных декоративных многолетников // Бюлл. ГБС. 1978. Вып. 107. С. 77–80.

Рогожина Т.Ю. Комплексная оценка устойчивости декоративных травянистых многолетников // Ботанические сады – центры изучения и сохранения биоразнообразия. Якутск, 2003. С. 93–97.

## К ВОПРОСУ О БИОЛОГИЧЕСКОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЛЕСОСТЕПНОГО ПОВОЛЖЬЯ ДРЕВЕСНЫМИ ИНТРОДУЦЕНТАМИ

Розно С.А., Кавеленова Л.М.

Самара, Ботанический сад Самарского государственного университета

Проблема биологического загрязнения, привлекающая внимание исследователей в разных странах мира, актуальна и для регионов России. Как известно, биологическое загрязнение связано с преднамеренным или случайным вселением организмов в новые для них регионы, а также многократным превышением численности организмов, уже присутствующих в экосистемах (Колонин и др., 1992). Данные эффекты так или иначе связаны с деятельностью человека, который нарушает природные экосистемы, формирует искусственные насаждения, широко развивает транспортные системы. При биологическом загрязнении вид-вселенец ли-

бо занимает вакантную экологическую нишу, либо, что чаще наблюдается, вступает в сильную конкуренцию с местными видами, которым он близок по своим биологическим особенностям. Поскольку по крайней мере на первых этапах виды-вселенцы еще не подвергаются «контролю» со стороны их естественных потребителей и слабо освоены местными патогенами, они оказываются способными вытеснять аборигенные виды даже из природных экосистем. Особенно удачливыми оказываются растения-вселенцы при попадании в комфортные для них климатические условия нового континента (например, североамериканские виды – в Евразии, евразийские – в США и Канаде). Изучение феномена биологического загрязнения, ведение баз информации по видам-агрессорам в настоящее время стало частью международной программы изучения и охраны биологического разнообразия. Именно поэтому, проводя исследования и внедряя интродуценты в различные типы насаждений, следует для видов, которые весьма активно формируют самосев или отпрыски, рассматривать вероятность их внедрения в природные сообщества и последствия этого внедрения для растительных комплексов района интродукции.

Регулярное прохождение интродуцентом всех фаз развития, ежегодное цветение, формирование качественных семян являются несомненными признаками успеха адаптации к новым природным условиям (Мамаев, 1991). Парадоксально, что эти же свойства при высокой выраженности могут сделать данные виды потенциальными компонентами биологического загрязнения. Однако способность цвести, образование семян, тем более появление самосева при интродукции будут обнаруживаться далеко не у всех растений (например, Плотникова, 1988, 2000).

Проиллюстрируем сказанное результатами, полученными нами при анализе итогов многолетних интродукционных испытаний в лесостепи Среднего Поволжья (Розно, 2005). При регулярном цветении 800 видов 736 регулярно формируют семена и лишь у 197 зафиксирован самосев в условиях дендрария ботанического сада Самарского государственного университета. Как число, так и доля видов, у которых наблюдаются цветение, плодоношение, самосев, зависят от принадлежности интродуцентов к определенным географическим группам и отчасти связаны с общим объемом группы, на деле зависимость не сводится к арифметическим показателям. Так, доля видов, формирующих самосев, максимальна (превышает 40%) среди географических групп с обширными ареалами, захватывающими в том числе территорию европейской части бывшего СССР, но не произрастающих в природе в местных условиях (виды родов *Berberis*, *Euonymus*, *Lonicera*, *Swida*, *Viburnum* и др.). Среди экзотических групп самосев формируют многие сибирские, западноевропейские, дальневосточные, североамериканские виды (*Acer*, *Amelanchier*, *Clematis*, *Fraxinus*, *Robinia*, *Parthenocissus* и др.).

Для формирования самосева необходимы как образование полноценных семян, так и успешное прохождение ими стратификации непосредственно в месте произрастания. Такие виды могут образовывать самосев и при использовании в объектах городского озеленения (Плотникова, 2000). Для этих растений следует рассматривать вероятность внедрения в природные сообщества, активность при взаимодействии с видами природной флоры, то есть потенциальную опасность в качестве участников биологического загрязнения.

На основе данных многолетних наблюдений мы можем отметить, что в лесостепи Среднего Поволжья при появлении самосева и обнаружении большинства видов-интродуцентов в природе, обычно вблизи объектов озеленения, они не нарушают естественных сообществ своим внедрением (виды ирги, кизильника, снежноягодника, жимолости, аморфы) и не уходят далеко из культуры. В лесостепных и особенно степных районах Самарской области семенное возобновление обеспечивает выход из лесополос лоха узколистного, хотя в наших условиях он часто повреждается в морозные зимы. Это, как и влияние антропогенного фактора (выпас скота, сенокосение и пр.) не дает самосеву лоха формировать сплошных зарослей на открытых степных участках.

Следует также отметить усилившееся распространение из культуры девичьего винограда пятилисточкового, который вследствие выхода с дачных массивов был обнаружен нами в естественных пригородных лесах в окрестностях городов Самара и Тольятти. На фоне сравнительно слабого развития в местных лесах лиановых растений внедрение данного вида не будет безразличным, в частности, для травянистого компонента лесных сообществ вследствие затенения и вытеснения девичьим виноградом. Соседство с дачными массивами привело к выходу в природные экосистемы также вишни войлочной и песчаной (окрестности Тольятти).

Наиболее отчетливо свойства агента биологического загрязнения обнаруживает клен ясенелистный, который в насаждениях лесостепи уже занял место древесного сорняка (Золотухин, Сулига, 1999). В Самарской области он был широко внедрен в городское озеленение и использовался при создании лесополос начиная с 50-х годов XX в. Сегодня он обнаруживается повсеместно, в городах, пригородных лесных массивах и даже естественных лесах. Он слабо используется фитофагами, сравнительно засухоустойчив и мало повреждается болезнями. На примере данного вида ясно, что нельзя с уверенностью предсказать заранее, станет ли интродуцент агрессивным вселенцем в природные экосистемы и агентом биологического загрязнения. Клен

ясенелистный, который в природных местообитаниях Северной Америки тяготеет к тяжелым глинистым почвам, произрастая в речных долинах, неожиданно в процессе интродукции продемонстрировал способность не только вполне устойчиво обитать в условиях перегрева и промерзания почвы, закупоренной асфальтовыми покрытиями городских улиц, но и образовывать громадное количество пневой поросли, самосева. В результате клен ясенелистный оказался способен не только занимать любые нарушенные местообитания, но и внедряться в природные экосистемы, однако предсказать такие результаты интродукции данного вида заранее невозможно.

Вторым возможным путем распространения видов – агентов биологического загрязнения становится вегетативное размножение, свойственное части древесных растений, которое выражается в формировании большого числа корневых отпрысков. При этом возможность дальнего внедрения в природные экосистемы ограничена, но возникают проблемы, связанные с уходом за зелеными насаждениями. Так, при введении отпрыскообразующих интродуцентов в защитные лесополосы возможно зарастание, загущение, что может противоречить планируемой конструкции насаждений (ажурных лесополос). Особо активное формирование отпрысков свойственно в насаждениях лесостепи белой акации, деренам отпрысковому, белому, рябиннику рябинолистному, некоторым видам боярышников и шиповников. С одной стороны, эти виды могут быть использованы как почвозакрепляющие, однако зачастую они обнаруживают требовательность в увлажнении и плодородию почвы, а в итоге их использование в целях рекультивации нарушенных земель ограничено.

Еще одним вопросом, вытекающим из биологического загрязнения, является учет видов, способных в той или иной мере уходить из создаваемых человеком насаждений в природу, в качестве организмов, поддерживающих развитие определенных вредителей и возбудителей заболеваний. Поэтому, например, нежелательно широкое внедрение в насаждения барбарисов и роз, страдающих от патогенных грибов. В условиях лесостепи Среднего Поволжья, например, различные виды барбарисов повреждаются ржавчинными и мучнисторосяными грибами, что снижает их декоративность и создает очаг фитоинфекции. Виды родов Бересклет, Яблоня страдают от листогрызущих насекомых, в отдельные годы практически лишаясь листовой массы. Повреждающие их насекомые, обычно полифаги, могут с легкостью переходить и на плодовые растения садов.

Таким образом, по сравнению с общим числом древесных интродуцентов, испытанных нами в условиях лесостепи, число видов-потенциальных агентов биологического загрязнения сравнительно невысоко. В настоящее время ситуации биологического загрязнения связаны, главным образом, с кленом ясенелистным, другие виды-интродуценты активны в гораздо меньшей степени. Тем не менее, их контроль и изучение биотических связей в новых природных условиях должны стать частью программы биологического мониторинга.

#### Литература

- Золотухин А.И., Сулига Е.М. Сорные древесные растения // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах. Самара, 1999. С. 192–197.
- Колонин Г.В., Герасимов С.М., Морозов В.Н. Биологическое загрязнение // Экология. 1992. № 2. С. 89–94.
- Мамаев С.А. Экологические аспекты интродукции растений // Экология и интродукция растений на Урале. Свердловск, 1991. С. 3–6.
- Плотникова Л.С. Научные основы интродукции и охраны древесных растений флоры СССР. М., 1988. 264 с.
- Плотникова Л.С. Семенное возобновление интродуцированных древесных растений в Москве и Московской области // Бюлл. ГБС. 2000. Вып. 180. С. 3–7.
- Розно С.А. Эколого-биологический анализ итогов интродукции древесных растений в лесостепи Среднего Поволжья: Авторефер. дисс. ... кандидата биол. наук. Самара, 2005. 20 с.

## РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА ЭКСПОЗИЦИИ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ ГБС РАН

Саодатова Р.З.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Одной из основных задач ботанических садов является создание коллекций растений, ценность которых возрастает по мере увеличения в их составе редких видов растений. К редким относим виды, включенные в Красную книгу СССР (1984), Красную книгу России (Приказ ..., 2005), Красную книгу Московской области (1998) и других регионов, а также виды, нуждающиеся в охране. В публикации использованы данные картотеки отдела флоры ГБС РАН и книг: «Интродукция растений природной флоры СССР» (1979), «Эколого-фитоценотические основы интродукции растений» (Трулевич, 1991), «Ботанико-географические экспозиции растений природной флоры» (2007).

С 1945 г. в составе коллекции растений Восточной Европы выращивалось 54 вида редких и исчезающих растений, из них половина видов существовала свыше 20 лет.

За последние 17 лет число редких растений в коллекции резко сократилось. Сначала выпали слабоустойчивые в культуре виды: ложечница датская (*Cochlearia danica* L.), шафран банатский (*Crocus banaticus* J. Gay), ковыль красивейший (*Stipa pulcherrima* C. Koch) и др. Особи этих растений не цвели или цвели, но не плодоносили или при плодоношении часто завязывали нежизнеспособные семена.

Из-за антропогенного воздействия (срывания генеративных побегов, вытаптывания или выкапывания растений) сократилась численность особей интродукционных популяций лука медвежьего (*Allium ursinum* L.), ветреницы лесной (*Anemone sylvestris* L.), безвременника осеннего (*Colchicum autumnale* L.), подснежника белоснежного (*Galanthus nivalis* L.), морозника пурпурного (*Helleborus purpurascens* Waldst. & Kit.), печеночницы благородной (*Hepatica nobilis* Mill.), белоцветника весеннего (*Leucojum vernum* L.), лилии кудреватой (*Lilium martagon* L.), пиона тонколистного (*Paeonia tenuifolia* L.), первоцвета высокого (*Primula elatior* (L.) Hill), п. весеннего (*P. veris* L.), тюльпана Биберштейна (*Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult.) и др.

Выпал из состава коллекции солнцезвезд арктический (*Helianthemum arcticum* (Grosser) Janch.) – редчайший вид с узким ареалом, эндем Турьего мыса. Занесен в Красную России как редкий и находящийся под угрозой исчезновения. Работы по введению в культуру были начаты в 1976 г. и дали положительные результаты. Устойчивая интродукционная популяция существовала около 20 лет, особи цвели, плодоносили и размножались самосевом.

Также выпали устойчивые в культуре карпатские виды, например: арника горная (*Arnica montana* L.), купальница трансильванская (*Trollius altissimus* Crantz), горечавка желтая (*Gentiana lutea* L.), нарцисс узколистный (*Narcissus angustifolius* Curt.), колокольчик карпатский (*Campanula carpatica* Jacq.) и др.

В результате повышенного увлажнения почвы на участке европейской ковыльной степи изменился видовой состав, из которого выпали редкие степные и лугово-степные виды: ковыль перистый (*Stipa pennata* L.), к. Лессинга (*S. lessingiana* Trin. & Rupr.), к. волосовидный (*S. capillata* L.), к. узколистный (*S. tirsia* Stev.), к. украинский (*S. ucrainica* P. Smirn.), прострел луговой (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.), горицвет весенний (*Adonis vernalis* L.), ирис низкий (*Iris pumila* L.) и др.

Наибольшее число устойчивых интродукционных популяций редких видов сформировано на участке экспозиции флоры Карпат. Среди них волжанка двудомная (*Aruncus dioicus* (Walt.) Fern.), звездочка большая (*Astrantia major* L.), зубянка пятилистная (*Dentaria quinquefolia* Bieb.), герань бурая (*Geranium phaeum* L.), равноплодник василистниковый (*Isopyrum thalictroides* L.), лунник оживающий (*Lunaria rediviva* L.), шалфей клейкий (*Salvia glutinosa* L.), скополия карниольская (*Scopolia carniolica* Jacq.), окопник сердцевидный (*Symphytum cordatum* Waldst. & Kit. ex Willd.), телекия красивая (*Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg.). Здесь же растет редкий в природе кустарник – сирень венгерская (*Syringa josikaea* Jacq. fil.).

На участке лугово-степных видов устойчивые интродукционные популяции образуют венечник ветвистый (*Anthericum ramosum* L.), ломонос прямой (*Clematis recta* L.), солнцезвезд монетолистный (*Helianthemum nummularium* (L.) Mill.), солонечник точечный (*Galatella punctata* (Waldst. & Kit.) Nees).

Многолетний опыт интродукции редких видов растений в составе устойчивых эколого-фитоценологических сочетаний растений позволяет нам проводить работы по созданию новых интродукционных популяций или восстановлению численности уже существующих популяций на участках экспозиции Восточной Европы.

В 2007 г. проведены в питомнике посевы семян *Lilium martagon* и *Campanula carpatica*, а также пересажены особи *Iris pumila* из Хоперского заповедника (Воронежская область) и *Primula veris* из питомника на участке экспозиции.

*Lilium martagon* – вид с широким географическим распространением, но нуждается в охране. Осенью 1955 г. луковицы из Закарпатской области пересажены на участок экспозиции флоры Карпат. Особи цвели, плодоносили. Устойчивая интродукционная популяция существовала более 20 лет. В настоящее время на данном участке экспозиции обнаружены 2 генеративные особи, чьи свежесобранные семена использованы для выращивания посадочного материала.

*Campanula carpatica* – редкий вид, занесенный в Красную книгу СССР. Эндемик Карпат. Весной 1969 г. высажено 30 особей на участок экспозиции флоры Карпат. Семена для выращивания посадочного материала получены в 1967 г. из ЦРБС АН УССР. Особи ежегодно цвели, плодоносили, давали самосев. Устойчивая интродукционная популяция существовала более 20 лет.

*Iris pumila* – уязвимый степной вид, внесенный в Красную книгу России. Интродукционное выращивание на участке европейской ковыльной степи составило около 10 лет. Особи самостоятельно не возобновлялись. Самосев не зарегистрирован.

*Primula veris* – европейский, лугово-лесной вид, который нуждается в охране. Весной 1967 г. 35 особей с комом земли из Московской области высажены на участок хвойно-широколиственных лесов. Приживаемость растений составила 100%. Особи интродукционной популяции цветут, плодоносят и дают самосев около 40 лет.

Интродукция редких видов растений является одним из важных методов сохранения их генофонда, а также источником получения семенного и посадочного материала растений для последующего создания искусственных популяций или восстановления численности естественных популяций этих видов в природе.

#### Литература

- Красная книга Московской области /Под ред. В.Н. Тихомирова. М., 1998. 560 с.  
Красная книга СССР. Т. 2. М., 1984. 480 с.  
Приказ МПР России от «25» октября 2005 г. № 289 «Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.)».  
Скворцов А.К., Трулевич Н.В., Алферова З.Р. и др. Интродукция растений природной флоры СССР: Справочник. М., 1979. 431 с.  
Трулевич Н.В. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М., 1991. 216 с.  
Трулевич Н.В., Алферова З.Р., Виноградова Ю.К. и др. Ботанико-географические экспозиции растений природной флоры. Итоги сохранения биоресурсов ex situ. М., 2007. 226 с.

## ИНТРОДУКЦИЯ ПЕРСПЕКТИВНЫХ КОРМОВЫХ КУЛЬТУР В УЗБЕКИСТАНЕ

Сафаров А.К.

Ташкент, Национальный университет Узбекистана

Ускоренное развитие животноводства, повышение его экономической эффективности и улучшение качества продукции предъявляют повышенные требования к кормлению животных, питательности и полноценности рационов. Состав кормов и их качество не всегда отвечают физиологическим потребностям животных, это сдерживает рост продуктивности, вызывает перерасход кормов, повышает себестоимость продукции.

В последние годы ведется целенаправленная работа по увеличению объемов производства кормов и повышению их качества. Широко внедряются новые сорта и интенсивные технологии возделывания кормовых культур, способы заготовки и хранения кормов. Однако объемы заготовок и их качество все еще отстают от потребностей животноводства. В научных учреждениях и в ряде передовых хозяйствах испытываются новые урожайные, высокобелковые, устойчивые к факторам среды кормовые растения.

Исследования и введение в культуру и использование мирового генофонда как традиционных, так и новых растений приобретает важную роль в условиях нашего региона, где орошаемые почвы в различной степени засолены, подвержены дефляции, сильна тенденция к опустыниванию и т.д. Исследование и введение в культуру новых и нетрадиционных растений, продуктивность и питательность которых не уступает или даже превышает традиционные виды, позволит успешно решить целый комплекс агроэкологических проблем.

Нами с 1993 года проводятся исследования по интродукции новых ценных видов растений (Сафаров, 2003). Среди них значительное количество составляют кормовые растения, которые отличаясь высокой засухо- и солеустойчивостью, обеспечивают урожай зеленой массы и семян больше, чем у традиционных культур (сорго, кукуруза, люцерна и др.). Изучаемые растения встречаются в природной флоре или возделываются в других почвенно-климатических зонах.

В результате исследований выявлены их биоэкологические и физиолого-биохимические особенности, проведен отбор наиболее перспективных видов и сортов кормовых культур. Разрабатываются агротехнические приемы возделывания интродуцируемых растений в различных почвенно-климатических условиях нашей республики.

В общих чертах вкратце рассмотрим результаты по перспективным кормовым культурам.

Амарант – растение универсального использования, широко распространено благодаря высокому адаптивному потенциалу и продуктивности. В Узбекистане амарант начинает распространяться как кормовая культура, хотя почвенно-климатические условия являются благоприятными для возделывания разных видов амаранта. Так, урожай зеленой массы амаранта в среднем составляет 680–900 ц/га. В отдельных хозяйствах амарант обеспечивает три укоса и каждый гектар посевов может дать за сезон 1800 ц и более зеленой массы. Семенная продуктивность зернового амаранта составляет 28–60 ц/га (Сафаров, Магомедов, 1992).

Специфическая особенность амаранта – способность интенсивно осуществлять аспартатный тип  $C_4$  – пути углерода при фотосинтезе и пониженная трата органических веществ на дыхание и фотодыхание. Ама-



рант – свето- и теплолюбивое растение (Amaranth..., 1992; Чернов, 1992). Оптимальной температурой для его роста и развития является 25–35°C. Лучшие сроки сева амаранта приходится на конец апреля, когда почва устойчиво прогреется до +14+16°C. Сроки появления всходов зависят от влажности почвы и среднесуточной температуры воздуха. Продолжительность вегетационного периода амаранта в зависимости от вида и зоны возделывания составляет 90–135 дней. Амарант – культура, требовательная к почвенным условиям. Дозы минеральных удобрений при среднем и хорошем плодородии почвы должны составлять не менее: азотных 100–120 кг/га, фосфорных 60–80 и калийных 120–140 кг/га действующего вещества. На почвах с невысоким уровнем плодородия дозы удобрений увеличиваются на 20–25%.

Особенность удобрения семенных участков сводится к снижению в 2–3 раза доз азотных удобрений. Этот прием сокращает вегетационный период и ускоряет созревание семян амаранта. Амарант устойчив к летней засухе, но лучше растет при хорошей влагообеспеченности. Кратковременное затопление амаранта приводит к его гибели. Амарант после задержки роста в период засухи легко восстанавливает его с наступлением благоприятных условий. Эта особенность свидетельствует о перспективности амаранта для тех районов, где временные засухи приводят к существенному недобору кормов, получаемых из традиционных культур.

Донник относится к семейству бобовых, устойчив к заморозкам, засухе и почвенному засолению. Имеются одно- и двулетние виды донника. В природе встречаются в основном 16 видов донника, из них белый (*Melilotus albus* Desr.) и желтый (*M. officinalis* Desr.) – виды, являются самыми распространенными.

Донник является новой культурой для Хорезмского оазиса. Оба вида донника были посеяны в первой половине марта на глубину 2–3 см. с нормой высева 18–20 кг/га. Массовые всходы появились на 7-й день после посева. По результатам двухлетних опытов урожайность первого укоса составила 125–160 ц/га, второго – 110–130 ц/га и третьего – 100–120 ц/га. Суммарная урожайность в среднем 335–410 ц/га. Вегетационный период составил 150–165 дней. Агротехника донника схожа с агротехникой люцерны, но он требует больше влаги и тепла. Наиболее чувствителен к засухе в период цветения, при недостатке влаги растения теряют листья, и снижается их питательная ценность. Донник желтый по своей засухоустойчивости превосходит белый.

Донник содержит ароматическое вещество кумарин, придающий ему специфический запах и горьковатый вкус, вследствие чего животные плохо его поедают. Количество кумарина повышается в периоды цветения и в начале плодообразования, поэтому скашивают его до цветения на высоте 12–15 см. – остается больше отрастающих почек для получения повторного укоса.

Донник является ценной бобовой культурой, способствующей повышению плодородия почв. Имеет большое значение как предшественник зерновых и других культур в севообороте.

Нут – *Cicer arietinum* – однолетнее растение высотой 80–100 см. Оптимальным сроком посева кормового нута в наших условиях является последняя декада марта и начало апреля. На прорастание семян и появление всходов большое влияние оказывают наличие влаги в почве и температура. Продолжительность вегетационного периода кормового нута зависит от технологии возделывания и климатических факторов и составляет 80–95 дней. Корневая система нута мощная и проникает до 100 см. и распространяется в ширину до 80 см. Основная масса корней расположена в пахотном слое почвы.

На корнях нута, как и у других бобовых растений, поселяются клубеньковые бактерии, которые способны усваивать азот из воздуха (Вавилов, 1986). Количество клубеньков зависит от типа и влажности почвы. Орошение способствует повышению образования клубеньков. Поливы и удобрения влияют на высоту растений, количеству плодов и повышают урожайность кормового нута. Урожай зерна кормового нута в зависимости от условий возделывания колеблется в широких пределах – от 10 до 32 центнеров с гектара, а надземной массы – от 32 до 38 ц/га. Таким образом, нут является адаптивной зернобобовой культурой, представляющей большой научный и практический интерес.

Топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.) также является растением универсального использования. В зависимости от видовых особенностей и условий возделывания во многих странах он широко используется как кормовое, пищевое, лекарственное и декоративное растение.

Клубни топинамбура сажали в последней декаде марта. Вегетационный период у топинамбура составлял 190–210 дней. Интенсивный рост стеблей топинамбура наблюдается в фазе бутонизации и снижается в конце августа в связи с переходом в фазу массового цветения. Максимальная высота стеблей топинамбура достигает 310 см. Для получения высокого урожая клубней в начале лета топинамбур окучивают так же, как и картофель: первый раз – когда растение достигает высоты 20–25 см., второй – при высоте 60–80 см. Клубни топинамбура зимуют в почве, что дало основание считать его многолетним растением.

Нами разработана технология возделывания топинамбура на кормовые цели, предложены рациональные пути использования продуктов его переработки. Топинамбур отзывчив на улучшение условий питания: удобрения и орошение значительно увеличивают продуктивность.

Топинамбур являясь фитомелиорантом, частично предохраняет орошаемые земли от подъема грунтовых вод и засоления. Он представляет большую ценность в экологическом аспекте, так как выращивание топинамбура в условиях нашего региона не требует применения химических средств защиты

растений и позволяет получать биологически чистую продукцию. По пятилетним данным урожайность зеленой массы топинамбура при густоте посадки 5–6 клубней на 1 м<sup>2</sup> в конце вегетации составила 480 ц/га, а клубней – 310 ц/га.

Хозяйственно ценной биологической особенностью топинамбура является его отавность. Укос надземной массы нами проводился в два срока: первый укос – в первой половине июля, а второй укос – в конце сентября. При двух укосах урожайность зеленой массы топинамбура достигала 620–750 ц/га. Сочетание урожая зеленой массы и клубней увеличивает кормовую ценность топинамбура. Топинамбур благодаря своему уникальному биохимическому составу может возделываться как пищевая и техническая культура, для получения пищевых продуктов и лекарственных препаратов.

Одним из новых нетрадиционных кормовых культур является колумбова трава (*Sorghum alnum* Parodi), которая превосходит по урожайности и питательности основную кормовую культуру – кукурузу (Сивак, 2006). Однако трава Колумба не получила широкого распространения в нашей республике. Это обусловлено тем, что семеноводство колумбовой травы не налажено, практически не разработаны технологии возделывания и использования этой культуры.

Впервые в почвенно-климатических условиях Хорезмского оазиса нами доказана эффективность возделывания колумбовой травы, обоснована возможность введения в сельскохозяйственное производство региона этой культуры, разработаны основные элементы технологии возделывания этой культуры: сроки посева, способы посева и нормы высева семян, уход за посевом и уборка урожая.

Оптимальным сроком посева является, когда температура почвы на глубине 10 см достигает 18°C. Норма высева семян 10–12 кг кондиционных семян на гектар. Глубина заделки семян 5–6 см. Посев проводят рядовым способом с шириной междурядья 60 см. Технология возделывания колумбовой травы сходна с сорго.

Колумбова трава является засухоустойчивой культурой, однако широко отзывается на увлажнение и на внесение азотно-фосфорных удобрений. Высокую эффективность показало дробное внесение удобрений при посеве и при междурядной обработке по 80 кг. азотных, 40 кг. фосфорных и 20 кг. калийных. Полив наиболее эффективен малыми нормами ввиду поверхностного расположения корневой системы травы Колумба. Уборку растений на зеленую массу проводили в начале выброса метелок, для приготовления силоса – в фазе восковой спелости семян, для использования на сено – в период начала появления метелок. Урожайность травы Колумба высокая – до 2100 ц/га зеленой массы за 2–3 укоса за сезон при орошении. Урожайность семян колеблется от 8,0 до 17 центнеров с каждого гектара.

Трава Колумба, как высокопродуктивное, устойчивое к неблагоприятным факторам среды и неприхотливое растение, может внести значительный вклад в кормопроизводство.

Африканское просо – *Pennisetum thyphoideum* Rich. – растение, близкое к сорго. По биологическим особенностям это тепло- и светолубивое, засухоустойчивое однолетнее кормовое растение.

В наших опытах семена африканского проса были посеяны в третьей декаде апреля, массовые всходы появились спустя 9–10 дней после посева. Цветение началось в конце июня, через месяц образовались семена. В конце августа наблюдалось пожелтение нижних листьев (температура воздуха была 40°C). Полное созревание семян наступило в начале сентября.

Вегетационный период африканского проса в наших условиях составляет 4,5–5 месяцев. Урожай зеленой массы был равен 320–360 центнеров, а зерна – 21–22 центнера с одного гектара.

В условиях резко континентального климата и ограниченности поливных земель крайне важно рациональное использование посевных площадей. В этой связи активный поиск и введение в культуру перспективных видов растений являются весьма актуальными. Нами также изучены рост, развитие и урожайность нетрадиционных кормовых растений – кроталарии, нуга, рапса и сурепицы.

В результате проведенных исследований можно заключить, что за счет интродукции новых растений открываются большие перспективы в расширении набора кормовых культур, которые станут источником увеличения производства дешевых питательных кормов и будут способствовать повышению плодородия почв.

#### Литература

- Вавилов П.П. Растениеводство. М., 1986. 512 с.  
 Сафаров К.С. Изучение высокоурожайных, скороспелых и устойчивых к экстремальным факторам перспективных растений в условиях Хорезмского оазиса / Матер. научно-практ. конф. по интродукции растений. Хива, 2003. С. 79–81.  
 Сафаров К.С., Магомедов И.М. Биологические особенности, агротехника возделывания и использование амаранта в условиях Узбекистана. Ташкент, 1992. 22 с.  
 Сивак Е.Е. Эффективность интродукции колумбовой травы в Центральном Черноземье. Курск, 2006. 191 с.  
 Чернов И.А. Амарант. Физиолого-биохимические основы интродукции. Казань, 1992. 90 с.  
 Amaranth as a food, forage and medicinal culture. Olomouc-Nitra. 1992. 46 p.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ИНТРОДУКЦИЯ  
СОЛЕУСТОЙЧИВЫХ РАСТЕНИЙ В ЮЖНОМ ПРИАРАЛЬЕ

Сафаров К.С.

Ташкент, Научно-производственный центр «Ботаника» АН РУз

Проблемы рационального растениеводства могут быть разрешены путем интенсификации использования традиционных видов растений и интродукции новых и нетрадиционных видов.

Интродукция растений приобретает важную роль в условиях Южного Приаралья, где орошаемые почвы в различной степени засолены, подвержены дефляции, сильна тенденция к опустыниванию и т.д. Проблема солеустойчивости растений имеет исключительно важное значение в связи с ухудшением экологической обстановки на Арале, вызвавшей наряду с опустыниванием и резкое увеличение засоленных земель. Исследование и введение в культуру новых и нетрадиционных растений, продуктивность и питательность которых не уступает или даже превышает традиционные виды, позволит успешно решить целый комплекс агроэкологических проблем (Вульф, Малеева, 1969).

Нами с 1993 года проводятся исследования по интродукции новых ценных видов растений технического, пищевого, кормового и лекарственного значения. Интродуцируемые растения выращивались на экспериментальной базе Хорезмской академии Мамуна, в Ботаническом саду Национального университета Узбекистана, Научно-производственном центре «Ботаника», на опытном участке Каракалпакского государственного университета.

Предельные возможности адаптации растений к экстремальным факторам окружающей среды определяются их генотипом. Однако он не всегда используется в полной мере. Отсюда и значительный разброс по всхожести семян, скорости роста и темпов развития, в выживаемости растений и т.д. у разных растений одного вида. Поэтому интродукция растений в новые ареалы предполагает использование различных методов повышения устойчивости растений. В частности, для повышения соле- и засухоустойчивости можно использовать предпосевную подготовку семян (их закалку, капсулирование семян с добавлением стимуляторов, обработку семян различными физическими воздействиями и химическими препаратами и т.д.). При всех этих различных способах предпосевной обработки семян улучшаются посевные качества семян (всхожесть, энергия прорастания), ускоряется рост растений, увеличивается устойчивость к неблагоприятным факторам среды, что приводит в результате к увеличению урожайности.

Нами разработаны способы повышения солеустойчивости растений в пределах данных генотипов с помощью одного или комбинации из трех факторов: электромагнитной закалики семян, обработки семян красным или ультрафиолетовым светом, капсулирования семян с помощью экстрактов из корня солодки с добавлением ионов кальция. Показано, что из всех агротехнических мероприятий наиболее эффективными по соотношению «прибавка урожая/затраты на осуществление» является предпосевная закалика семян.

Нами проведены фенологические наблюдения и морфофизиологическая оценка изученных интродуциентов: выявлена коррелятивная связь между характером роста растений, приростом сухой массы и формированием площади листьев. Установлена существенная зависимость от уровня минерального питания темпов роста и развития, продуктивности интродуцируемых растений.

При интродукции растений на первых этапах наибольшее значение имеют фундаментальные исследования по биологии развития, фотосинтезу и биохимическому составу новых растений и их возможности адаптации в условиях нового региона произрастания (Кононков, 1998).

Необходимо также отметить, что недостаточное знание химического потенциала растения и отсутствие соответствующих технологий затрудняет широкое использование изученных интродуциентов и продуктов их переработки. В этой связи нами изучен биохимический состав интродуцируемых растений по принятой методике (Ярош и др., 1988).

Амарант относится к числу высокобелковых культур. В листьях содержится 21–35% белка, в соцветиях – 20–37%, а в стеблях – от 6 до 17% в пересчете на сухое вещество. Содержание белка в листьях и стеблях амаранта к началу цветения резко снижается. Содержание сухого вещества варьировало от 16 до 23% в зависимости от вида амаранта (23% сухого вещества обнаружено в листьях *A. cruentus*, 16% – у образцов К-342, К-343, принадлежащих к виду *A. hypochondriacus*). В стеблях содержится в среднем 18–20%, а в соцветиях 20–23% сухого вещества. Содержание каротинов в сырой массе листьев варьирует в пределах 2,35–10,8 мг%, в сухой массе – 12,8–64,5 мг%. В соцветиях содержится в 5–7 раз меньше каротина, чем в листьях.

В стеблях обнаружено минимальное количество каротина. Наиболее высоким содержанием каротина отличаются образцы *A. hybridus*, а. аргентинский, К-342. Количество сахаров в растениях амаранта составляет от 0,52 до 4,47% на сырую массу в листьях, от 0,35 до 3,6% – в соцветиях и от 0,61 до 7,5% в стеблях. Установлено, что химический состав зеленой массы амаранта существенно изменяется по фазам вегетации. Так, по мере старения растений от фазы бутонизации содержание сырого протеина в сухом веществе зеленой мас-

сы *Amaranthus edulis* снижается от 18,1 до 12,8%. Нами выявлен широкий диапазон изменчивости показателей химического состава амаранта, что связано с их видовыми особенностями и условиями возделывания (Сафаров, 2000).

Соя – высокобелковая и масличная культура. Биохимический состав соевых семян в зависимости от сортовых особенностей и условий произрастания также существенно различается. Содержание сырого протеина варьирует в пределах 38,8–43,8%, сырого жира 20,1–28,6%, сырой клетчатки 4,9–6,8%, сырой золы 5,4–6,3%, БЭВ – 25,9–30,8%. Изучение биоэкологических особенностей разных сортов сои показали возможность успешного возделывания их в разнообразных почвенно-климатических условиях в качестве как основной, так и повторной культуры.

По биохимическому составу семян изученных 14 образцов бамии (*Hibiscus esculentus* L.) также выявлены существенные различия. Содержание сухого вещества колебалось от 18,1% до 23,7%. Содержание белка варьировало от 15,8% до 18,3% на сухое вещество. В семенах бамии содержится от 16% до 21,5% масла и от 38,3 до 53,6% крахмала. Семена изученных образцов бамии отличаются высокой питательной ценностью и заслуживают повышенного внимания.

В клубнях топинамбура содержатся от 7 до 12% белка, 12–30% клетчатки, 45–57% БЭВ, 15–23% сахаров, 2–3% жира, 6–7% золы на абсолютно сухой вес. В зеленой массе топинамбура в фазу цветения содержится до 9% сырого протеина, 2% жира, 22–27% клетчатки, 40–48% БЭВ, 18–26% сахаров и 12–15% золы на абсолютно сухой вес.

В разные годы возделывания травы Колумба (*Sorghum alnum* Parodi) в фазу выметывания метелок в надземной биомассе содержание сухого вещества варьировало в пределах 16,3–21,9%, сырого протеина 2,9–7,2%, клетчатки 5,6–17,8%, сырого жира 0,3–0,8%, золы 2,4–4,1%. В семенах в пересчете на сухое вещество содержание белка составило 10,8–12,5%, масла 3,9–5,2%, клетчатки 9,3–10%, безазотистых экстрактивных веществ 57–61%, золы 3,0–3,2%.

У перспективной кормовой культуры *Crotalaria alata* L. в течение вегетации в надземной массе содержится 9,38–13,5% белка, 2,39–3,71% жира, 22,5–28,9% клетчатки, 10,5–15,3% золы.

У *Guizotia abyssinica* – 8,12% белка, 2,15–3,33% жира, 19,2–24,2% клетчатки, 7,8–11,0% золы. Показано, что в семенах кроталирии содержание масла составляет в среднем 4,14%, а в семенах нуга – 35,8%.

Биохимический состав изученных растений в ходе онтогенеза претерпевает существенные изменения в зависимости от генотипа и условий возделывания. В этой связи интересно наблюдать влияние минеральных удобрений на содержание углеводов в листьях и семенах интродуцируемых растений. Выявлено, что содержание углеводов зависит от фазы развития и условий минерального питания растений. Содержание углеводов в растениях, выращенных без удобрений существенно меньше, чем с удобрениями. Максимальное содержание углеводов в листьях наблюдается в фазе бутонизации (перед цветением).

Известно, что засоление почвы создает неблагоприятные условия для роста, развития и формирования урожая растений. Для сельского хозяйства наибольшую ценность представляют культуры, совмещающие солеустойчивость и высокую урожайность. В этой связи нами изучено влияние засоления почвы на биохимический состав семян. По результатам вегетационных опытов, слабое хлоридное и сульфатное засоления способствовали увеличению содержания белков и углеводов у амаранта, бамии и сои. Дальнейшее увеличение уровня засоления почвы приводит к снижению изученных показателей.

Резюмируя полученные результаты исследований можно отметить, что в зависимости от генотипа интродуцентов при действии различных экстремальных факторов (засоление почвы, засуха, низкие температуры, высокая инсоляция и др.) на растения наблюдаются структурные и функциональные изменения растительной клетки. Эти изменения вызывают нарушения основных физиологических процессов: фотосинтеза, дыхания, роста и развития и т.д., которые, в конечном счете, приводят к резкому снижению урожайности и снижению качества растительной продукции. Изменение разнообразных физиологических параметров при действии экстремальных факторов обусловлено взаимосвязанностью отдельных процессов в растении и саморегулируемостью его метаболизма в целом (Хочачка, Сомеро, 1987). Анализ динамики изменений физиологических параметров при стрессе и характера взаимосвязей отдельных звеньев метаболизма дает возможность более глубокого выяснения общей природы устойчивости растений, а также разработки общих принципов диагностики и приемов повышения устойчивости растений.

#### Литература

- Вульф Е.В., Малеева О.Ф. Мировые ресурсы полезных растений. Л., 1969. 565с.  
 Кононков П.Ф. Интродукция растений – важный резерв в решении проблемы продовольствия и кормопроизводства // Интродукция нетрадиционных и редких сельскохозяйственных растений. Матер. конф. Т. 1. Пенза, 1998. С. 25–28.  
 Сафаров А.К. Особенности роста, развития и химического состава двух видов амаранта: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Ташкент, 2000. 21 с.  
 Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М., 1987. 398 с.

Ярош Н.П., Богатова М.Г., Воскресенская В.В., Самородова Г.Г. Определение химических веществ кормовых трав и корнеплодов для оценки их качества. Л., 1988. 104 с.

## ИНТРОДУКЦИЯ ОДНОЛЕТНИХ И ДВУЛЕТНИХ ТРАВЯНИСТЫХ ЦВЕТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ В ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ-ИНСТИТУТЕ

Святковская Е.А., Тростенюк Н.Н.

Апатиты, Мурманская обл., Полярно-альпийский ботанический сад-институт  
Кольского научного центра РАН

Группа однолетних и двулетних травянистых цветочных растений является самой многочисленной и наиболее распространенной группой декоративных интродуцентов. В цветочном оформлении урбанизированных территорий Кольского Заполярья она занимает одно из ведущих мест и служит главным «инструментом» в руках озеленителей, благодаря большому разнообразию окрасок и форм цветков, кустов, продолжительности цветения и хорошей приживаемости при пересадке. Удельный вес цветочных композиций из однолетних и двулетников в заполярных городах составляет от 26,0 до 95,0% от общей площади цветников. В настоящее время ассортимент растений, используемый для озеленения городов, представлен 32 видами. Наиболее распространены *Calendula officinalis* L., *Tagetes patula* L., *Viola wittrockiana* Gams., *Antirrhinum majus* L., *Alyssum maritimum* Lam. и *Cineraria maritima* L. (Святковская и др., 2008).

Первые работы по интродукции однолетников на Крайний Север проведены в 1924 году Хибинской опытной станцией (в настоящее время Полярная опытная станция Всесоюзного института растениеводства). С 1932 года изучением однолетних и двулетних цветочных растений и разработкой зонального ассортимента занимается Полярно-альпийский ботанический сад-институт. В 1936 году сотрудник Сада Г.Э. Шульц изучил влияние полярного дня на некоторые виды однолетников. Позднее в своей работе Н.А. Аврорин (1941) рекомендовал 57 видов растений данной группы для озеленения городов Мурманской области. Особый вклад в интродукцию декоративных однолетников и двулетников на Крайний Север внесла выдающийся ученый и цветовод Заполярья Тамара Георгиевна Тамберг. За период с 1947 по 1955 год ею испытано 140 видов из 29 семейств. Наиболее изучены следующие семейства: *Asteraceae* Dumort. – 44 вида, *Scrophulariaceae* Juss. – 12, *Hydrophyllaceae* R. Br. – 10, *Brassicaceae* Burnett – 8, *Solanaceae* Juss. – 6, *Caryophyllaceae* Juss. – 6, *Portulacaceae* Juss. – 6, *Papaveraceae* Juss. – 5, *Ranunculaceae* Juss. – 5, *Polemoniaceae* Juss. – 4, *Aizoaceae* Rudolphi – 3, *Onagraceae* Juss. – 3, *Boraginaceae* Juss. – 3, *Chenopodiaceae* Vent. – 3, *Amaranthaceae* Juss. – 2, *Fabaceae* Lindl. – 2, *Malvaceae* Juss. – 2, *Begoniaceae* R. Br. – 2, *Convolvulaceae* Juss. – 2, *Campanulaceae* Juss. – 2, *Balsaminaceae* A. Rich. – 2. Остальные семейства представлены единично *Verbenaceae* J. St. – Hil., *Violaceae* Batsch, *Tropaeolaceae* DC., *Resedaceae* S.F. Gray, *Linaceae* Dumort., *Lobeliaceae* R. Br., *Dipsacaceae* Juss., *Loasaceae* Lindl. Количество видов не всегда говорит о значимости того или иного семейства. В своей работе Т.Г. Тамберг (1958) выделила три группы декоративных однолетних и двулетних цветочных растений для выращивания в открытом грунте Мурманской области: вполне пригодные виды, менее приспособленные, имеющие ограниченное применение. Наиболее многочисленной являлась первая группа растений, которая включала 84 вида, вторая – 35 и третья – 12 видов. К данным группам отнесены виды, которые в той или иной степени могут произрастать в условиях Мурманской области.

Целью нашей работы, после длительного перерыва в изучении однолетних растений, была разработка обновленного зонального ассортимента. Основой для проведения исследований, как уже было отмечено выше, являлись научные разработки по данному вопросу, проведенные Т.Г. Тамберг. За период 1995–2007 гг. на опытных площадках Полярно-альпийского ботанического сада-института испытано свыше 150 видов и более 300 различных сортов однолетних и двулетних цветочных растений, принадлежащих к 29 семействам. Среди изученных растений наибольшее число сортов имеют следующие виды: *Tagetes patula* – 36 сортов, *Petunia hybrida* hort. – 14, *Viola wittrockiana* – 14, *Antirrhinum majus* – 11, *Callistephus chinensis* (L.) Nees – 10, *Calendula officinalis* – 9, *Cineraria maritima* – 7, *Begonia semperflorens* Link et Otto. – 8, *Godetia grandiflora* Lindl. – 6. У других видов от 1 до 5 сортов. Опытные посадки проводились рассадным способом на площадках открытого грунта Полярно-альпийского ботанического сада-института (г. Кировск). Для выращивания рассады использовались семена, полученные в результате семенного обмена по каталогам между ботаническими садами России, ближнего и дальнего зарубежья.

Проведенное в течение многих лет испытание большого разнообразия видов и сортов однолетников и двулетников в северных условиях дало возможность выделить из их числа наиболее пригодные виды, дающие хороший декоративный эффект при условии соблюдения агротехники. В настоящее время зональный ассортимент однолетних и двулетних цветочных растений включает 88 видов из 22 семейств. Наиболее распространены представители семейств *Asteraceae* (36,0%), *Brassicaceae* (13,0%), *Amaranthaceae* (10,0%), *Solanaceae* (8,3%), *Malvaceae* (6,6%) и *Papaveraceae* (5,0%). Менее представлены семейства *Aizoaceae*,

*Hydrophylaceae, Verbenaceae, Onagraceae, Scrophulariaceae, Violaceae, Caryophyllaceae, Tropaeolaceae, Resedaceae, Polemoniaceae, Lobeliaceae, Begoniaceae, Convolvulaceae, Fabaceae, Boraginaceae* и *Chenopodiaceae*. Весь рекомендуемый ассортимент поделен на две группы: основной и ограниченный. В основной ассортимент включены растения, которые могут быть использованы для промышленного размножения. К данной группе отнесено 59 видов. Основу второй группы составляют виды, мало пригодные для цветочного оформления городов, но, в то же время, могут быть широко использованы для озеленения приусадебных участков. Ограниченность использования этой немногочисленной группы высокодекоративных растений заключается в некоторых особенностях агротехники, в частности, необходимости укрытия в период похолодания. Рекомендуемый ассортимент однолетних и двулетних цветочных растений рассмотрен по использованию, высоте, окраске цветков, времени цветения, скорости развития, то есть по всем показателям, необходимым для составления цветочных композиций.

По использованию декоративных однолетников и двулетников выделено четыре группы: цветочно-декоративные, лиственно-декоративные, вьющиеся (ампельные) и сухоцветы (бессмертники).

В цветочно-декоративную группу включены растения, которые имеют декоративную ценность только в цветущем состоянии. Данная группа является самой многочисленной и включает 72 вида. Наиболее распространены следующие виды: *Calendula officinalis*, *Tagetes patula*, *Petunia hybrida*, *Antirrhinum majus*, *Cosmos bipinnatus* Cav., *Godetia grandiflora*, *Alyssum maritimum*, *Ageratum mexicanum* Sims., *Nemesia strumosa* Benth., *Schizanthus wisetonensis* Low., *Chrysanthemum segetum* L. и *Viola wittrockiana*.

К лиственно-декоративным отнесены виды, декоративную ценность которых представляют не столько цветки, сколько вегетативные органы – листья и стебли, имеющие яркую окраску или другие морфологические особенности. В зональном ассортименте данная группа представлена 11 видами: *Amaranthus caudatus* L., *A. tricolor* L., *Begonia semperflorens*, *Cineraria maritima*, *Pyrethrum parthenium* Smith., *Brassica oleracea* L., *Brassica oleracea* var. *acephala* DC., *Kochia trichophylla* Stapf., *K. scoparia* (L.) Schrad., *Mesembryanthemum pyropaeum* Haw., *M. criniflorum* L.

Одна из самых малочисленных групп – вьющиеся растения. В нее включено 5 видов: *Tropaeolum majus* L., *Lathyrus odoratus* L., *Ipomea purpurea* (L.) Roth, *I. tricolor* Cav., *Lobelia erinus* L. Представители данной группы незаменимы для озеленения балконов.

Виды, вошедшие в четвертую группу – сухоцветы, имеют пленчатые чешуи, обертки и околоцветник, которые в сухом состоянии не теряют формы и окраски. Представители данной группы не используются в озеленении заповедных городов, но в то же время очень популярны среди цветоводов-любителей. Из сухоцветов в ассортимент включены два вида: *Helichrysum bracteatum* Willd., *Helipterum roseum* Benth.

Очень важным показателем при создании декоративных композиций является высота. По высоте растений в зональном ассортименте выделено три группы: низкие, средние и высокие. В первую группу включены растения с низкой (до 20 см) и компактной формой куста. Такие виды составляют 14,0% от общего количества. К ним относятся *Alyssum maritimum*, *Ageratum mexicanum*, *Tagetes patula* (некоторые сорта), *Iberis umbellata* L., *I. amara* L., *Mesembryanthemum pyropaeum*, *M. criniflorum*, *Eschscholtzia californica* Cham., *Phlox drummondii* Hook. (сорт *Ethnie Scarlet*), *Pyrethrum parthenium*, *Nemophila menziesii* Hook. et Arn., *N. maculate* Benth. ex Lindl.

Группа средних однолетников представлена растениями высотой от 20 до 50 см. Это самая многочисленная группа и на ее долю приходится 62,0% видов. Необходимо отметить, что в данную группу входят почти все однолетники, наиболее распространенные в цветочном оформлении заповедных городов.

Высокие летники (свыше 50 см) используются для оформления заднего плана на рабатках и миксбордерах. Они составляют 24,0% от общего количества видов. В состав данной группы, так же как и предыдущей, входят и широко распространенные виды. К ним относятся *Cosmos bipinnatus*, *Clarkia unguiculata* Lindl., *Tagetes erecta* L., *Nicotiana affinis* T. Moor., *Impatiens balsamina* L., *Centaurea cyanus* L., *Godetia grandiflora*, *Chrysanthemum segetum*.

Многолетние наблюдения за растениями показали, что время цветения существенно меняется в зависимости от погодных условий. Тем не менее, нами выделено три группы по периоду цветения: раннецветущие (июнь-начало июля), летнецветущие (июль-начало августа), позднецветущие (конец августа – начало сентября). Самой многочисленной является вторая группа, которая включает 52 вида. Анализ зонального ассортимента по времени цветения однолетних цветочных растений дал возможность также выделить виды мало пригодные для северных условий вследствие очень позднего и недружного цветения. К ним отнесены *Scabiosa columbaria* L., *Zinnia elegans* Jacq., *Salvia splendens* Ker-Gawl., *Ipomea purpurea*, *I. tricolor*, *Kochia scoparia*, *Matthiola incana* (L.) R.Br. var. *annua* Voss., *Lavatera trimestris* L., *L. thuringiaca* L. и *Malope trifida* Cav. Данные виды не рекомендуются для массового размножения, но могут быть использованы для создания небольших цветников на приусадебных участках, территориях детских дошкольных учреждений и школ.

По скорости развития (периоду от посева до цветения) выделено четыре группы растений: быстроразвивающиеся (70–80 дней), среднеразвивающиеся (90–100 дней), с замедленным развитием (100–130 дней), с

очень поздним развитием (свыше 130 дней). Наибольшее число видов рекомендуемого ассортимента относится ко второй и третьей группам. Анализ результатов наблюдений показал, что наиболее перспективными для полярных условий являются виды с быстрым развитием, а также те, которые устойчивы к пониженным температурам. Виды с долгим периодом от посева до цветения очень не рентабельны для условий Мурманской области, так как основное цветение наблюдается в сентябре. Необходимо также отметить, что в настоящее время у видов из третьей и четвертой групп имеются сорта, которые зацветают значительно раньше.

В ассортименте однолетних цветочных растений выделены виды с душистыми цветками: *Alyssum maritimum*, *Reseda odorata* L., *Nicotiana affinis*, *Phlox drummondii*. Эти растения и в северных условиях не теряют данного качества. Прекрасным тонким ароматом обладают некоторые сорта *Petunia hybrida*, сильно, но не всегда приятно пахнут *Tagetes patula* и *Calendula officinalis*.

Большинство видов декоративных однолетников теплолюбивы, это подтверждает тот факт, что их родиной в основном являются южные страны, преимущественно тропические и субтропические районы. Анализ зонального ассортимента однолетних и двулетних цветочных растений по происхождению показал, что в нем есть представители из Средиземноморья, Северной и Южной Америки, Северной и Южной Африки, Азии, Австралии, Новой Зеландии и других регионов. Наибольшее число видов произошло из районов Средиземноморья (36,0%) и Южной Америки (26,0%). Виды тропических районов Южной Америки наиболее чувствительны к пониженным температурам. Среди видов европейского происхождения или умеренного пояса других материков особенно чувствительных к летним заморозкам видов значительно меньше.

Важнейшим критерием успешности интродукции однолетних и двулетних цветочных растений на Крайний Север является способность к плодоношению и завершению жизненного цикла в условиях Кольского Севера. По нашим наблюдениям, 55,0% рекомендуемого ассортимента ежегодно дают зрелые семена, которые имеют всхожесть от 70,0 до 100,0%. Успешно заканчивают вегетацию с вызреванием семян виды из Средиземноморья, Европы, Северной Америки. У 45,0% видов семена завязываются, но созревают не ежегодно или в малом количестве.

Особенностью выращивания данной группы растений в Заполярье является устойчивость их к резким понижениям температуры в начале июля и конце августа. В зависимости от этого определены оптимальные сроки посадки рассады в открытый грунт. Для проведения данного мероприятия наиболее благоприятным является период с 20 июня по 5 июля. В начале рекомендуемого срока можно высаживать всего 29 видов, в основном происхождением из Средиземноморья. Достаточно хорошо также адаптировались в северных условиях представители Северной Америки. Менее перспективны для использования в открытом грунте заполярных городов декоративные однолетние цветочные растения из Южной Америки.

Благодаря устойчивости к экстремальным климатическим условиям Кольского Севера однолетние и двулетние травянистые цветочные растения являются важным и ценным посадочным материалом для озеленения городов нашего региона. Целью нашей дальнейшей работы является расширение видового и сортового разнообразия декоративных растений данной группы.

#### Литература

Аврорин Н.А. Чем озеленять города и поселки Мурманской области и северные районы Карело-Финской ССР. Кировск, 1941. 126 с.

Святковская Е.А., Тростенюк Н.Н., Гонтарь О.Б. Ассортимент однолетних и двулетних цветочных растений для озеленения городов Кольского Заполярья // Проблемы озеленения крупных городов. Матер. XI Междунар. научно-практической конференции. Москва, 2008. С. 72–74.

Тамберг Т.Г. Однолетние и двулетние декоративные растения в условиях Кольского полуострова // Декоративные растения для Крайнего Севера. М.-Л., 1958. С. 104–181.

## ИНТРОДУКЦИЯ КОРНЕВИЩНЫХ, ЛУКОВИЧНЫХ И КЛУБНЕЛУКОВИЧНЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ В ЦЕНТРАЛЬНОМ СИБИРСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

Седелникова Л.Л.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

В настоящее время интродукционные исследования в ботанических садах России значительно возросли. Интродукция стала не только проблемой, которая самостоятельно решает теоретические и практические задачи, но и вносит существенный научный вклад в область многих ботанических дисциплин. Интродукционное испытание растений, имеющих разное эколого-географическое происхождение, в конкретных почвенно-климатических условиях определяет адаптационную способность вида и сорта, что особенно важно для их рационального использования. Выявление онтогенетических, структурно-ритмологических, анатомо-биохими-

ческих особенностей у дикорастущих и культурных растений в ходе интродукционного эксперимента позволяет установить многофункциональность нормы реакции их биоморфологических признаков на условия среды. Основоположники теоретических основ интродукции положили глубокий фундамент в развитие современных исследований (Вавилов, 1926; Базилевская, 1964; Аврорин, 1956).

В Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН в Новосибирске проводятся многолетние исследования декоративных травянистых поликарпиков класса однодольных из семейств Красоднезовых – *Hemerocallidaceae* R. Br., Хостовых – *Hostaceae* Tratt., Лилейных – *Liliaceae* Juss., Касатиковых – *Iridaceae* Juss., Гиацинтовых – *Hyacinthaceae* Batsch, Осенниковых – *Melanthiaceae* Batsch.

Работа проводится в различных направлениях. Начальный этап сводится к подбору дикорастущих и культурных декоративных растений инорайонных и местной флор в условия лесостепной зоны Западной Сибири и первичному испытанию. Одновременно изучается онтогенез и морфогенез с элементами органогенеза, биология цветения, анатомо-биохимические особенности, репродуктивная способность, декоративно-хозяйственные качества интродуцентов. Основная экспериментальная работа проведена с 1978 по 2007 гг. в лаборатории интродукции декоративных растений. С 1975–87 гг. нами изучено 370 сортов гладиолуса гибридного, с 1985–2001 гг. 76 видов и 229 сортов луковичных и клубнелуковичных геофитов (Седельникова, 2002), с 2002–2007 гг. 130 сортов и 12 видов корневищных поликарпиков (табл.).

**Декоративные геофиты, прошедшие интродукционное испытание в лесостепной зоне Западной Сибири**

| Род                      | Число видов * | Число сортов * | Жизненная форма                                                                                                                                   |
|--------------------------|---------------|----------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Iridaceae</i>         |               |                |                                                                                                                                                   |
| <i>Iris</i>              | 2 : 2         | 45 : 60        | короткокорневищно-кистекорневой или плотно-дерновинный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным длинным или коротким прямостоящим побегом |
| <i>Crocus</i>            | 16 : 10       | 43 : 20        | клубнелуковичный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным коротким побегом                                                                |
| <i>Gladiolus</i>         | 5 : 1         | 540 : 98       | клубнелуковичный симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточным длинным побегом                                                             |
| <i>Hostaceae</i>         |               |                |                                                                                                                                                   |
| <i>Hosta</i>             | 8 : 8         | –              | короткокорневищно-кистекорневой симподиально нарастающий поликарпик с розеточным или полурозеточным прямостоящим длинным побегом                  |
| <i>Hemerocallidaceae</i> |               |                |                                                                                                                                                   |
| <i>Hemerocallis</i>      | 3 : 3         | 70 : 70        | короткокорневищно-кистекорневой моноподиально нарастающий поликарпик с розеточным или полурозеточным прямостоящим длинным побегом                 |
| <i>Hyacinthaceae</i>     |               |                |                                                                                                                                                   |
| <i>Chionodoxa</i>        | 4 : 4         | –              | луковичный симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточным коротким побегом                                                                  |
| <i>Camassia</i>          | 3 : 3         | –              | луковичный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным или полурозеточным длинным побегом                                                    |
| <i>Ornithogalum</i>      | 4 : 4         | –              | луковичный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным или полурозеточным прямостоящим коротким или длинным побегом                          |
| <i>Muscari</i>           | 15 : 15       | 5 : 2          | луковичный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным коротким побегом                                                                      |
| <i>Puschkinia</i>        | 2 : 2         | –              | луковичный моноподиально нарастающий поликарпик с розеточным коротким побегом                                                                     |
| <i>Scilla</i>            | 3 : 3         | –              | луковичный моноподиально нарастающий поликарпик с розеточным коротким побегом                                                                     |
| <i>Liliaceae</i>         |               |                |                                                                                                                                                   |
| <i>Erythronium</i>       | 1 : 1         | 1 : –          | корневищно-луковичный симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточным коротким побегом                                                       |
| <i>Melanthiaceae</i>     |               |                |                                                                                                                                                   |
| <i>Colchicum</i>         | 4 : 2         | –              | клубнелуковичный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным коротким побегом                                                                |

Примечание: \* – В числителе число видов и сортов прошедших интродукционное испытание; в знаменателе число имеющихся в коллекции в 2007 г.

В условиях интродукционного эксперимента исследование возрастного состояния таксона детально отражает особенности морфогенеза растения. Монокарпический побег служит структурной единицей системы побегов и представлен главным (материнским) побегом и побегами возобновления у взрослых особей. Жизненный цикл включает латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный периоды, первые три периода нами подробно изучены у представителей родов *Scilla* L., *Puschkinia* Adam, *Muscari* Mill., *Ornithogalum* L., *Fritillaria* L., *Colchicum* L., *Chionodoxa* Boiss., *Camassia* Lindl., *Erythronium* L., *Hyacinthella* Schur, *Galtonia* Decne., *Endymion* Dum., *Brimeura* Salisb и др. Установлено, что биологические закономерности онтогенеза и морфогенеза луковичных и клубнелуковичных геофитов определяются структурно-органогенетическими процессами развития главного побега и побега возобновления у биоморф с разными моделями побегообразования. Ритмы роста и развития связаны с малым жизненным циклом монокарпического побега, состоянием конуса нарастания и его органогенезом в предзимний период. Критерием начала цветения растений каждого феноритмотипа служит сумма положительных температур региона Сибири. Анализ фенологического спектра позволил выделить среди них три группы по принадлежности к теплу: 1 – микротермофиты, т.е. растения с низкой 20°C; 3 – мегатермофиты – растения с термофильностью, развивающиеся в условиях



среднедекадной температуры вегетационного периода при 10–15°C; 2 – мезотермофиты растения, нуждающиеся в умеренных температурах при среднедекадной температуре за вегетационный сезон 15– с высокой термофильностью при среднедекадной температуре за вегетационный период 20–25°C. К первому феноритмотипу отнесены весеннецветущие эфемероиды, коротковегетирующие, ко второму раннелетнецветущие гемизфемероиды с весенне-раннелетней вегетацией, коротковегетирующие, к третьему – летнеосеннецветущие геофиты с длительной весенне-летней вегетацией. Большинство из них приурочены к теплоумеренному климату. На наш взгляд, эколого-морфологическая трансформация побеговой системы геофитов шла одновременно в мезофитном и ксерофитном направлениях, что на современном этапе развития обеспечило устойчивую ксеромезофитную линию их существования с широким культированным ареалом.

Зимостойкость вегетативных органов луковичных геофитов один из показателей их интродукционной способности. Определение запасных веществ у представителей рода *Muscari* показало, что содержание сахара и крахмала в луковицах *M. armeniacum*, *M. neglectum*, *M. coeruleum*, *M. comosum* и сорта 'Early Giant' в процентном отношении в 2,5–6 раз больше, чем у *M. botryoides* и сорта 'Blue Spike' в период предзимья (Седельникова, Кукушкина, 2007).

Изучено 70 сортов *Hemerocallis hybridus*. Онтоморфологическое исследование сеянцев красоднева гибридного показало, что прегенеративный период у них продолжается два года. На третий год жизни наступает генеративный период. Установлено, что красодневы относятся к короткокорневищным-кистекорневым геофитам с моноподиальной розеточной моделью побегообразования. Таким образом, тип нарастания побега моноподиален с прегенеративного периода и сохраняется в продолжение всего генеративного периода. Установлено, что взрослые особи лилейника гибридного имеют два вида побега – ортотропные и плагиотропные, на которых заложены спящие почки. Ортотропный тип отмечен у сортов 'Nob Hil', 'Solid Scarlett', 'Beloved Country', плагиотропный – у 'Margaret Perry', 'Regal Ai'r. Наблюдается формирования клиноапогеотропных подземных побегов. Разнообразие побегообразования у красодневов требует в дальнейшем более детального сравнительного исследования на видовом уровне. Вегетативное размножение происходит за счет ежегодного нарастания от 3 до 5-ти побегов. Динамика фенологического спектра развития садовых культиваров красоднева и видовых хост позволяет определить их в группу ранне-летне- и летнеосеннецветущих геофитов с длительной весенне-летне-осенней вегетацией.

Сортовое разнообразие коллекции сем. *Iridaceae* составляет 60 сортов ириса гибридного и сибирского (1989–2005 гг.). Для условий Новосибирской области хорошо использовать сорта ириса сибирского: 'Cambridge', 'Blue Cap', 'Mandy Morse', 'Snow Crest', 'Фиалковый'. По сравнению с группой бородачатых ирисов они более устойчивы к болезням, отличаются повышенной зимостойкостью, высокой приживаемостью и коэффициентом размножения. Ежегодно обильно цветут и плодоносят с 16 по 27 июня. Для условий лесостепной зоны рекомендуем сорта из группы белых: 'Шнеекениген' ('Schneekonigin'), 'Сноу Крест' ('Snow Crest'); голубых: 'Маунтейн Лейк' ('Mountein Lake'), Кэмбридж (Cambridge), Блу Кэйп (Blue Cape); темно-фиолетовых с пурпурным оттенком: 'Фиалковый' ('Fialcovii'), 'Гранд Юнкшн' ('Grand Junction'), 'Хелен Астор' ('Helen Astor'), 'Биг Блу' ('Big Blue').

За 2002–2007 гг. прошли интродукционное испытание виды хост: *Hosta albo-marginata* (Hook.) Nyl. – Х. белоокаймленная, *H. fortunei* (Baker) Bailey – Х. Форчуна, *H. decorate* Bailey – Х. Декората, *H. lancifolia* Engl. – Х. ланцетолистная, *H. plantaginea* (Lam.) Aschers. – Х. подорожниковая, *H. sieboldiana* (Hook.) Engl. – Х. Зибольда, *H. undulata* (Otto et A. Dietr.) Bailey – Х. волнистая, *H. ventricosa* Stearn – Х. вздутая. Начало отрастания хост в лесостепной зоне Западной Сибири наблюдали в конце третьей декады мая. У *Hosta albo-marginata* и *H. lancifolia* генеративный побег – облиственный, листья на побеге расположены поочередно. Первые этапы роста и развития у хост проходят замедленно, лишь ко второй декаде июня у особей развернуто от пяти до девяти листьев. Формирование листьев и развитие листовой пластинки у хост происходит в течение всего вегетационного периода до наступления осенних заморозков. У особей генеративного состояния начало бутонизации отмечено в третьей декаде июня, а начало цветения в первой – второй декадах июля. Продолжительность цветения одного генеративного побега составляла 35–45 дней. У средневозрастных особей в среднем 5–27 генеративных побегов, которые цветут не всегда одновременно. Цветки распускаются в акропетальном направлении. В соцветии отмечено начало плодоношения нижних цветков в третьей декаде августа и цветение верхних. Поэтому в среднем декоративность у всех изученных видов продолжалась с июля по сентябрь месяцы. Побег – розеточного и полурозеточного типа. Анатомический анализ показал, что лист у хост амфистоматический, однако у Х. Декората и Х. Зибольда он близок к гипостоматическому. Устьица в основном имеют аперигенный тип (*H. albo-marginata*, *H. plantaginea*, *H. sieboldiana*, *H. decorate*), реже тетраперигенный (*H. undulate*, *H. lancifolia*). Антиклинальные стенки нижней эпидермы у всех видов утолщенные и извилистые, однако степень их неровности разная и имеет видовые отличия. Устьица у хост расположены строго параллельно оси листа, на абаксиальной стороне их число в 3–8 раз больше, чем на адаксиальной. Эпидермальные клетки крупные (особенно с адаксиальной стороны листа), малочисленность пор в клетке (1–5 шт.), расположение устьиц по отношению к поверхности листовой пластинки на уровне эпидермиса

*H. albo-marginata*, *H. plantaginea*, *H. undulate*, *H. lancifolia*. Это характерно для видов мезофитных местообитаний. Большая листовая поверхность у хост способствует высокой транспирационной способности растений, что позволяет выделить их в число перспективных декоративнолиственных культур для мезо- и ксеромезофитных условий выращивания с разной степенью освещенности, что часто наблюдается в урбанизированных экосистемах городского ландшафта Новосибирска.

Исследование биоморфологических особенностей корневищных, луковичных и клубнелуковичных декоративных геофитов в условиях интродукционного эксперимента способствует выявлению устойчивого видового и сортового разнообразия, сохранению их в культуре, а также рациональному использованию.

#### Литература

- Аврорин Н.А. Переселение растений на Полярный Север (эколого-географический анализ). М.; Л., 1956. 258 с.  
 Базилевская Н.А. Теории и методы интродукции. М., 1964. 131 с.  
 Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. бот. ген. и селекции. 1926. Т. 16. Вып. 2. С. 1–138.  
 Седельникова Л.Л. Биоморфология геофитов в Западной Сибири. Новосибирск, 2002. 307 с.  
 Седельникова Л.Л., Кукушкина Т.А. Запасные вещества в луковичах мышиного гиацинта // Современные проблемы интродукции и сохранения биоразнообразия: Материалы Межд. научн. конф., посвящ. 70-летию Бот.сада. Воронеж, 2007. С. 306–311.

### О ВОЗМОЖНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ АДОНИСА ЛЕТНЕГО (*ADONIS AESTIVALIS*) КАК ИСТОЧНИКА АСТАКСАНТИНА

Сиротин А.А., Дейнека В.И., Сиротина С.С.

Белгород, Белгородский государственный Университет

Расширению ареалов распространения определенных видов растений способствует их интродукция.

Род адонис, или горицвет *Adonis* L. семейства лютиковые относится к малочисленным (около 50 видов), отличающимся большим биоразнообразием: многолетние или однолетние травы.

Наиболее известными из них являются: Адонис весенний *Adonis vernalis* L., который занесен в Красную книгу Белгородской области, категория и статус – IV – особо ценный вид для территории Белгородской области; Адонис сибирский или апенинский *A. sibiricus* L. – вид включен в Красные книги Иркутской и Читинской областей, Бурятии, Якутии, Монголии, категория и статус – III – список редких и исчезающих растений (Камышев, 1978); А. золотистый *A. chrysocyathus* L., А. волжский *A. wolgensis* L., который занесен в Красную книгу Белгородской области, статус – III – редкий вид в Европейской части России; А. туркестанский *A. turcestanicus* L. и др. (Камышев, 1978).

Нас заинтересовал вид Адонис летний *A. aestivalis*, культивируемый как цветочный однолетник, в лепестках которого обнаружено высокое содержание астаксантина, одного из наиболее активных антиоксидантов.

Так, обнаружено высокое содержание данного антиоксиданта в лепестках растений Адониса летнего *A. aestivalis* L. (Seybold, Goodwin, 1959), что дает возможность добывать астаксантин на промышленном уровне, именно этот вид стал предметом наших исследований.

Выяснение возможности выращивания Адониса летнего как источника астаксантина и извлечения его в промышленных масштабах проведено в полевом мелкоделяночном эксперименте.

В течение 2006–2007 гг. нами исследована возможность культивирования данного вида как источника астаксантина как посевом семян с разными способами подготовки, так и рассадным методом в разные сроки.

В 2006 г. нами был поставлен полевой эксперимент по влиянию полного минерального удобрения на рост, развитие и продуктивность адониса летнего, были использованы семена декоративной формы адониса летнего (сорт «Огонек», ООО «Семена НК», Россия). Посев был произведен сухими семенами в защищенном грунте 10.02.2006 г., первые всходы появились 26.02, т.е. на 16-й день, полные всходы – на 18-й день от посева. Высадка рассады проводилась с 7.05.2006 г. с недельными интервалами на подготовленный опытный участок в соответствии с требованиями методики (Моисейченко, 1996).

Фенологические наблюдения показали медленный темп роста надземных органов и развития в рассадный период.

Отмечена задержка в росте и развитии после пикировки, что, вероятно, потребует в дальнейшем выращивания рассады без пикировки или с пикировкой в раннем возрасте. Обращает на себя внимание тот факт, что корневая система значительно опережает в росте надземную часть.

Таким образом, выращивание адониса летнего рассадным способом вполне перспективно и требует дальнейших исследований.

## ИНТРОДУКЦИЯ

Нами были изучены 2-й и последующие этапы органогенеза, исследования в этом направлении будут продолжены.

Фенологические наблюдения (табл. 1) показали существенные различия в реакции растений на срок посева.

Таблица 1

### Влияние сроков посева и полного минерального удобрения на рост и развитие растений Адониса летнего (2006 г.)

| Варианты                                                | Дата посева | Дата полных всходов | Дата высадки рассады | Дата фазы цветения | Дата конца вегетации | Длительность вегетационного периода |
|---------------------------------------------------------|-------------|---------------------|----------------------|--------------------|----------------------|-------------------------------------|
| Опыт (N <sub>45</sub> P <sub>45</sub> K <sub>45</sub> ) | 10.02       | 28.02               | 7.05                 | 2.06               | 15.08                | 158                                 |
| Контроль                                                | 10.02       | 28.02               | 17.05                | 3.06               | 20.08                | 163                                 |
|                                                         | 17.02       | 8.03                | 14.05                | 9.06               | 27.08                | 182                                 |
|                                                         | 24.02       | 12.03               | 21.05                | 23.06              | 10.10                | 232                                 |
|                                                         | 3.03        | 18.03               | 28.05                | 7.07               | 4.11                 | 231                                 |

Общая длительность вегетационного периода изменялась под влиянием удобрений, которые усугубили действие длительной засухи в июне 2006 года, что привело к сокращению его в опыте 1 срока сева на 5 дней, относительно контроля. Тогда как последующие сроки сева позволили удлинить период вегетации до 232 и 231 дня, т.е. вплоть до заморозков в –8...–9°C, что обеспечило цветение Адониса летнего, а также возможность сбора лепестков с 2.06 по 4.11.06 года, т.е. в течение 155 дней.

Как видно из данной табл. 2, при урожае лепестков от 101,42 до 368,83 кг на га в зависимости от варианта опыта при среднем содержании астаксантина 1100 мг%, общий урожай его колеблется от 1,12 кг на га (при 3 сроке посева) до 4,05 кг на га (при 4 сроке посева).

Таблица 2

### Влияние сроков посева и внесения полного минерального удобрения на продукцию астаксантина (2006 г.)

| Сроки посева | Варианты | Количество цветков на 1 раст., шт. | Средняя масса лепестков с 1 цветка, мг | Масса лепестков, кг/га | Продукция астаксантина, кг/га | t    |
|--------------|----------|------------------------------------|----------------------------------------|------------------------|-------------------------------|------|
| 1            | контроль | 39,7                               | 0,0452                                 | 215,33                 | 2,37                          | 1,22 |
|              | опыт     | 43,9                               | 0,0452                                 | 233,23                 | 2,57                          |      |
| 2            |          | 28,4                               | 0,0452                                 | 154,04                 | 1,69                          | 4,03 |
| 3            |          | 18,7                               | 0,0452                                 | 101,42                 | 1,12                          | 6,7  |
| 4            |          | 68                                 | 0,0452                                 | 368,83                 | 4,05                          | 5,8  |

Примечания: Теоретич.  $t_{\text{табл.}}(0,95) = 2,10$  и  $t_{\text{табл.}}(0,99) = 2,88$ , общая ошибка = 6,75%.

В 2007 г. нами был поставлен лабораторно-полевой эксперимент по влиянию способов подготовки семян на рост, развитие и продуктивность растений Адониса летнего: контроль – посев сухими семенами и 2 опытных варианта – с прогревом семян при температуре +30°C – 21 день и стратификация при +5°C – 21 день. Определялись полевая всхожесть и энергия прорастания семян. Первые всходы появились на 15-й день, а массовые всходы на 31-й день и продолжали появляться до 26 апреля 2007 г., т.е. 43 дня от посева. Выявлена разница в энергии прорастания между вариантами. Так, на 31-й день в контроле взошло 53% семян, в варианте с прогревом – 62% и стратифицированных семян – 87%. В дальнейшем при появлении всходов эта разница сохранялась.

Необходимо отметить, что каждый побег у Адониса летнего заканчивается цветком. Так, число боковых побегов в обоих опытных вариантах оказалось в 1,5–2 раза больше контроля, особенно в варианте со стратификацией семян. Возросла также суммарная длина боковых побегов в этих вариантах в 1,5–1,7 раза относительно контроля.

Как видно из данных табл. 3, при урожае лепестков от 658,5 до 128,1 кг/га в зависимости от варианта опыта при среднем содержании астаксантина 1100 мг%, общий урожай его колеблется от 0,724 кг/га (в контрольном варианте) до 1,409 кг/га (при стратификации), что значительно отличается от данных 2006 года.

Таблица 3

### Влияние способов подготовки семян Адониса летнего на сбор астаксантина с единицы площади (2007 г.)

|                                                      | Вариант                 |                           |                                 |
|------------------------------------------------------|-------------------------|---------------------------|---------------------------------|
|                                                      | Контроль (сухие семена) | Прогрев при 30°C, 21 день | Стратификация при +5°C, 21 день |
| Ср. кол-во растений на 1 м <sup>2</sup> , шт.        | 5,60                    | 6,40                      | 4,92                            |
| Ср. кол-во цветков на 1 раст., шт.                   | 28                      | 40                        | 62                              |
| Ср. масса лепестков с 1 раст., г                     | 1,176                   | 1,680                     | 2,604                           |
| Сбор лепестков с 1 м <sup>2</sup> , г/м <sup>2</sup> | 6,585                   | 10,752                    | 12,811                          |
| Ср. содержание астаксантина в 1 г лепестков, %       | 1,1                     | 1,1                       | 1,1                             |
| Сбор астаксантина, г/м <sup>2</sup>                  | 0,0724                  | 0,1182                    | 0,1409                          |
| t                                                    |                         | 11,4                      | 26,1                            |

Примечание:  $t_{\text{табл.}}(0,95) = 2,13$  и  $t_{\text{табл.}}(0,99) = 2,97$ .

Следовательно, выращивание Адониса летнего в 4 срока посева и с разными способами подготовки семян позволяет получать сырье для получения астаксантина в течение периода с начала июня до осенних заморозков, а также получать достаточное количество семян для расширения посевов культуры.

Литература

- Камышев И. С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 с.  
 Моисейченко В. Ф. Основы научных исследований в агрономии. М., 1996.  
 Seybold, A., Goodwin, T.W. Occurrence of astaxanthin in the flower petals of *Adonis annua* L. // Nature. 1959. V. 184. P. 1714–1715.

## ОПЫТ ИНТРОДУКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ В СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

Скупченко Л.А.

Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

За более чем шестидесятилетний период существования Ботанического сада в среднетаежной подзоне Республики Коми в дендрарии прошли испытания тысячи новых видов растений. В настоящее время дендрокolleкция располагает около 600 таксонами древесных и кустарниковых растений, привлеченных через декоративные сады дальнего зарубежья, а также семенами и саженцами из садов ближнего зарубежья и России.

Экзоты из Северной Америки в коллекции составляют около 14% от общего количества видов дендрокolleкции и относятся к 30 родам. Многие из них используются при озеленении северных городов: *Acer negundo* L., *Amelanchier florida* Lindl., *A. spicata* (Lam.) K. Koch, *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott, *Berberis canadensis* Mill., *Cornus stolonifera* Michx., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Lonicera involucrata* (Richards.) Spreng., *Mahonia aquifolium* Nutt., *Padus pensylvanica* (L. f.) Sok., *P. virginiana* (L.) Mill., *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim., *Picea glauca* (Moench) Voss, *P. pungens* Engelm., *Populus balsamifera* L., *Rosa palustris* Marshall., *Sorbus Americana* Marshall., *Spiraea douglasii* Hokk., *S. latifolia* (Ait.) Borkh., *Thuja occidentalis* L., *Viburnum lentago* L. и другие. Все перечисленные виды зимостойкие в новых условиях, имеют заверченный годичный цикл.

Наличие в дендрарии значительного количества древесных декоративных экзотов из этой флоры объясняется некоторым сходством климатических условий Северной Америки и Республики Коми, что приводит к успешной адаптации североамериканских видов растений в среднетаежной подзоне Республики Коми.

Рядом причин (большая протяженность материка, северо-восточные ветры, влияние теплых и холодных течений, влияние Тихого океана, равнинный рельеф местности в средней части материка) предопределено большое разнообразие климата Северной Америки – от арктического, на Крайнем Севере, до тропического в Центральной Америке и Вест-Индии. В прибрежных районах этого региона климат океанический, во внутренних – континентальный (Блютген, 1973; Атлас..., 1986).

Средние температуры января возрастают от –36°C (на севере Канадского Арктического архипелага) до +20°C (на юге Флориды и Мексиканского нагорья). Уровень осадков значительно колеблется. Наибольшее их количество выпадает на Тихоокеанском побережье Аляски и Канады и на северо-западе США (2000–3000 мм в год). В межгорных долинах субтропических и тропических районов Кордильер осадки составляют 100–200 мм. К северу от 40–44° с.ш. зимой формируется устойчивый снежный покров (Энциклоп..., 2001).

Климат Республики Коми, представляющий средний режим погоды, определяется расположением республики на Северо-востоке Европы. Значительное удаление от теплого Атлантического океана и соседство с Северным Ледовитым океаном, близость азиатского материка с мощными антициклонами над его поверхностью и наличие на восточной границе Уральских гор формирует в Республике Коми достаточно суровый, умеренно континентальный климат. Среднегодовая температура воздуха от +10°C на юге республики понижается к северу до –6°C, годовая сумма осадков в том же направлении меняется от 625 до 450 мм. Безморозный период составляет в среднем 105–110 дней, к северу сокращается до 45 дней, сумма положительных температур от 1000 падает до 600°C (Атлас..., 1997).

Анализ результатов исследований североамериканских видов, культивируемых в среднетаежной подзоне Республики Коми показал, что многие из них прошли период адаптации, приспособились к климатическим ритмам местных условий за счет фенотипической изменчивости (*Berberis canadensis*) и изменения жизненной формы (*Padus virginiana*). Они имеют законченный генеративный цикл. Некоторые из этих растений натурализовались и широко известны в республике как профессионалам – озеленителям, так и любителям – садоводам. Наиболее подходящими видами для интродукции в Республику Коми являются древесные расте-

ния с высокогорных, северных и северо-восточных районов Северной Америки. О преимуществе северных и высокогорных древесных растений для интродукции на Кольский Север сообщалось в работе О.Б. Гонтарь (1999). Как показали исследования Л.Г. Мартынова (1989) и Л.А. Скупченко (2003), древесные растения с ареалами в восточных, центральных и западных районах Северной Америки менее перспективны для интродукции в подзоне средней тайги Республики Коми. Как правило, некоторые из этих видов имеют низкую зимостойкость, иногда подмерзают не только однолетние, но и более старые побеги, у них отмечается позднее окончание роста побегов и нарушение репродуктивной деятельности. К числу таких видов относятся следующие растения:

*Crataegus arnoldiana* Sarg. распространен на востоке Северной Америки. В коллекцию дендрария был привлечен в 1946 г. из Липецкой области 3-х летними саженцами, в количестве 5-и экземпляров. В возрасте 30 лет растения достигли высоты 3,5 м, при диаметре кроны – 1,2 м. Они представляют собой одноштамбовые деревья, крона широкая рыхлая ассиметричная, с тонкими зигзагообразными восходящими ветками. Колючки крепкие, длиной до 7–8 см. Вегетировать растение начинает в середине мая и заканчивает в середине октября. Окончание роста побегов отмечается в середине июля. В отдельные годы обнаруживалось подмерзание побегов. Зацветает – 12.06, заканчивает цветение – 23.06. Цветение продолжается 13 (7–21) дней. Плоды шаровидные крупные, созревают поздно – в конце октября, а иногда плоды уходят в зиму недозрелыми, с еле заметным окрашиванием. Вегетационный период продолжается 149–159 дней. Зимостойкость оценивается в IV балла. В Главном ботаническом саду (Москва) зимостойкость боярышника Арнольда – I балл (Древесные растения..., 2005). В связи с низкой зимостойкостью на Севере экземпляры данного образца выпали из коллекции. Поскольку, вид в декоративном отношении весьма ценен, поэтому возникла необходимость испытать другие образцы. В мае 2001 г. из Саратова вторично был завезен образец 2-летнего возраста, в количестве семи растений, которые успешно прижились. К концу вегетационного периода 2001 г. саженцы имели высоту 60 см. В настоящее время восьмилетние растения боярышника Арнольда, в начале сентября 2007 г., имели среднюю высоту 186,4±7,5 см. Прирост годичных побегов составляет 14 см. Растения еще не перешли в генеративный возрастной период. На данном этапе испытания их можно отнести к устойчивым. Отсутствие повреждения побегов в зимний период возможно связано с изменением климата. Зимние месяцы в районе исследований стали намного мягче.

*Quercus rubra* L. (syn. *Q. boreales* Michx.). Это дерево в естественных условиях произрастает на востоке Северной Америки. Первый образец из 3 растений появился в дендрокolleкции в 1964 г. Вскоре 2 экземпляра погибло. Оставшееся растение ежегодно подмерзало, образуя кустообразную форму, а затем погибло. Новый образец дуба красного был введен в коллекцию в 1998 г. Три саженца получены из Минска. В новых почвенно-климатических условиях растения нормально переносят неблагоприятные климатические условия, подмерзание однолетних побегов не установлено. Отмечено, что саженцы 4–5-летнего возраста имеют годичный прирост 15–18 см. С возрастом годичный прирост значительно увеличивается и у восьмилетних растений достиг 85–100 см. Дуб красный отличается быстрым ростом, по сравнению с дубом черешчатым. У него на Севере формируются крупные листья длиной 10–18 см, при ширине до 10 см. Растение с высокими декоративными качествами. Требуется дальнейшее его изучение с целью выявления перспективности использования в озеленении и сохранения для биоразнообразия.

*Symphoricarpos albus* (L.) Blake. Растение распространено в Северной Америке: от Канады на юг до Пенсильвании, на запад до Калифорнии (Древесные растения..., 2005). В дендрарии этот вид с 1946г. Образец получен из Липецкой области. В возрасте 30 лет растения имели высоту 1 м. Годичный прирост побегов составляет 17–25 см. Начало вегетации наблюдается в середине мая. Побеги тонкие, дугообразные, рост их не завершается к концу вегетации. Растения нетребовательны к почве. Зимостойкость низкая и составляет IV-V баллов. В отдельные годы обмерзают не только однолетние, но и старые побеги до уровня снежного покрова, затем они вновь отрастают. Для благоприятного роста и развития вида сумма положительных температур за период с мая по сентябрь должна быть не менее 1700°C, что наблюдается не каждый год.

*Hydrangea arborescens* var. *strerilis* Torr. et Gray. Распространена на Севере Северной Америки. В дендрарии вид появился в 1983 году. Саженцы одного образца в количестве пяти экземпляров получены из Москвы. В возрасте 10 лет кустарник имел высоту 1,2 м и диаметр – 0,6 м. Вегетировать начинает в середине мая. Рост побегов за вегетационный период не завершается, поэтому, растения наполовину обмерзают. Весной отрастают новые побеги, на которых формируются соцветия. Массовое цветение наступает в середине августа. Зимостойкость составляет IV балла.

*Abies concolor* (Gordon ex Glend.) Lindl. ex Hildebr. Распространена на Западе Северной Америки. В коллекции с 1997 года. Один саженец получен из Екатеринбурга. В возрасте 9 лет имел высоту 80 см, другой образец из Латвии высотой 28 см. Концы побегов обоих растений ежегодно подмерзают. В условиях Горно-Алтайска сеянцы этого вида погибали в первые 2–4 года (Лучник, 1970). В связи с низкой зимостойкостью вид на данном этапе исследований следует отнести к неперспективным.

*Rhododendron canadense* (L.) Torr. Вид распространен на востоке Северной Америки. Листопадный низкорослый кустарник, высотой до одного метра. Листья продолговатые, узколанцетные или овальные, длиной 2,5–6 см. Цветки розово-пурпурные в пучках. В дендрарии с 1997 года. Один саженец получен из Екатеринбурга. В возрасте 6 лет достиг высоты 60–70 см. Зимостойкость низкая. Из коллекции выпал. Необходимо испытать в условиях дендрария другие образцы.

Древесная флора Северной Америки насчитывает более 800 видов декоративных древесных и кустарниковых растений. Является одним из богатейших доноров для пополнения культурной флоры Республики Коми. В ходе изучения закономерностей развития древесных растений при культивировании на европейском Севере и, учитывая экологическую пластичность и адаптивные возможности дендрофлоры Северной Америки (Плотникова, 1990; Gleason, Cronquist, 1993), представляется возможным прогнозирование увеличения видов дендроколлекции в ботаническом саду:

Растения Востока С.А. – *Abies fraseri* (Pursh) Poir., *Betula alleghaniensis* Britt., *Betula lenta* L., *Calycanthus fertilis* Walter, *Cornus obliqua* Raf., *C. rugosa* Lam., *Euonymus atropurpureus* Jacq., *Picea rubens* Sarg., *Pinus resinosa* Ait., *Quercus alba* L., *Q. coccinea* Munch., *Q. imbricaria* Michx., *Taxus canadensis* Marshall, *Viburnum dentatum* L., *V. prunifolium* L.

Растения Центра, Севера и Востока С.А. – *Gaultheria procumbens* L., *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch., *Pinus banksiana* Lamb., *Ribes americanum* Mill., *Staphylea trifolia* L.

Растения Юга и Запада С.А. – *Abies balsamea* (L.) Mill., *Betula nigra* L., *B. populifolia* Marshall, *B. fontinalis* Sarg., *Juglans cinerea* L., *J. nigra* L., *Picea mariana* (Mill.) B.S.P.

Основная масса видов для РК должна вводиться из северной, северо-восточной частей Северной Америки, а также высокогорные растения и единичные виды из других мест флоры этого континента. Примером успешной адаптации древесных растений с горных мест Запада Северной Америки являются: *Lonicera involucrata*, *Mahonia aquifolium*, *Picea pungens* и другие.

*Mahonia aquifolium* – распространена в лесах и на заросших полынью склонах – Запада Северной Америки (Древесные, 2005). Красивейший, с раскидистой кроной вечнозеленый кустарник, высотой до 1 м. В дендроколлекции Ботанического сада появился в 1955 г. Растет медленно, в возрасте 8 лет высота растений достигала 0,25 м, а в 25 лет высота кустов в условиях культивирования не превышала 0,85 м.

Магония зимостойкое растение, является представителем тех немногочисленных вечнозеленых кустарников, успешную адаптацию которых в условиях Севера можно связать с ранним окончанием роста побегов (середина июля) и формированием невысоких приподнимающихся и стелющихся побегов, зимующих под снегом. В генеративный возрастной период она переходит в 3–4-летнем возрасте. В конце мая – начале июня начинается цветение, формируются многоцветковые кисти длиной 6–10 см. В условиях интродукции развивается от 4 до 7 соцветий, скученных на концах одревесневших побегов. В начале сентября созревают продолговато-эллиптические (длиной 8–9 и шириной 8 мм) съедобные ягоды с 2–8 семенами. В условиях интродукции, магония формирует фертильные семена, которые успешно прорастают весной при подзимнем посеве, или высеванные после стратификации. Вид перспективный в условиях Севера, что доказано его длительным выращиванием в данном регионе.

Таким образом, освоению флоры Северной Америки положено только начало, при котором введение новых для Республики Коми видов велось произвольно. Направленная интродукция видов из этой флоры намного расширит ассортимент древесных растений Северо-Востока России.

#### Литература

- Атлас географический справочный. М., 1986. 295 с.  
 Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. М., 1997. 113 с.  
 Блютген И. География климатов. М., 1973. 400 с.  
 Гонтарь О.Б. Итоги и перспективы освоения дендрофлоры Северной Америки в Полярно-альпийском ботаническом саду-институте // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Матер. II Междунар. конф. СПб., 1999. С. 139–140.  
 Древесные растения Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН: 60 лет интродукции. М., 2005. 586 с.  
 Иллюстрированный энциклопедический словарь. М., 2001. С. 909.  
 Интродукция полезных растений в подзоне средней тайги Республики Коми (Итоги работы Ботанического сада за 50 лет; Т. III) / Л.А. Скупченко, В.П. Мишуров, Г.А. Волкова и др. СПб, 2003. 213 с.  
 Лучник З.И. Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае. М., 1970. 656 с.  
 Мартынов Л.Г. Интродукция древесных растений в Коми АССР: Автореф. Дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 24 с.  
 Плотникова Л.С. Интродукция растений дендрофлоры США в Москве // Бюлл. Гл. ботан. сада. 1990. Вып. 158. С. 3–8.  
 Gleason H.A., Cronquist A. Manual of vascular plants of Northeastern United State and adjacent Canada. Second edition. New York Botanical garden. 1993. 910 p.

## ИНТРОДУКЦИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПАПОРОТНИКОВ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ САМ ГУ

Соболева М.Н.

Самара, Ботанический сад Самарского государственного университета

Папоротники – изящные декоративные растения, пользуются все большей популярностью у населения. Разнообразие видов и форм, отличных по внешнему виду, размерам и возможностям для их применения в озеленении, делает их незаменимыми при создании декоративного сада. Однако климатические условия Самарской области, расположенной и лесостепной и степной зонах, создают трудности при выращивании папоротников, которые являются в основном лесными растениями. Перспективными для озеленения в нашем городе являются папоротники местной флоры. На территории Самарской области произрастают 19 видов папоротников (Плаксина, 2001). 14 из них в нашей зоне относятся к редким и исчезающим видам (Плаксина, 1998). Для изучения папоротников местной флоры и сохранения их генофонда, а также использования их в озеленении в ботаническом саду Самарского государственного университета в 2002 году начата работа по интродукции папоротников, произрастающих в Самарской области.

Папоротники для коллекции взяты из природных мест обитания в Жигулевском государственном заповеднике им. Спрыгина. В настоящее время в коллекции насчитывается 9 видов папоротников местной флоры, относящихся к 5 семействам.

Семейство *Aspleniaceae*.

*Asplenium trichomanes* L. Редкий вид (Тахтаджян, 1991), рекомендован для внесения в Красную книгу Самарской области как крайне редкий вид, снижающий численность (Саксонов и др., 2001). Небольшой папоротник с зимне-зелеными листьями и укороченным корневищем. Встречается в трещинах известняковых скал под полоном леса. Может быть использован для тенистых рокариев.

Семейство *Athyriaceae*.

*Athyrium filix-femina* (L.) Roth. Редкий вид, включен в Красную книгу Саратовской области (1996), рекомендован для включения в Красную книгу Самарской области (Саксонов и др., 2001). Крупный папоротник до 100 см высотой, растет на сырых почвах, может образовывать заросли.

*Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. Встречается достаточно редко (Плаксина, 2001). Небольшой до 30 см изящный папоротник с коротким корневищем. Растет по влажным лесистым оврагам.

Семейство *Dryopteridaceae*.

*Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs. Редкий вид с неопределенным статусом (Малиновская, 1999). Небольшой (30–50 см) папоротник с коротким корневищем. Растет в лиственных и смешанных лесах.

*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. Короткорневищный папоротник до 100 см высотой, распространен повсеместно в лесной, лесостепной и редко в степной зонах (Плаксина, 2001). Декоративен.

*Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm. Вид с неопределенным статусом (Тахтаджян, 1981). Ледниковый горно-степной реликт, Самарская область – южная граница его ареала (Плаксина, 1990). Рекомендован для внесения в Красную книгу Самарской области (Саксонов и др., 2001). Небольшой папоротник 10–30 см высотой с ползучим корневищем. Растет в лесах на известняковых склонах и скалах.

*Polystichum braunii* (Spenn.) Fee. Сокращающийся вид (Тахтаджян, 1981). Рекомендован для включения в Красную книгу Самарской области как крайне редкий вид со стабильной численностью (Саксонов и др., 2001). Многолетник с зимне-зелеными листьями до 60 см высотой. Растет по днищам оврагов и у подножия склонов на влажной известковой почве. Декоративен. В условиях сада концы листьев постоянно усыхают.

Семейство *Hypolepidaceae*.

*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. ex Decken. Крупный до 100 см и более папоротник с сильно разветвленной системой вертикальных и горизонтальных корневищ. Образует сплошные заросли. Распространен по всей территории в Средней России.

Семейство *Onocleaceae*.

*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Редкий вид, включен в Красную книгу Саратовской области (1996). Рекомендован для включения в Красную книгу Самарской области (Саксонов и др., 2001). Корневищный многолетник до 120 см высотой. Растет по днищам оврагов, может формировать большие заросли, декоративен.

За видами производились фенологические наблюдения по методике, предложенной Бейдеман И.Н. (1954).

Данные о состоянии растений, статусе редкости, способности к спорообразованию приведены в табл. 1.

Как видно из табл. 1, шесть видов отнесены к редким и исчезающим различного статуса. Все виды, кроме одного, хорошо адаптировались в условиях ботанического сада. 7 видов папоротников находятся в хорошем состоянии, они достаточно быстро разрастаются, образуют споры. Лучшее из всех видов акклиматизировался в культуре *Pteridium aquilinum*, приходится сокращать площадь, которую он занимает. Хуже всех развивается *Polystichum Braunii*. Его состояние оценивается, как удовлетворительное. Он плохо разрастается, в жаркий период его листовые пластинки сильно усыхают на концах, хотя ежегодно образует споры.

Таблица 1

Коллекция папоротников природной флоры Самарской области.

| № п/п                                           | Название таксонов                                                       | Статус редкости | Состояние растений | Споры |
|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------|-----------------|--------------------|-------|
| Семейство <i>Onocleaceae</i> – Оноклеевые       |                                                                         |                 |                    |       |
| 1.                                              | <i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod. – Страусник обыкновенный     | 3               | хорошее            | +     |
| Семейство <i>Athyriaceae</i> – Кочедыжниковые   |                                                                         |                 |                    |       |
| 2.                                              | <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth. – Кочедыжник женский            | 3               | хорошее            | +     |
| 3.                                              | <i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh. – Пузырник ломкий               | –               | хорошее            | +     |
| Семейство <i>Dryopteridaceae</i> – Щитовниковые |                                                                         |                 |                    |       |
| 4.                                              | <i>Gymnocarpium robertianum</i> (Hoffm.) Newm. – Голокучник Роберта     | 4               | хорошее            | +     |
| 5.                                              | <i>Polystichum Braunii</i> (Spenn.) Fee. – Многорядник Брауна           | 3               | удовлетворительное | +     |
| 6.                                              | <i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs. – Щитовник игольчатый | 4               | хорошее            | +     |
| 7.                                              | <i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott. – Щитовник мужской             | –               | хорошее            | +     |
| Семейство <i>Aspleniaceae</i> – Костенцовые     |                                                                         |                 |                    |       |
| 8.                                              | <i>Asplenium trichomanes</i> L. – Костенец волосовидный                 | 3               | хорошее            | +     |
| Семейство <i>Hypolepidaceae</i> – Орляковые     |                                                                         |                 |                    |       |
| 9.                                              | <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn. ex Decken. – Орляк обыкновенный   | –               | хорошее            | +     |

Для получения большого количества посадочного материала проводилось изучение методов размножения папоротников спорами. Посев спор производили на почвенном субстрате в чашках Петри (Марковский, 2002).

Мы использовали 2 вида почвенного субстрата: готовую смесь «Микропарник торфяной» (pH 5,0) и почву, взятую из верхнего слоя грунта под кроной Ели колючей (pH 6,5).

Для образцов, выращенных на почвенных субстратах отмечались сроки прорастания спор и образования первого настоящего листа. Производился подсчет количества дней от посева до начала прорастания спор, а также от посева до появления первого настоящего листа. Данные приведены в табл. 2.

Таблица 2

Прорастание спор и боразование первого настоящего листа

| Вид папоротника                 | Прорастание спор (дни) |             | Появление настоящего листа (дни) |             |
|---------------------------------|------------------------|-------------|----------------------------------|-------------|
|                                 | Почва из-под ели       | Микропарник | Почва из-под ели                 | Микропарник |
| <i>Asplenium trichomanes</i>    | 33                     | 45          | 292                              | 194         |
| <i>Athyrium filix-femina</i>    | 42                     | 56          | 211                              | 319         |
| <i>Cystopteris fragilis</i>     | 42                     | 45          | 243                              | 274         |
| <i>Dryopteris carthusiana</i>   | 42                     | 50          | 190                              | 445         |
| <i>Dryopteris filix-mas</i>     | 42                     | 40          | 265                              | 434         |
| <i>Gymnocarpium robertianum</i> | 45                     | 45          | 190                              | 270         |
| <i>Polystichum Braunii</i>      | 30                     | 62          | 243                              | 368         |
| <i>Pteridium aquilinum</i>      | 30                     | 45          | 317                              | 308         |

Как видно из табл. 2. для трёх видов папоротников (*Cystopteris fragilis*, *Dryopteris filix-mas*, *Gymnocarpium robertianum*) почвенные смеси не оказывали существенного влияния на скорость прорастания спор. Остальные виды быстрее прорастали на почве из-под ели.

Лишь у одного вида *Asplenium trichomanes* появление первого настоящего листа происходило быстрее у папоротников, растущих на субстрате микропарник. Остальные виды быстрее развивали настоящие листья на почве из-под ели.

Для увеличения площади питания папоротники распикировывались в тот же субстрат, на котром они прорастали. Для всех видов папоротников было отмечено, что растения, распикированные в почву из-под ели быстро разрастались, приобретали более темную окраску. Растения, котрые распикировывались в субстрат «Микропарник», развивались медленнее, имели бледную окраску и постепенно выпадали.

Таким образом, лучшим субстратом для прорастания спор и развития заростков папоротников оказался естественный грунт, взятый из-под ели.

Литература

- Бейдеман И.Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.-Л., 1954. С. 47–49.  
 Марковский Ю.Б. Декоративные многолетники // Пособие для цветоводов-любителей и садоводов-озеленителей Северо-Запада России. СПб., 2002. С. 196.  
 Красная книга РСФСР (Растения). М., 1988. 590 с.  
 Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные. Саратов, 1996. 264 с.  
 Малиновская Е.И. Редкие и исчезающие виды растений национального парка Самарская Лука. Самара, 1999. 103 с.



Плаксына Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара, 2001. С. 53–56.

Плаксына Т.И. Редкие и исчезающие растения Самарской области. Самара, 1998. С. 11–14.

Плаксына Т.И. Реликтовые, эндемичные, редкие и исчезающие растений Куйбышевской области // Природа Куйбышевской области. Куйбышев, 1990. С. 235–268.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР нуждающиеся в охране / Под ред. акад. А.Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 264 с.

Саксонов С.В. и др. Папоротниковидные (*Polypodiopsida*) в красной книге Самарской области // Бюлл. Самарская Лука. Самара, 2001. № 11/01. С. 201–215

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЛИВЫ АЛЬПИЙСКОЙ (*PRUNUS BRIGANTIACA*) И ЕЕ ГИБРИДОВ С АБРИКОСОМ ОБЫКНОВЕННЫМ И АЛЫЧОЙ (*ROSACEAE*)

Соколова Е.А.<sup>1</sup>, Горина В.М.<sup>2</sup>, Тульчий М.С.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербург, Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена

<sup>2</sup>Ялта, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр

Слива альпийская – *Prunus brigantiaca* Vill. – была интродуцирована в Никитский ботанический сад К.Ф. Костиной (1971). Интерес к данному виду обусловлен прежде всего тем, что он отличается высокой морозостойкостью, повышенной устойчивостью к болезням, стабильным плодоношением. Эти признаки следовало привлечь в селекцию с целью создания сортов абрикоса, характеризующихся повышенной зимостойкостью генеративных почек, устойчивостью к болезням, регулярной урожайностью, поскольку основным фактором, лимитирующим широкое распространение промышленных насаждений абрикоса, является его нестабильное плодоношение. Чаще всего в Крыму, растения абрикоса повреждаются весенними заморозками и грибными болезнями, особенно монилиозом.

Использование сортов абрикоса из иранской, европейской, китайской и среднеазиатской ботанико-географических групп а так же дикорастущих видов абрикоса, в том числе абрикоса сибирского – *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. – и абрикоса манчжурского – *Armeniaca mandshurica* (Maxim.) Skvorts. – не привело к ожидаемым результатам, а именно: получению морозостойких сортов или сортов, цветущих позднее ранневесенних заморозков. В таких случаях необходимо использование межродовой гибридизации, которая позволяет создавать формы с широким диапазоном желательных биологических и хозяйственных признаков. В культуре существуют естественные межродовые гибриды между абрикосом и алычой, выделенные в самостоятельный вид × *Armeniaco-prunus dasycarpa* Cinovskis или абрикос черный. Однако помологические характеристики данных сортов существенно отличаются от таковых у абрикоса, хотя они и являются более морозостойкими. Использование сливы альпийской, которая ранее даже относилась к абрикосам (Костина, 1936), значительно предпочтительнее. Несомненно, что фактором, сдерживающим ее использование, были: уникальность вида, его спорное систематическое положение, отсутствие в коллекциях селекционных центров.

Слива альпийская – небольшое дерево, встречающееся в дикорастущем виде во французских Альпах. Плоды мелкие массой до 10 г, желтые, с легким румянцем, вкус горьковато-кислый. Созревают в условиях Крыма в первой декаде сентября. Данный вид был использован нами в качестве материнского растения. Опылителем для ряда образцов был взят сорт абрикоса обыкновенного (*Armeniaca vulgaris* Lam.) «Олимп». Он характеризуется крупными до 70 г плодами хорошего вкуса (дегустационная оценка 4,0–4,5 балла по 5-ти балльной шкале) среднего срока созревания (в условиях Крыма – 10–12 июля).

Полученные гибриды отличаются поздним цветением. Они зацветают на 1–2 недели позже основных широко распространенных сортов абрикоса. Известно, что растениям, обладающим медленными темпами развития генеративных почек и поздним цветением, удастся избежать губительного воздействия весенних заморозков (Шолохов, Саввина, 1975). Изучение морозостойкости генеративных почек этих гибридов, проведенное нами путем искусственного промораживания, выявило их более высокую морозостойкость по сравнению с абрикосом обыкновенным. Наиболее морозостойкими оказались гибриды 8140 и 8138. Все гибридные образцы, относящиеся к данной семье, отличаются и поздним созреванием плодов (29 июля – 11 августа). Важным показателем при отборе растения является урожайность. В семье гибридов сливы альпийской с абрикосом сорта «Олимп» растения имеют хорошую продуктивность. Но самыми высокоурожайными оказались гибридные образцы: 8112, 8094, 8098, 8099 (30–35 кг с дерева).

Помологические показатели гибридов сливы альпийской и сортов абрикоса обыкновенного очень близки к абрикосу. Плоды характеризуются желтой или светло-желтой окраской кожицы с красивым карминовым румянцем, покрывающим от 25 до 75% поверхности плода, слабо опушены. Мякоть чаще всего слитно-волокнистая, средней сочности. Практически все гибриды характеризуются повышенной кислотностью плодов (до

3–5%), но кислота в большей степени ощущается в кожице плодов и около косточки. Косточка от мякоти не отделяется, только в период полного созревания косточка отдельных гибридов может отделяться вместе с небольшими кусочками мякоти. Выделены растения с дегустационной оценкой вкуса плодов 3,5–3,8 балла (образцы 8112, 8124, 8098, 8099, 8118, 8094). По своим морфологическим показателям косточки гибридов занимают промежуточное положение между родительскими видами.

Для повышения качества плодов лучшие гибриды были скрещены повторно с перспективными сортами абрикоса обыкновенного. Получены гибриды второго поколения с участием абрикоса сорта «Костинский» (9334, 7–86, 8–86 др.). Потомство F-2 сливы альпийской с абрикосом по морфологическим признакам практически не отличается от абрикоса обыкновенного.

Для более глубокого изучения был проведен анатомический анализ листьев созданных гибридов и исходных родительских форм. Дополнительно мы изучили особенности анатомического строения листа гибридов сливы альпийской с алычой (*Prunus cerasifera* Ehrh.): 7461, 7463, 7670, 87–85. Однолетние побеги, взятые в средней части кроны с ее юго-западной стороны фиксировали в 70-процентном спирте. Препараты делали, просматривали, рисовали и фотографировали по общепринятым методикам (Паушева, 1974).

Анатомическое строение пластинки листа сливы альпийской имеет следующие особенности. Пластинка листа тонкая (170 мкм), опушена с обеих сторон длинными многоклеточными волосками, имеющими копьевидную форму. Мезофилл 5-слойный, изопалисадный, межклетники небольшие. Верхняя эпидерма листа мелкоклеточная, устьица мелкие (23 мкм длиной и 19 мкм шириной), клетки верхней эпидермы на поперечном срезе невысокие (около 30 мкм). Черешок листа на поперечном срезе имеет глубокую выемку и хорошо выраженные выступы на адаксиальной стороне, опушен короткими одноклеточными и длинными многоклеточными волосками. По анатомическому строению листа слива альпийская отличается от видов абрикоса и совпадает с видами сливы, особенно по строению черешка и величине клеток верхней эпидермы и размеру устьиц. От алычи слива альпийская отличается более толстой пластинкой листа и изопалисадным строением мезофилла. У алычи он дифференцирован на столбчатую и губчатую ткань, клетки которой имеют изодиаметрическую форму.

Как было установлено ранее (Соколова, 2000), абрикос обыкновенный и его сорта из различных ботанико-географических групп характеризуются крупноклеточной верхней эпидермой, крупными устьицами от 32 до 34 мкм длиной и от 23 до 25 мкм шириной. Клетки верхней эпидермы листа на поперечном срезе высокие (около 50 мкм). Черешки на поперечном срезе в средней части крупные неопушенные. Форма черешка округлая со слегка сглаженной адаксиальной стороной либо со слабо выраженной выемкой на адаксиальной стороне черешка. Пластинка листа у абрикоса обыкновенного в зависимости от сорта 5–8-слойная, чаще всего толщина пластинки составляет 180–200 мкм. Аналогичные характеристики имеют и использованные нами в скрещиваниях сорта «Олимп» и «Костинский».

Изучение морфологических особенностей побегов и листьев гибридов показало, что по морфологическим признакам они занимают промежуточное положение между родительскими видами.

Анатомическое строение гибридов сливы альпийской и абрикоса обыкновенного сорта «Олимп» характеризуется комплексом признаков, сходных как с абрикосом, так и со сливой. Толщина пластинки и число слоев мезофилла совпадает с абрикосом, но у всех гибридов пластинка листа и мезофилл толще, чем у исходного сорта «Олимп». У последнего толщина пластинки листа около 140 мкм. Устьица мелкие, как и у сливы альпийской. Высота клеток верхней эпидермы составляет 32–36 мкм, что совпадает со сливой альпийской, либо несколько крупнее (до 40 мкм). Верхняя эпидерма мелкоклеточная, что совпадает со сливой. Форма черешка на поперечном срезе в средней части совпадает с таковой у абрикоса обыкновенного. Однако пластинка листа, особенно на нижней стороне, и черешок часто имеют длинные многоклеточные волоски, например, у гибрида 8099, которые отсутствуют у всех видов абрикоса, в том числе и у абрикоса обыкновенного.

Сходные признаки, а именно: мелкие устьица, мелкоклеточная верхняя эпидерма и небольшая высота клеток верхней эпидермы на поперечном срезе листа, тонкая пластинка листа с 5-слойным мезофиллом, мелкий по величине черешок с глубокой выемкой на адаксиальной стороне черешка, длинные многоклеточные и многочисленные волоски характерны для гибридов сливы альпийской с алычой. Следует отметить особо, что толщина пластинки листа (около 130 мкм) и мезофилла (около 100 мкм) данных гибридов меньше, чем у сливы альпийской, что соответствует алыче.

Наиболее интересные данные были выявлены при изучении анатомического строения гибридов, полученных в результате скрещивания гибридов первого поколения (слива альпийская х абрикос обыкновенный сорт «Олимп») с абрикосом обыкновенным сорт «Костинский». Клетки верхней эпидермы данных гибридов на поперечном срезе высокие, эпидерма крупноклеточная, устьица крупные, пластинка листа сходна с абрикосом, черешки крупные, округлой формы, неопушенные. Как видно из приведенного описания, анатомические признаки гибридов второго поколения сходны с абрикосом обыкновенным. Особо следует описать строение пластинки листа образца 8–86. Толщина пластинки составляет 312 мкм, тогда как у сорта «Костин-

ский» она равна 230 мкм. Мезофилл листа у гибрида 8-слойный, тогда как у сорта «Костинский» мезофилл 6-слойный. Таким образом, полученный гибрид 8–86 по анатомическим признакам листа, несомненно, значительно превышает по уровню засухоустойчивости обе исходные родительские формы. На наш взгляд, это может быть объяснено тем, что при создании сорта «Костинский» был использован один из наиболее засухоустойчивых по анатомическим признакам листа сорт «Шалах» («Еревани»).

Полученные нами данные по изучению биологических, морфологических и анатомических особенностей сливы альпийской и ее гибридов с абрикосом убедительно подтверждают возможность получения интересных и перспективных форм для селекции абрикоса на морозоустойчивость, засухоустойчивость, позднее цветение и созревание плодов, оригинальный вкус. Кроме того, результаты исследования анатомического строения исходных видов и их гибридов, а также гибридов сливы альпийской с алычой подтверждают предположение о том, что сама слива альпийская является видом гибридным по происхождению. Возможно, не без участия абрикоса обыкновенного. На взгляд, это подтверждается меньшим количеством «сливовых» признаков в структуре листа гибридов сливы альпийской и абрикоса по сравнению абрикосом черным, являющимся гибридом абрикоса обыкновенного с алычой. Абрикос черный, по мнению Г.В. Еремина (1985), перспективен для интродукции в центральную и северо-западную части России. Мы полагаем, что гибриды сливы альпийской с абрикосом обыкновенным могут быть не менее перспективными, поскольку их помологические качества более соответствуют абрикосу при наличии аналогичной устойчивости к низким температурам и благодаря более поздним срокам цветения.

#### Литература

- Еремин Г.В. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. М., 1985. 279 с.  
Костина К.Ф. Абрикос. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1936. Приложение 83. 290 с.  
Костина К.Ф. Альпийская слива (*Prunus brigantia* Vill.), впервые интродуцированная в СССР // Бюлл. ГБС. М., 1971. Вып. 82. С. 24–27.  
Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.  
Соколова Е.А. Значение анатомических признаков для систематики представителей подсемейства *Prunoideae* (*Rosaceae*): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб, 2000. 28 с.  
Шолохов А.М., Саввина Т.М. Наследование характера морфогенеза и зимостойкости цветковых почек у гибридов абрикоса первого поколения // Тр. Никитского ботан. сада, 1975. Т. LXVII. С. 69–82.

### ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЦВЕТКА *HEDYSARUM GRANDIFLORUM* PALL. (*FABACEAE*)

Супрун Н.А.<sup>1</sup>, Филимонова Е.С.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Волгоград, ГУ «Волгоградский региональный ботанический сад»

<sup>2</sup> Волгоград, ВПО ФГУ Волгоградский государственный педагогический университет

Род *Hedysarum* L. по разным оценкам насчитывает от 100 до 200 видов (Миронов, 2000). Копеечники – одна наиболее трудных в систематическом отношении групп в семействе бобовых. Одной из причин этого является наличие спонтанной межвидовой гибридизации и значительная морфологическая изменчивость некоторых видов. Различение целого ряда видов копеечников затруднено из-за отсутствия четких диагностических морфологических признаков. Последняя ревизия рода в полном объеме была предпринята Б.А. Федченко (1902).

В ходе комплексного изучения *Hedysarum grandiflorum* Pall., занесенного в Красные книги России и Волгоградской области, нами была отмечена значительная изменчивость этого вида. *Hedysarum grandiflorum* является кальцефилом, встречается на достаточно большом диапазоне карбонатных субстратов от чистых плотных мелов, до довольно сильно задернованных участков на вершинах холмов и мелкозем.

Для территории Волгоградской области указывается также близкородственный вид *H. biebersteinii* Zertova (Володина, 1978), основная часть ареала которого охватывает Северный Кавказ. В Волгоградской области этот вид известен только из района Среднего Дона. Согласно Н.Г. Володиной *H. biebersteinii* отличается характером опушения листьев (верхняя сторона листа, мало опушенная или голая), розовой окраской венчика и зубчиков чашечки, соотношением длины лодочки к длине крыльев и флага. У *H. biebersteinii* цветки более мелкие (17–18 мм длины) и узкие.

При изучении *H. grandiflorum* также был обследован ряд популяций копеечников на Среднем Дону. Оказалось, что все растения обследованных популяций не могут быть достоверно отнесены ни к *H. grandiflorum*, ни к *H. biebersteinii*. Сильное варьирование признаков, считающихся диагностическими для этих двух видов, не позволяет достоверно судить о систематической принадлежности растений из среднедонских популяций.

Было установлено, что обычно используемые для диагностики этих двух видов признаки, такие как прижатое или оттопыренное опушение цветоноса и размерные показатели отдельных элементов цветка, являются крайне вариабельными и чаще всего меняются и при интродукции.

Для подтверждения этих предварительных наблюдений мы предприняли попытку количественно оценить внутри- и межпопуляционную изменчивость морфологических признаков цветка.

Вариабельность признаков цветка была изучена в трех различных популяциях из Самарской, Луганской и Волгоградской областей. Выборка из каждой популяции составляла 10 растений. С каждого растения были изучены по 5 цветков. Проанализировано 6 признаков цветка, которые обычно указываются в определителях и «Флорах»: длина лодочки, длина флага, длина крыльев, длина чашечки, длина зубчиков, длина трубки чашечки, высота лодочки.

Анализ данных проводили с помощью программы PAST (Hammer et al., 2001).

В изученных выборках межпопуляционные различия оказались меньше внутрипопуляционных. При сравнении коэффициентов вариации признаков внутри каждой популяции оказалось, что степень их вариабельности различна. В ходе исследования показано, что многие признаки могут существенно варьировать у особей одной популяции. Так, минимальные и максимальные параметры цветка могут различаться более чем в 2 раза (амплитуда изменчивости длины зубцов чашечки составила 0,7–1,64 см). Однако для некоторых количественных признаков, межпопуляционная изменчивость оказалась больше внутрипопуляционной. Средние значения длины лодочки и длины крыльев различаются между изученными популяциями. Так, в популяции из Волгоградской области длина лодочки ( $2,04 \pm 0,06$  см) выше, чем в Самарской ( $1,77 \pm 0,12$  см) и Луганской ( $1,67 \pm 0,116$  см). В последней популяции наблюдаются не высокие размеры длины крыльев ( $1,04 \pm 0,11$  см) по сравнению с двумя другими, где средние значения этого признака достигают до 1,46 см. Вариация остальных признаков незначительная.

Полученные результаты носят предварительный характер. Для уточнения статуса среднедонских популяций копеечников необходимо изучение изменчивости обоих видов на большем материале из разных частей их ареалов с использованием методов многомерной статистики.

#### Литература

- Володина Н.Г. К Флоре меловых обнажений Волгоградской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 4. С. 142–147.
- Миронов Е.М. Сравнительное карполого-анатомическое исследование рода *Hedysarum* L. и трибы *Hedysareae* DC. (*Leguminosae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2000.
- Федченко Б.А. Обзор видов рода *Hedysarum*. СПб., 1902. С. 4–6.
- Hammer O., Harper D.A.T. & Ryan P.D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4 N 1, 4. 9 pp. ([http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)).

## ЛИАНЫ СЕМЕЙСТВА *RANUNCULACEAE* JUSS. В ЯКУТСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

Сысолятина А.Е., Коробкова Т.С.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Естественная флора Якутии не отличается большим видовым разнообразием декоративных древесных растений. К тому же большинство из них не используется или используется очень ограничено из-за их приуроченности к специфическим условиям местообитания.

Задачей нашей интродукционной работы было испытание видов древесно-кустарниковых культур с целью обогащения флоры Якутии и увеличения ассортимента используемых культур.

В Якутском ботаническом саду прошли интродукционное испытание 63 вида дендрофлоры Якутии и 159 видов из других регионов (Петрова, Романова, Назарова, 2000). Семейство *Ranunculaceae* представлено родами *Atragene* L. и *Clematis* L., в которые входят виды *Atragene sibirica* L., *A. ochotensis* Pall и *Clematis fusca* Turcz., которые естественно произрастают на территории Якутии.

Княжик сибирский – бореальный сибирский вид, распространен по всей лесной зоне до притундровых редколесий. Хорошо разрастается и обильно цветет под кронами елей или под пологом высокосомкнутых смешанных хвойных лесов. Встречается единично и в осветленных лиственничных и березовых лесах. Длина стеблей достигает до 3–4 м. Цветки крупные, одиночные, белые или желтовато-белые.

Княжик охотский – бореальный дальневосточный вид, встречается не обильно в горных лесах южной Якутии. Отличается голубовато-фиолетовыми цветками (Тимофеев, 2003). В ЯБС имеются образцы *A. sibirica* из Центрально-Якутского флористического района. По данным А.Е. Петровой и др. (2000), испытывались образцы семян, полученных из Москвы, Тывы и Ташкента. Всходы появились весной, после естественной стратификации семян, за лето отросли на 2–5 см и вымерзли в первую же зиму.

Ломонос бурый (*C. fusca* Turcz.) внесен в список флоры Якутии недавно и отнесен к категории редких видов, включенных в Красные книги СССР (Захарова и др., 2005). Имеет узколокальное распространение в Алданском районе.

Всего были испытаны 20 видов и форм деревянистых лиан, входящих в семейство *Ranunculaceae*. Вымерзли в первую же зиму *C. integrifolia*, *C. viticella*, *C. tanguthica*, *C. recta*, *C. brevicaudata*, *C. heracleifolia*, *C. orientalis*. В настоящее время в коллекции дендрофлоры ЯБС представлены – местный вид *A. sibirica*, инорайонные виды: *Clematis paniculata*, *C. macropetalla*, *C. serratifolia*.

Ритмы сезонного развития лиан в условиях интродукции в ЯБС определяются географическим происхождением видов, и зависят от метеорологических условий вегетационного периода.

Наиболее устойчивый ритм отмечен у местного вида *A. sibirica* (табл.). Вегетация начиналась во второй декаде мая и продолжалась три месяца. Раннее начало и раннее окончание вегетации способствовало завершению роста побегов, вызреванию древесины, своевременному листопаду. Высокая зимостойкость (1 балл), отсутствие повреждений при возвратных заморозках способствовали ежегодному обильному цветению. Продолжительность цветения – 2–2,5 недели. Семена начинают созревать в конце июня. Созревание семян растянуто во времени и может продолжаться до конца августа. Сроки прохождения фазов образцов *A. sibirica* популяций Центральной Якутии практически были одинаковыми (2–3 дня).

Последние годы наблюдений характеризуются потеплением климата в Центральной Якутии. Рассматривая изменения температуры и влажности по сезонам, наибольшие изменения отмечаются в осенне-зимнее время. В среднем температура октября, ноября, декабря повысилась на 1,3 градуса. Повторяемость крайне морозной погоды (среднесуточная температура ниже минус 45,2°) в декабре и январе составляла 25–40%, тогда как среднемноголетняя повторяемость такой погоды составляла 60–70%, хотя в отдельные дни температура воздуха достигала – 50°. Сумма отрицательных температур – в пределах или меньше нормы. Суммы положительных и эффективных температур на 100–200 градусов выше многолетних значений. По нашим наблюдениям это достигается увеличением продолжительности периода с положительными температурами за счет более раннего прихода весны и повышением среднемесячных температур марта и мая. Виды, ранее вымерзающие в первые годы посева, способны перезимовывать.

Фенологические фазы развития деревянистых лиан в Якутском ботаническом саду (2005–2007 гг.)

| Вид                        | Годы наблюдений | Место репродукции           | Распускание почек          | Появление 1-го листа | Цветение |          | Плодоношение |       | Окончание роста |
|----------------------------|-----------------|-----------------------------|----------------------------|----------------------|----------|----------|--------------|-------|-----------------|
|                            |                 |                             |                            |                      | Начало   | Массовое | Начало       | Конец |                 |
| <i>Atragene sibirica</i>   | 2005            | Центральная Якутия ЯБС      | 11.05                      | 29.05                | 6.06     | 11.06    | 20.07        | 10.09 | 10.08           |
|                            | 2006            |                             | 11.05                      | 29.05                | 5.06     | 13.06    | 12.07        | 28.08 | 10.08           |
|                            | 2007            |                             | 20.05                      | 28.05                | 2.06     | 6.06     | 10.07        | 18.08 | 5.08            |
| <i>A. sibirica</i>         | 2005            | Центральная Якутия с.Еланка | 11.05                      | 21.05                | 5.06     | 11.06    | 28.06        | 2.09  | 14.08           |
|                            | 2006            |                             | 19.05                      | 1.06                 | 2.06     | 13.06    | 29.06        | 4.09  | 10.08           |
|                            | 2007            |                             | 25.05                      | 28.05                | 1.06     | 13.06    | 23.07        | 30.08 | 5.08            |
| <i>Clematis paniculata</i> | 2005            | Липецк                      | отраст                     | 18.06                | 9.07     | 18.07    | нет          |       | нет             |
|                            | 2006            |                             | отраст                     | 22.06                | 10.07    | 4.08     | 20.08        |       | нет             |
|                            | 2007            |                             | отраст                     | 26.06                | 3.08     | 19.08    | 28.08        |       | нет             |
| <i>C. macropetalla</i>     | 2005            | Потсдам                     | отраст                     | 18.06                | 9.07     | 18.07    | 23.07        |       | нет             |
|                            | 2006            |                             | 10.06                      | 15.06                | 1.08     | 12.08    | 20.08        |       | 2.09            |
|                            | 2007            |                             | отраст                     |                      | 4.08     | 15.08    | 26.08        |       | нет             |
| <i>C. serratifolia</i>     | 2005            | Владивос-ток                | отрастание                 |                      | 15.07    | 29.07    | 4.08         | 25.08 | 10.08           |
|                            | 2006            |                             | отрастание                 |                      | 10.07    | 25.07    | 10.08        | 12.09 | 24.08           |
|                            | 2007            |                             | Вымерзла зимой 2006–2007гг |                      |          |          |              |       |                 |

В отличие от княжика у клематисов происходит отмирание надземной части растений до уровня почвы. Благодаря снеговому покрову (40–50 см) корневая система сохраняется и при достижении почвой температуры + 5–7 градусов начинается отрастание побегов. У *Clematis paniculata* побеги за лето отрастают до 1 м, остальных видов не более 70 см. Начало цветения клематисов проходит в разные сроки: от середины июля до середины августа. Цветение обильное, продолжается до наступления холодов. Все виды клематисов в условиях Центральной Якутии цветут на побегах текущего года.

Несмотря на позднее созревание (вторая-третья декада августа) интродуцированные лианы способны репродуцировать вполне жизнеспособные семена. А.Е. Петрова и др. (2000) указывает, что лианы начинают цвести с 4–5 лет. Нами наблюдалось цветение *C. serratifolia* в год посева семян. Семена были собраны с растений 15-летнего возраста в 2006г, посеяны той же осенью. В первой декаде июня следующего года появились всходы, и шло быстрое отрастание побегов. 30 июня отмечено начало цветения. Растение карликовое, высота вьющихся стеблей над поверхностью почвы составила в среднем 16,6 см, (пределы 8–33 см), корни достигли длины соответственно 9,5 см (5–22 см). Цветки крупные до 3 см на длинных до 6 см цветоножках. Во время плодоношения вид декоративен шелковисто сборными плодиками (до 3см) из многочисленных семян.

Таким образом, степень пластичности видов деревянистых лиан в условиях культуры различна. Тем не менее, все адаптированные виды способны к семенному и вегетативному размножению, что позволяет использовать их в озеленении. *A. sibirica* и *C. paniculata* могут использоваться в вертикальном озеленении. *C. macropetalla* и *C. serratifolia* – в качестве почвопокровных или лиан кустовидной формы.

Литература

- Захарова В.И. и др. Разнообразие растительного мира Якутии. Новосибирск, 2005. 326 с.  
Петрова А.Е., Романова А.Ю., Назарова Е.И. Интродукция древесных растений в Центральной Якутии. Якутск, 2000. 268 с.  
Тимофеев П.А. Деревья и кустарники Якутии. Якутск, 2003. 60 с.

РАЗВИТИЕ ОДНОЛЕТНЕГО СТЕБЛЯ *ROBINIA PSEUDOACACIA* L.  
В УСЛОВИЯХ САХАЛИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ДВО РАН

Таран А.А.

Южно-Сахалинск, Сахалинский ботанический сад ДВО РАН

Робиния лжеакация, или белая акация (*Robinia pseudoacacia* L. – *Fabaceae* Lindl.), происхождением из района Аппалачских гор Северной Америки (примерно 20° южнее г. Южно-Сахалинска), – типичное коротко-дневное растение. Поэтому изучение процесса формирования органов особей, обитающих в столь отдаленном от родины регионе, представляет значительный практический и теоретический интерес. В условиях Южно-Сахалинска она цветет и плодоносит, но по понижениям и склонам ежегодно обмерзает, приобретая кустовидную форму. В черте города, под защитой зданий, обмерзание почти не наблюдается. Обмерзание происходит в результате более длительного периода роста, чем на родине, в силу чего древесина последнего прироста не успевает одревеснеть в достаточной степени и повреждается низкими температурами.

Для выяснения динамики формирования однолетнего стебля нами в 2005 году в течение вегетационного периода через каждые 15 дней производился отбор образцов для анатомического анализа из каждого междоузлия у трех 30–35 летних деревьев. Из образцов, по общепринятой в анатомии растений методике, готовили продольные и поперечные срезы, а из них – временные и постоянные препараты (Прозина, 1960). Анализ препаратов осуществляли на световом микроскопе «Olympus».

В условиях Сахалинского ботанического сада в 2005 году белая акация тронулась в рост 25–29 мая, а к 17 июня стебель имел уже 5 междоузлий, через месяц после начала роста (02.07) было уже 7 междоузлий, а 16.07 было уже 8 междоузлий и их количество больше не увеличивалось. Таким образом, новообразование междоузлий происходило всего 1,5 месяца, причем более половины из них образованы за первые 3 недели. Наши данные не согласуются ни с результатами наблюдений П. Крамера и Т. Козловского (1963) в условиях Новой Англии, ни с данными Ю.Ф. Роя (1998) для условий юга Белоруссии. Рост по диаметру (в последнем междоузлии) происходил до середины сентября. В условиях юга Белоруссии окончание роста приходится примерно на этот же период, но начало роста отмечено на месяц раньше – в самом начале мая (Еремин, Рой, 1993; Рой, 1998).

На самом раннем этапе, спустя 5–6 дней после распускания почки, стебель имеет типичное для травянистых двудольных пучковое строение. Через 2 недели ширина кольца вторичной ксилемы в нижнем междоузлии составляет 200–210 мкм, а флоэмы – 80–100 мкм, то есть этот вид относится к группе растений, у которых формирование вторичной ксилемы происходит быстрее, чем вторичной флоэмы. В этом отношении наши данные несколько противоречат данным Ю.Ф. Роя (1998). Видимо более позднее начало процесса роста явилось причиной этого.

На поперечном срезе ткани в стебле, начиная с периферии, располагаются следующим образом: эпидерма с трихомами, двухслойная на некоторых участках; уголково-пластинчатая колленхима в ребрах стебля; паренхима первичной коры; кольцо первичных волокон; первичная флоэма; вторичная флоэма; камбий; вторичная ксилема; первичная ксилема и сердцевина. Оксалат кальция в виде характерных для этого вида монокристаллов: призмы, ромбы, октаэдры, трапиевидные – имеются в паренхиме первичной коры, вторичной флоэме, сердцевине уже с самых первых дней формирования стебля.

Как и в других регионах, на Сахалине в коре развивающихся стеблей очень рано, еще на стадии проводящих пучков, заметен пояс клеток, представляющих собой инициалии первичных волокон. У робинии их происхождение перициклическое, т.к. при расположении ксилемы и флоэмы еще группами, будущие волокна образуют сплошное кольцо. Причем образуется оно в каждом последующем междоузлии сразу, и потому в стебле заметно во всех междоузлиях, но на разных этапах утолщения стенок. Но спустя 2 недели оно становится гетерогенным, так как бурный рост по диаметру вызывает «разрыв» кольца во-

локон и между их группами образуются группы склерейд. В стебле, закончившем рост, его ширина практически одинакова во всех междоузлиях, а, следовательно, доля участия в сложении стебля с 1% в нижнем междоузлии увеличивается до 2% в верхнем.

На время вычленения феллогена относительно начала распускания географическое положение не влияет: и в Белоруссии, и на Сахалине это происходило через месяц. Но происходит это вначале только в нижнем междоузлии. Спустя две недели он появляется во 2-ом междоузлии. Еще в августе феллемы нет в последних 2-х междоузлиях. Только в сентябре феллема появляется в последнем междоузлии. Только к середине сентября, т.е. спустя 3 месяца после заложения феллогена в 1-ом междоузлии сформируется 6–7 слоев клеток феллемы, что является нормальным для Сахалина. В последнем междоузлии, где феллемы всего 4–5 слоев клеток, на ее формирование требуется 1 месяц. Для условий Белоруссии срок формирования составляет всего 15–20 дней. Столь длительный срок формирования феллемы вероятно можно объяснить более влажным климатом, в котором нет необходимости быстро выстраивать механизм защиты от потери влаги.

Формирование флоэмы в стебле робинии в условиях Сахалина происходит в течение месяца и ее ширина в последнем междоузлии почти вдвое меньше чем в первом, а ее участие в сложении стебля уменьшается с 1/10 до 1/15. В условиях более влажного сахалинского климата нами не отмечено формирование во вторичной флоэме волокон, хотя в условиях Белоруссии это наблюдается. Известно, что формирование механических элементов – это признак повышения степени ксерофитизации тканей.

Вторичная ксилема первого годичного слоя рассеянно-сосудистая, т.е. климатические условия не вносят корректив в проявление основного биогенетического закона. Ее формирование происходит с момента образования сплошного камбиального кольца, которое происходит спустя 10–15 дней после распускания почки (как и в Белоруссии), несмотря на то, что вегетация на Сахалине началась, как мы уже отмечали, почти на месяц позже. В сформированном стебле в нижнем междоузлии ширина годичного слоя почти вдвое больше, чем в верхнем, что согласуется с данными Ю.Ф. Роя (1998). В верхнем междоузлии отложение древесины происходит еще и в сентябре, а в нижнем она заканчивает формироваться в августе. Время формирования этой ткани в основании и в верхнем междоузлии стебля составляет практически одинаковый период: примерно 2,5 месяца.

Таким образом, муссонный климат Сахалина, его географическое положение по отношению к естественному ареалу определяют более позднее начало вегетации; изменения в соотношении темпов формирования ксилемы и флоэмы и продолжительности образования последней; сроки и скорость формирования перидермы; образование волокон во вторичной флоэме. Не влияют условия Сахалина на время образования первичных механических волокон в составе коры, топографию тканей, тип древесины первого годичного слоя и время его формирования в нижних и верхних междоузлиях.

#### Литература

- Еремин В.М., Рой Ю.Ф. Строение и развитие однолетнего стебля белой акации. М., 1993. 13 с. Деп. в ВИНТИ 05.05.93, № 1178–В93.  
 Крамер П., Козловский Т. Физиология растений. М., 1963. 626 с.  
 Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.  
 Рой Ю.Ф. Анатомическая структура однолетних стеблей взрослых деревьев и ее сезонная динамика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1998. 17 с.

## РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ, КУЛЬТИВИРУЕМЫЕ В ОРАНЖЕРЕЕ БОТАНИЧЕСКОГО САДА – ИНСТИТУТА ДВО РАН

Тетеря О.П., Наврость Е.Н.

Владивосток, Ботанический сад–институт ДВО РАН

Сохранение генетического разнообразия, прежде всего видов, находящихся под угрозой исчезновения – одна из главных задач в области охраны окружающей среды. Как отмечает В.Ф. Шипилова (2006) в Красную книгу МСОП включены 250 видов растений и из них 1/3 – растения тропических и субтропических флор. Одним из путей сохранения редких и исчезающих видов растений является их культивирование *ex situ*. К сожалению, до настоящего времени при подборе ассортимента в коллекцию оранжерейных растений нами практически не учитывалась ценность растений в этом направлении.

Коллекция тропических и субтропических растений создавалась с момента организации сада (1949 г.) и сейчас составляет 950 таксонов, в том числе 600 видов, разновидностей и 350 сортов, относящихся к 355 родам и 111 семействам (Тетеря, 2007). Основным направлением нашей исследовательской работы в плане сохранения биологического разнообразия является: проведение фенологических наблюдений за цветением и плодоношением всех коллекционных растений и анализ полученных данных; опыты по семенному и вегетативному размножению; проверка всхожести и жизнеспособности семян.

Проведенный нами информационный анализ (Красная книга СССР, 1978; Красная книга РСФСР, 1988; Международная красная книга и единый «Красный список» Red List Categories (1994) – МСОП (IUSN) сайт – интернет) показал, что в нашей коллекции закрытого грунта культивируется 34 редких и исчезающих вида из 28 родов, относящихся к 25 семействам. Среди них 27 видов деревьев и кустарников, 2 вида суккулентных и 5 видов многолетних травянистых растений.

Первостепенную роль в охране редких и исчезающих видов в коллекциях и сохранения генетического разнообразия играет метод семенного размножения, позволяющий получать большое количество растений за короткий период от ограниченного числа исходных маточных растений. Многолетние интродукционные исследования показали, что эти виды обладают различными приспособительными возможностями и характеризуются различными показателями способности к семенному и вегетативному размножению. Некоторые из них, такие как *Adiantum capillus-veneris* L., *Euphorbia lophogona* Lam., в условиях культуры находят свой экологический оптимум, проходят полный цикл развития и ежегодно дают самосев, что указывает на значительную надежность вида при использовании его в практике интерьерного озеленения.

Проведенные эксперименты по семенному размножению *Thuja orientalis* L. позволили создать интродукционную популяцию. Так семена, собранные с экземпляра в экспозиции открытого грунта имеют 70% грунтовую всхожесть, на что указывают Л.М. Пшенникова, В.М. Урусов (2003), жизнеспособность которых в течение трех лет мало изменяется. Сеянцы 2002 года высажены в питомнике общим числом более 17 шт., достигли высоты 60–90 см., диаметр осевого побега до 2,0 см. У некоторых экземпляров идет ветвление ствола на 2–3 побега. Множество боковых побегов, диаметром 0,5–0,7 см, отходят от основного побега на высоте 2 см, образуя крону диаметром 25–30 см колоновидной формы. Вторая интродукционная популяция 2006 года 75 сеянцев – имеют высоту 15–27 см, диаметр кроны и осевого побега составляет соответственно: 17–22 см; и 1,5 см. Боковые побеги (7–9 шт.), диаметром 0,1–0,2 см начинаются на высоте 3,0–3,5 см от основного побега. Первые 2 года сеянцы содержатся в прохладной теплице с температурой 8–12°C в пластиковых емкостях, высаженных в почвосмесь состоящую из торфа, дерновой, листовой земли речного песка в отношении 1:1:0,5:0,5. Часть растений культивируем в оранжерее для интерьерного озеленения, а часть выращиваем в питомнике для внешнего озеленения.

*Ginkgo biloba* L., культивируется с 1950 г. Семена получены из Никитского ботанического сада. До 1963 г. саженцы культивировались в открытом грунте, на зиму выкапывали и хранили в подвале, где температура не превышала + 3°C. В 1963 году, единственный экземпляр был оставлен на зиму без какого – либо специального укрытия и успешно перезимовал (Гутник, 1968). Семяносит с 1998 г. (Пшенникова, Урусов, 2003). Нами в октябре 2007 году в свежие опилки были высеяны 57 штук семян предварительно отмытые от мякоти. Через 3 месяца появились первые всходы. Всхожесть составила 32%.

У таких видов как : *Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murr.) Parl, *Ch. pisifera* Sieb. et Zucc, *Myrtus communis* L., *Saxifraga stolonifera* L. семенное размножение подавлено за счет вегетативного. Не вступили в генеративную фазу *Cycas revoluta* Thunb, *C. circinalis* L., *Laurus nobilis* L., *Mangifera indica* L. и др. (табл.). Тем не менее, *Cycas revoluta*, культивируемый с 1962 размножаем укоренением отростков (луковичек). В 2003 году их было более 35 штук размером от 5 до 10 см в диаметре. Данный экземпляр имеет ствол 80 см высоты, при такой же окружности и на верхушке, несет розетку из 52 наклоненных, перистых темно – зеленых листьев, длиной более 1 м с диаметром кроны в 2 метра.

Сохранение живых растений *ex situ*, часто является единственным путем сохранения видов от вымирания, особенно на местном уровне. Заключение о возможности неограниченно длительного сохранения в условиях культуры довольно многих редких и исчезающих видов основано на том, что отдельные виды культивируются в коллекции более 40 лет (табл.). Таким образом, опыт содержания коллекционных фондов убеждает, что культивирование редких и исчезающих видов бывает успешным не только в районе их естественного произрастания. Но надежность сохранения редких и исчезающих в природе видов возрастает в тех случаях, когда они не только воспроизводятся в коллекционных фондах, но широко размножаются и внедряются в практику, для озеленения интерьеров. Из 24 испытанных охраняемых редких видов 17 проявили себя как перспективные декоративные виды и могут быть рекомендованы для фитодизайна.

В связи с актуальностью проблемы сохранения видового разнообразия растительного мира и, прежде всего, редких видов, над которыми нависла угроза исчезновения наши дальнейшие исследования предполагается вести в направлении обогащения таксономического состава имеющейся коллекции редких и исчезающих растений тропической и субтропической флоры Земного шара, изучения биологии их развития, особенностей роста, закономерностей цветения и плодоношения, посевных качеств семян. Это позволяет сохранить и освоить их в культуре и в то же время является познавательным элементом в экологическом воспитании и необходимости бережного отношения к природе.



# ИНТРОДУКЦИЯ

## Таксономический состав редких и исчезающих видов в оранжерейной коллекции БСИ ДВО РАН

| п/п | Семейство / вид                     | Жизненная форма | Год и способ интродукции | Фаза развития | Категория | Перспективные |
|-----|-------------------------------------|-----------------|--------------------------|---------------|-----------|---------------|
|     | <i>Anacardiaceae</i>                |                 |                          |               |           |               |
| 1.  | <i>Mangifera indica</i> **          | д               | 1990. С                  | В             | DD        |               |
|     | <i>Adiantaceae</i>                  |                 |                          |               |           |               |
| 2.  | <i>Adiantum capillus-veneris</i> ** | мн. тр.         | 1979. Р                  | Сп            |           | +             |
|     | <i>Aspleniaceae</i>                 |                 |                          |               |           |               |
| 3.  | <i>Asplenium bulbiferum</i> **      | мн. тр.         | 1976. Р                  | Сп            |           | +             |
|     | <i>Araucariaceae</i>                |                 |                          |               |           |               |
| 4.  | <i>Araucaria heterophylla</i> **    | д               | 1980                     | В             | VU        |               |
|     | <i>Bombacaceae</i>                  |                 |                          |               |           |               |
| 5.  | <i>Pachira aquatica</i> **          | д               | 2003. Р                  | В             |           |               |
|     | <i>Bromeliaceae</i>                 |                 |                          |               |           |               |
| 6.  | <i>Tillandsia cyanea</i>            | мн. тр.         | 1996. Р                  | Ц             | NT        |               |
|     | <i>Caricaceae</i>                   |                 |                          |               |           |               |
| 7.  | <i>Carica papaya</i> **             | д               | 2004. С                  | Ц             |           |               |
| 8.  | <i>Carica quercifolia</i> **        | д               | 1998. С                  | В             |           |               |
|     | <i>Caprifoliaceae</i>               |                 |                          |               |           |               |
| 9.  | <i>Lonicera etrusca</i> *           | к               | 1968. Р                  | В             |           | +             |
|     | <i>Cornaceae</i>                    |                 |                          |               |           |               |
| 10. | <i>Aucuba japonica</i> **           | к               | 2006. Ч                  | В             |           |               |
|     | <i>Cactaceae</i>                    |                 |                          |               |           |               |
| 11. | <i>Pereskia aculeata</i>            | к               | 1960. Ч                  | В             | LC        | +             |
| 12. | <i>Rhipsalis crispata</i>           | к-чек           | 1979                     | Ц             | VU        |               |
|     | <i>Cupressaceae</i>                 |                 |                          |               |           |               |
| 13. | <i>Chamaecyparis lawsoniana</i>     | д               | 1986. С                  | В, См         | VU        | +             |
| 14. | <i>Chamaecyparis pisifera</i>       |                 | 1986. Р                  | В             | LR/lc     | +             |
| 15. | <i>Thuja orietalis</i> **           | д               | 1996. Р                  | См            |           | +             |
|     | <i>Cucadaceae</i>                   |                 |                          |               |           |               |
| 16. | <i>Cycas revoluta</i> **            | д, к            | 1962. Р                  | В             | NT        | +             |
| 17. | <i>Cycas circinalis</i> **          | д, к            | 1994. Р                  | В             | DD        |               |
|     | <i>Euphorbiaceae</i>                |                 |                          |               |           |               |
| 18. | <i>Euphorbia lophogona</i>          | с, к            | 1960. Ч                  | Ц, См         | VU        | +             |
| 19. | <i>E. tirucalli</i>                 | с, к            | 1963                     | В             | VU        | +             |
|     | <i>Ginkgoaceae</i>                  |                 |                          |               |           |               |
| 20. | <i>Ginkgo biloba</i>                | д               | 2007. С                  | В             | EN        |               |
|     | <i>Lauraceae</i>                    |                 |                          |               |           |               |
| 21. | <i>Laurus nobilis</i> *             | к, д            | 1962                     | В             |           | +             |
|     | <i>Marantaceae</i>                  |                 |                          |               |           |               |
| 22. | <i>Calathea veitchiana</i>          | мн. тр.         | 2003. Р                  | В             | NT        |               |
|     | <i>Myrtaceae</i>                    |                 |                          |               |           |               |
| 23. | <i>Myrtus communis</i> **           | к               | 1964                     | В             |           | +             |
|     | <i>Moraceae</i>                     |                 |                          |               |           |               |
| 24. | <i>Ficus carica</i> *               | д               | 1965. Р                  | В             | LC        |               |
|     | <i>Podocarpaceae</i>                |                 |                          |               |           |               |
| 25. | <i>Podocarpus macrophyllus</i> **   | д               | 1967. Ч                  | В             | LR/lc     | +             |
| 26. | <i>Podocarpus nagi</i> **           | д               | 1983. Р                  | В             |           | +             |
| 27. | <i>Podocarpus spinulosus</i> **     | д               | 1967. Ч                  | В             | LR/lc     | +             |
|     | <i>Rutaceae</i>                     |                 |                          |               |           |               |
| 28. | <i>Citrus reticulata</i> **         | д, к            | 1961                     | Ц, П          |           | +             |
|     | <i>Punicaceae</i>                   |                 |                          |               |           |               |
| 29. | <i>Punica granatum</i> *            | к., д           | 1961. С                  | Ц, П          | LC        |               |
|     | <i>Taxodiaceae</i>                  |                 |                          |               |           |               |
| 30. | <i>Cryptomeria japonica</i>         | д               | 1989. С                  | Ц, См         | LR/nt     |               |
| 31. | <i>Taxodium mucronatum</i>          | д               | 1989. С                  | В             | LC        |               |
|     | <i>Zamiaceae</i>                    |                 |                          |               |           |               |
| 32. | <i>Macrosamia macdonellii</i> **    | д               | 1967. Р                  | В             |           |               |
|     | <i>Saxifragaceae</i>                |                 |                          |               |           |               |
| 33. | <i>Saxifraga stolonifera</i> **     | мн. тр.         | 1963                     | Ц             |           | +             |
|     | <i>Theaceae</i>                     |                 |                          |               |           |               |
| 34. | <i>Thea sinensis</i> **             | к.              | 1963                     | Ц, П          |           |               |

Примечание: (\*) Виды, занесенные в Красную книгу СССР; Красную книгу РСФСР; (\*\*) виды, включенные в Международную красную книгу.

д – дерево; к – кустарник; к-чек – кустарничек; л. – луковичное; мн.тр. – многолетник травянистый; с- суккулент.

Ч – выращенные из черенков; Р – доставленные в виде растений; С – выращенные из семян; В – вегетация; Ц – цветение; П – плодоношение; Сп – спороношение для папоротников; См – семяношение; + – виды перспективные для фитодекора.

Статус отдельных видов указан в соответствии с Red List Categories (1994): EN (Endangered) – «подвергающийся опасности»; VU (Vulnerable) – «ранимый» объединяются общим понятием – «угрожаемые»; LR (Lower Risk) – «пониженный риск», их грани: nt – «почти угрожаемые», lc – «вызывающие наименьшее беспокойство»; DD (Data Deficient) – «недостаточно изученный».

Литература

- Гутник А.В. Гинкго двулопастный в Дальневосточном Ботаническом саду // Бюлл. ГБС. 1968. Вып. 69. С. 106.
- Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М., 1978. 460 с.
- Красная книга РСФСР (Растения). М., 1988. 590 с.
- Пиенникова Л.Н., Урусов В.М. Деревья и кустарники полуострова Муравьев-Амурский: Голосеменные. Справочное пособие, Владивосток, 2003. 64 с.
- Тетеря О.П. Интродукция и особенности содержания коллекционного фонда тропических и субтропических растений в условиях защищенного грунта БСИ ДВО РАН // Теоретические и прикладные аспекты интродукции растений как перспективное направление развития науки и народного хозяйства. Матер. межд. науч. конф., посвященной 75-летию со дня образования Центрального ботанического сада НАН Беларуси, Т. 1. Минск, 2007. С. 294–296.
- Шипилова В.Ф. Коллекция тропических и субтропических растений в Ботаническом саду Воронежского Государственного университета // Сохранение биоразнообразия растений в природе и при интродукции. Матер. межд. науч. конф., посвященной 165-летию Сухумского ботанического сада и 110 -летию Сухумского субтропического дендропарка Института ботаники АНА. Сухум, 2006. С. 659–660.
- Международная Красная книга <<http://www.floraminal.ru/interdbook.php>>
- Международный союз охраны природы. Red List Categories (1994) <http://www.redlist.org/>.

## ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ – КАК КРИТЕРИЙ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ДИАСПОР

Ткаченко К.Т.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

При изучении особенностей биологии вида, важным является оценка продолжительности сохранения жизнеспособности его семян. Жизнеспособность семян зависит от места произрастания материнского растения в пределах ареала, экологических факторов среды обитания, обеспеченности их элементами питания, наличия опылителей, погодных условий в период цветения растений и созревания плодов. Жизнеспособность семян – важный параметр, который необходимо учитывать при введении нового вида в первичную культуру (Фирсова, 1959; Ходачек, 1978, 1993; Жизнеспособность..., 1979; Николаева и др., 1999 и др.).

Жизнеспособность диаспор видоспецифична. Диаспоры некоторых видов семейств: *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Polygonaceae* и др. при хранении долго сохраняют всхожесть. У видов семейств: *Apiaceae*, *Berberidaceae*, *Orchidaceae*, *Liliaceae*, *Paeaniaceae*, *Ranunculaceae* и др., наоборот, она быстро теряется. Ряд видов требуют особых способов хранения сразу после их сбора. Так, например, семена: *Lysichiton camtschaticense* (L.) Schott (*Araceae*), *Brasenia schreberi* J.F. Gmel. (*Cabombaceae*), *Euryale ferox* Salisb. (*Nymphaeaceae*), у видов родов *Trapa* (*Trapaceae*), *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*), *Ruppia* (*Ruppiaceae*) и др., могут храниться только под водой или во влажных условиях (без пересыхания, приводящего, к гибели зародыша).

Диаспоры подразделяют на три категории, в зависимости от длительности сохранения ими всхожести: микробиотики (сохраняют всхожесть до 3 лет); мезобиотики – от 3 до 15 лет; и макробиотики – диаспоры которых жизнеспособны свыше 15 лет. Редкие, сокращающие свой ареал виды, чаще всего попадают в первую группу, микробиотиков (Тихонова и др., 1997 и др.).

При организации работ с диаспорами растений, изучения особенностей их латентного периода, важно учитывать много разных моментов при их сборе, сортировке, и параметры хранения. Разделение семян по фракциям позволяет отобрать заведомо выполненные (жизнеспособные), удалив щуплые, нежизнеспособные семена.

Анализ каждой партии семян позволяет представить материал по разнокачественности диаспор для дальнейших работ. В табл. 1 и 2 показано изменение показателей диаспор, собранных как в полевых, так и стационарных условиях.

Из данных, приведенных в табл. 2, видно, что качество семян заметно изменяется в зависимости от положения цветка в соцветии и соцветия на растении. Подобные закономерности были отмечены и для *Angelica archangelica* L. (Маслова, 1995).

Для семян ряда видов семейства *Crassulaceae* отмечено, что место произрастания, способ хранения семян, в значительной степени определяют жизнеспособность семян, а так же длительность ее сохранения. В табл. 3 показано как эти параметры сказываются на всхожести семян ряда видов из родов *Clementsia*, *Rhodiola*, *Sedum*.

Таблица 1

Характеристика семян *Honckenya reploides* \*и *Silene acaulis*

| Вид                                   | Место произрастания                          | Масса 1000 шт., г | % щуплых семян в партии | Лабораторная всхожесть |
|---------------------------------------|----------------------------------------------|-------------------|-------------------------|------------------------|
| <i>Honckenya reploides</i> (L.) Ehrh. | устье р. Море-Ю                              | 0,45              | 4                       | 72                     |
|                                       | окр. пос. Топседа                            | 0,41              | 6                       | 70                     |
|                                       | Югорский п-в, мыс Белый Нос                  | 0,24              | 12                      | 59                     |
|                                       | южный о-в архипелага Новая Земля             | 0,18              | 37                      | 56                     |
|                                       | окр. пос. Варандей                           | 0,39              | 12                      | 58                     |
|                                       | сев. оконечность о-ва Вайгач, Балванский Нос | 0,37              | 9                       | 64                     |
| <i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.      | устье р. Море-Ю                              | 0,35              | 7                       | 50 / 90 **             |
|                                       | окр. пос. Топседа                            | 0,31              | 9                       | 45 / 65                |
|                                       | окр. пос. Варандей                           | 0,27              | 12                      | 39 / 57                |
|                                       | Югорский п-в, мыс Белый Нос                  | 0,29              | 15                      | 12 / 49                |
|                                       | сев. оконечность о-ва Вайгач, Балванский Нос | 0,2               | 18                      | 4 / 32                 |
|                                       | южный о-в архипелага Новая Земля             | 0,2               | 24                      | 2 / 25                 |

Примечание: \* – семена *Honckenya reploides* проращивали при +30 на солнечном свете. \*\* – первое значение – всхожесть без предварительной обработки, второе – после 30-дневного промораживания при -20°C.

Таблица 2

Характеристика семян *Heracleum dissectum* Ledeb. в зависимости от их места произрастания, порядка и положения соцветия на генеративном побеге

| Положение зонтика<br>на побеге                                | Положение цветков<br>в зонтике            | Фракция * семян | Масса 1000 шт., в г. | % щуплых семян | Полевая всхожесть (%) |
|---------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|-----------------|----------------------|----------------|-----------------------|
| Комиссаровский перевал, Малое Алма-Атинское ущелье, Казахстан |                                           |                 |                      |                |                       |
| центральный                                                   | краевое                                   | крупные         | 24,5                 | 4              | 85                    |
|                                                               |                                           | средние         | 22,3                 | 12             | 79                    |
|                                                               | срединное                                 | крупные         | 23,8                 | 8              | 87                    |
|                                                               |                                           | средние         | 21,9                 | 22             | 65                    |
|                                                               | центральное                               | крупные         | 19,9                 | 12             | 67                    |
|                                                               |                                           | средние         | 18,2                 | 34             | 60                    |
| мелкие                                                        |                                           | 16,6            | 41                   | 55             |                       |
| I порядка                                                     | краевое                                   | крупные         | 21.1                 | 15             | 78                    |
|                                                               |                                           | средние         | 19,9                 | 27             | 64                    |
|                                                               |                                           | мелкие          | 14,1                 | 33             | 58                    |
|                                                               | срединное                                 | средние         | 16,2                 | 30             | 57                    |
|                                                               |                                           | мелкие          | 12,9                 | 42             | 50                    |
|                                                               | центральное                               | средние         | 14,9                 | 37             | 53                    |
|                                                               |                                           | мелкие          | 11,4                 | 59             | 49                    |
|                                                               | Научно-опытная станция БИН РАН «Отрадное» |                 |                      |                |                       |
| центральный                                                   | краевое                                   | крупные         | 25.9                 | 3              | 89                    |
|                                                               |                                           | средние         | 24.8                 | 9              | 84                    |
|                                                               | срединное                                 | крупные         | 24,9                 | 5              | 84                    |
|                                                               |                                           | средние         | 23,7                 | 14             | 72                    |
|                                                               | центральное                               | крупные         | 23,8                 | 10             | 83                    |
|                                                               |                                           | средние         | 21,8                 | 17             | 68                    |
| мелкие                                                        |                                           | 19,1            | 21                   | 57             |                       |
| I порядка                                                     | краевое                                   | крупные         | 20.1                 | 19             | 69                    |
|                                                               |                                           | средние         | 19,5                 | 22             | 57                    |
|                                                               |                                           | мелкие          | 15,1                 | 27             | 45                    |
|                                                               | срединное                                 | крупные         | 18.3                 | 12             | 58                    |
|                                                               |                                           | средние         | 16,2                 | 16             | 49                    |
|                                                               |                                           | мелкие          | 11,8                 | 28             | 34                    |
|                                                               | центральное                               | крупные         | 16,6                 | 19             | 48                    |
|                                                               |                                           | средние         | 14,7                 | 37             | 36                    |
|                                                               |                                           | мелкие          | 12,2                 | 56             | 27                    |

Примечание: \* – фракции семян были разобраны на почвенных ситах с диаметром ячеек 10,7 и 5 мм.

Растянутое проращивание семян в течение длительного времени, связанное, в том числе, и с их изначальной разнородностью, способствует уменьшению гибели растений из-за возвратных поздневесенних заморозков, пересыхания верхних горизонтов почвы, затенения, вытаптывания. Наши исследования показали, что семена многих видов интродуцированных на питомнике растений значительно дольше сохраняют свою жизнеспособность при хранении их при низких температурах. Это наглядно видно из приведенной табл. 4.

Таблица 3

Изменение жизнеспособности семян в зависимости от их местопроизрастания и длительности хранения

| Вид                                                  | Место произрастания                     | Всхожесть (%) на день сбора* |    |    |     |     |     |     |     |
|------------------------------------------------------|-----------------------------------------|------------------------------|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|
|                                                      |                                         | 10                           | 40 | 90 | 150 | 180 | 360 | 540 | 720 |
| <i>Clementsia semenovii</i> (Regel et Herd.) Boriss. | Окр. г. Алма-Ата, Казахстан             | 98                           | 75 | 64 | 30  | 10  | –   | –   | –   |
|                                                      | БС БИН РАН                              | 98                           | 95 | 80 | 67  | 45  | 20  | 12  | 3   |
| <i>Rhodiola linearifolia</i> Boriss.                 | Окр. г. Алма-Ата, Казахстан             | 95                           | 78 | 70 | 65  | 40  | 32  | 10  | –   |
|                                                      | БС БИН РАН                              | 100                          | 92 | 84 | 70  | 55  | 30  | 10  | –   |
|                                                      | Выборгской р-н, Лен. обл.               | 92                           | 84 | 70 | 59  | 42  | 22  | –   | –   |
| <i>Sedum aizoon</i> L.                               | Приморский край, окр. пос. Горнотаёжное | 100                          | 94 | 72 | 58  | 39  | 24  | 9   | –   |
|                                                      | Приморский край, окр. Владивостока      | 98                           | 88 | 64 | 59  | 46  | 37  | 12  | –   |
|                                                      | БС БИН РАН                              | 89                           | 79 | 68 | 54  | 48  | 42  | 24  | 8   |

Примечание: \* – Все семена хранились в условиях лаборатории.

Таблица 4

Сохранение всхожести семян разных видов растений в зависимости от условий и длительности хранения

| Вид                                                   | Условия хранения * | Всхожесть (%) на день от закладки на хранение |     |     |     |     |     |
|-------------------------------------------------------|--------------------|-----------------------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|
|                                                       |                    | 30                                            | 120 | 180 | 360 | 540 | 720 |
| <i>Origanum vulgare</i> L.                            | 18–22              | 67                                            | 61  | 57  | 45  | 33  | 15  |
|                                                       | 5                  | 70                                            | 70  | 70  | 65  | 50  | 48  |
|                                                       | 0                  | 70                                            | 72  | 75  | 70  | 66  | 52  |
|                                                       | –10                | 72                                            | 71  | 74  | 72  | 69  | 57  |
|                                                       | 18–22              | 82                                            | 74  | 63  | 34  | 16  | –   |
| <i>Stemmacantha carthamoides</i> (Willd.) M. Dittrich | 5                  | 85                                            | 79  | 66  | 47  | 23  | 7   |
|                                                       | 0                  | 85                                            | 82  | 74  | 68  | 51  | 23  |
|                                                       | –10                | 85                                            | 82  | 72  | 70  | 52  | 20  |
|                                                       | 18–22              | 98                                            | 78  | 59  | 37  | 21  | 11  |
| <i>Hedysarum alpinum</i> L.                           | 5                  | 98                                            | 84  | 65  | 42  | 28  | 22  |
|                                                       | 0                  | 98                                            | 85  | 67  | 45  | 32  | 25  |
|                                                       | –10                | 98                                            | 85  | 69  | 51  | 35  | 27  |
|                                                       | 18–22              | 98                                            | 78  | 59  | 37  | 21  | 11  |

Примечание: \* – 18–22°C – семена хранили в условиях рабочих помещений; при температурах 5, 0 и –10°C – хранили в холодильнике.

При изучении жизнеспособности семян, как показателя разнокачественности диаспор, важно учитывать параметры выполненности диаспор, характеристики выделенных фракций, место произрастания исходного материала и т.д. Это позволяет представлять наиболее полные и объективные характеристики особенностей латентного периода для каждого вида, вводимого в первичную культуру.

Литература

- Жизнеспособность семян / Под ред. М.К. Фирсовой. М., 1978. 415 с.
- Маслова Н.В. Семенная продуктивность *Angelica archangelica* L. при интродукции // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Матер. научн. конф. (12–15 декабря 1995 г., г. Санкт-Петербург). СПб, 1995. С. 209–210.
- Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. Биология семян. НИИ химии СПбГУ, СПб, 1999. 233 с.
- Тихонова В.Л., Беловодова Н.Н., Яшина С.Г. Криоконсервация семян-микробиотиков // Бюлл. ГБС. 1997. Вып. 175. С. 91–95.
- Фирсова М.К. Методы определения качества семян. М., 1959. 350 с.
- Ходачек Е.А. Семенная продуктивность растений Западного Таймыра // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л., 1978. С. 167–198.
- Ходачек Е.А. Прорастание семян арктических растений // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб, 1993. С. 126–134.

СОЗДАНИЕ МНОГОЛЕТНИХ УСТОЙЧИВЫХ СОЧЕТАНИЙ РАСТЕНИЙ ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ

Трулевич Н.В.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

60 летний опыт по созданию сочетаний растений природной флоры на территории Главного ботанического сада РАН позволяет дать рекомендации по способам их организации, оценить интродукционную устойчивость входящих в них видов. Подбор главных и сопутствующих растений способствует увеличению экологической емкости создаваемых ценозов, а, следовательно, и увеличению их видового состава.

Моделью служат естественные полночленные фитоценозы. Создание древесного полога – основа успешной интродукции сопутствующих видов.

Одной из актуальных проблем рационального природопользования и охраны окружающей среды является оптимизация практически всех типов растительного покрова. Учитывая, что на долю хвойных лесов приходится более 70% общей площади занятой лесами, опыт создания искусственных фитоценозов и обогащения деградирующих естественных представляет практический интерес. Объектами создания фрагментов хвойных лесов послужили практически все виды елей, произрастающие на территории России и сопредельных государств.

Одной из лесообразующих пород является ель обыкновенная (*Picea abies*), которая и явилась основой одного из первых искусственных фитоценозов на площади около 2 га. Посадки 4–5 летних деревьев осуществлялась с начала 50-х годов прошлого столетия. В настоящее время ели имеют высоту до 20 метров. Под их пологом посажены соответствующие кустарники: калина обыкновенная (*Viburnum opulus*), бузина красная (*Sambucus racemosa*), жимолость голубая (*Lonicera caerulea*) и др. В травостое характерные для еловых лесов растения: ландыш майский (*Convallaria majalis*), грушанка крупнолистная (*Pyrola rotundifolia*), купена душистая (*Polygonatum odoratum*) и др.

Фрагмент сибирских темнохвойных лесов образован елью сибирской (*Picea obovata*), возраст которой насчитывает более 50 лет, высота до 25 м, пихтой сибирской (*Abies sibirica*), возраст насаждения до 60 лет, высота деревьев до 20–25 м. В подлеске рябина сибирская (*Sorbus sibirica*), смородина черная (*Ribes nigra*), смородина двуликая (*R. diucantha*). В травостое лук победный (*Allium victorialis*), брунера сибирская (*Brunnera sibirica*), медуница мягчайшая (*Pulmonaria mollis*), кандык сибирский (*Erythronium sibiricum*), ветреница алтайская (*Anemone altaica*), колокольчик крапиволистный (*Campanula trachelium*), хохлатка прицветниковая (*Corydalis bracteata*).

Фрагменты хвойных лесов Дальнего Востока, исходным материалом послужили сборы посевного и посадочного материала, начиная с 1953 года, сформированы из ели аянской (*Picea ajanensis*), пихты почкочешуйной (*Abies nephrolepis*), п. изящной (*A. gracilis*). Они формируют верхний ярус, где высота деревьев достигает 20 м и возраста до 60 лет. Под пологом тис остроконечный (*Taxus cuspidosa*) высотой до 10 м. Под пологом характерны вейгела Миддендорфа (*Weigela middendorffiana*), дейция гладкая (*Deutzia glabrata*), сирень Вольфа (*Syringa wolfii*), рябина бузинолистная (*Sorbus sambucifolia*). В травяном покрове василистник клубеносный (*Thalictrum tuberiferum*) и целый ряд трав свойственных этому типу леса. Спутником кедровых, пихтовых и смешанных лесов является бадан тихоокеанский (*Bergenia pacifica*), произрастающий группами, иногда образуя сплошные заросли.

Фрагменты тьяньшанского ельника (*Picea schrenkiana*) созданы на основе сборов посевного и посадочного материала в природе с 1954 года. Древесный ярус образован разновозрастными елями высотой до 10 м. Сопутствующими древесными породами являются береза тьяньшанская (*Betula tianschanica*) и рябина тьяньшанская (*Sorbus tianschanica*). В подлеске в разные годы росли 11 видов кустарников, выращенных из семян, собранных в Центральном Тянь-Шане. В травяном покрове прошли интродукционное испытание 35 видов травянистых растений.

Фрагменты сосновых лесов созданы на основе естественного леса из сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Культивирование местных видов, выпавших из состава растительного покрова или сокративших обилие в результате антропогенного влияния, можно рассматривать как обогащение обедненного растительного покрова. В подлеске лещина обыкновенная (*Corylus avellana*). В травяном покрове вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*), прострел раскрытый (*Pulsatilla patens*) и др. Положительный опыт интродукции был с редким видом с Карельского перешейка прострелом весенним (*P. vernalis*). Под пологом местной сосны созданы фрагменты сосновых лесов Дальнего Востока.

Фрагмент кедровых лесов Сибири создан на основе сбора посевного и посадочного материала, начиная с 1950 года, сибирской кедровой сосны (*Pinus sibirica*). В настоящее время она образует чистые насаждения с высотой деревьев 20–25 м на площади более 200 м<sup>2</sup>. Под пологом сосны сибирской произрастает бадан толстолистный (*Bergenia crassifolia*).

Положительные результаты получены при создании фрагментов растительного покрова сосновых стлаников. Так создан фрагмент соснового стланика Карпат, основой которого является сосна горная (*Pinus mugo*), культивированная с 1957 года. Стволы распростерты высотой до 4 м, диаметром до 15 см, в сочетании с рододендромом Кочи (*Rhododendron kotschyi*). В травостое с успехом выращивались медуница Филярского (*Pulmonaria filarzkiana*), медуница красная (*P. rubra*), сон-трава белая (*Pulsatilla alba*), княжик альпийский (*Atragene alpina*). На Дальнем Востоке в горах широко распространен кедровый стланник (*Pinus pumila*), фрагмент которого создан с 1953 года, с высотой деревьев около 3 м. В травяном покрове кортуза Маттиоли (*Cortusa mattioli*), саза курильская или курильский бамбук (*Sasa kurilensis*), достигающая в природе 2 м. В условиях Сада высота определяется высотой снежного покрова и составляет 80–100 см.

Фрагмент сибирского лиственничника (*Larix sibirica*) выращен из семян, собранных на Алтае в 1950 году, и лиственницы Гмелина (*L. gmelinii*). Высота деревьев достигает 25 м. Под пологом рододендрон Ледебера

(*Rhododendron ledebourii*) из семян, собранных на Алтае в 1947 году, имеется репродукция, рододендрон даурский (*R. dauricum*), таволга средняя (*Spiraea media*), таволга дубровколистная (*S. chamaedrifolia*), сибирка алтайская (*Sibiraea altaiensis*). Характерен княжик сибирский (*Atragene sibirica*), кизильник блестящий (*Cotoneaster lucidus*) – редкий вид, опыт интродукции которого насчитывает 50 лет. В травостое: аконит белоустый (*Aconitum leucostomum*), аконит выющийся (*A. volubile*), пион Марьин корень (*Paeonia anomala*), лилия кудреватая (*Lilium martagon*), купальница алтайская (*Trollius altaicus*), купальница азиатская (*T. asiaticus*) и др.

Дальневосточные лиственничные леса с лиственницей Гмелина (*Larix gmelinii*) высотой до 20 м, л. курильской (*L. kurilensis*) высотой до 15 м, л. Ольгинской (*L. olgensis*) высотой до 15 м, имеющей флагообразную крону. В подлеске кустарники: рододендрон даурский (*Rhododendron dauricum*), жимолость голубая (*Lonicera caerulea*) и др.

Конструируя лесные насаждения, следует использовать ту модель, которую создает сама природа. Результаты многолетнего опыта могут быть учтены в лесокультурном деле при создании рукотворных лесов. Примером которых являются посадки более века тому назад К.Ф. Тюрмером. Эти рукотворные леса по красоте превосходят аналогичные древостои естественного происхождения. Безусловно, одним из феноменов тюрмеровских культур лиственницы европейской в качестве главной породы, и так же сосново-еловых насаждений является их биологическая устойчивость. Причиной столь успешного создания устойчивых рукотворных лесов является продуманная структура насаждений. Сложные по форме насаждения лиственницы европейской и сосны обыкновенной в качестве главных пород, под пологом которых через определенный срок подсаживались ель или пихта, образуют двухъярусные насаждения. Сложная форма и смешанный состав позволяют увеличить экологическую емкость, повысить биоразнообразие как видовое, так и возрастное.

#### Литература

- Мерзленко М.Д. Причины высокой продуктивности и устойчивости тюрмеровских посадок леса // Доклады ТСХА. М., 2000. Вып. 272. С. 148–151.
- Работнов Т.А. О флористической и ценотической полнотности ценозов // Доклады АН СССР. М., 1960. Т. 130, № 3. С. 671–673.
- Работнов Т.А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 8. Вып. 2. С. 5–17.
- Трулевич Н.В., Алферова З.Р., Виноградова Ю.К. и др. Ботанико-географические экспозиции растений природной флоры. Итоги сохранения биоресурсов ex situ. М., 2007. 226 с.

### СИСТЕМНЫЙ (ГЕНОМНО-АДАПТИВНЫЙ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ) ПОДХОДЫ К ИНТРОДУКЦИИ РАЗЛИЧНЫХ ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ГРУПП РАСТЕНИЙ

Тукачев С.Н., Шишов А.Д.

Великий Новгород, Новгородский университет им. Ярослава Мудрого

Введение новых растений в культуру – комплексная эколого-биологическая проблема и ее адекватная постановка возможно только в рамках системного подхода, поскольку объектами являются интродукционные популяционные системы, функционирующие в конкретных ландшафтах и агрофитоценозах.

Важнейшая проблема интродукции – успешность и прогнозируемость, а высшая ступень успешности интродукции – натурализация интродуцентов.

Основы теории интродукции заложены А. Гумбольтом и А. Декандалем в 19 в. В 20 столетии развитие теории академической интродукции шло в русле экологии растений (Базилевская, 1964).

В соответствии с точкой зрения Н.И. Вавилова, важнейшими источниками интродукции культурных растений являются генцентры, из которых можно черпать важные доминантные гены, определяющие их важные хозяйственные свойства культиваров (Вавилов, 1966).

В последнее время накоплены данные, указывающие на то, что в основе адаптаций интродуцентов к новым эколого-географическим условиям лежат базовые эколого-физиологические константы и генетические процессы в интродукционных популяциях. Весьма плодотворной для развития теории интродукции является эколого-генетическая парадигма «Адаптивного потенциала растений», развиваемого А.А. Жученко (Жученко, 1988).

К настоящему моменту приемлемая теоретическая и методологическая основа интродукции не сформулирована, более того в теории интродукции сосуществуют два альтернативных направления. Первое – эколого-географическое, основанное на фактах изложенных во многих работах. Суть этой концепции заключается в отрицании возможности успешного переноса растений из других природных зон. При этом основоположник экологии растений и интродукции А. Декандоль придерживался мнения, что «...в борьбе растения с климатом, обычно побеждает климат».

Крупнейшие теоретики интродукции, Э. Регель, Г. Майр, Д. Гуд считали, что растения принципиально не способны адаптироваться к иному климату. В соответствии с этой парадигмой интродукционные работы должны основываться на сравнительном анализе климатических условий и вид может быть интродуцирован в район, который является его потенциальным ареалом. На этой теоретической основе Г. Майром разработан метод климатических аналогов, апробированный на большом фактическом материале интродукции древесных и кустарниковых пород, но малоэффективный при интродукции травянистых многолетников. Крайнюю позицию в рамках этого подхода занимает Г.Н. Зайцев: «...версия по которой растения могут акклиматизироваться в пределах практически приемлемого срока при переносе их из одного климата в другой, благодаря тому, что при этом можно будто бы переделать или приспособить природу данного растения к новым условиям является ошибочной» (Зайцев, 1983).

Альтернативная позиция прослеживается у многих крупных биологов, включая Ч. Дарвина, по мнению которого степень приспособленности видов к их обычному климату часто преувеличивается. Н.И. Вавилов призывал не преувеличивать их значения, поскольку вопрос о климатических аналогах не может решаться в упрощенном виде. В.Н. Сукачев отмечал, что современные границы распространения растений далеко не всегда определяются климатическими причинами (Базилевская, 1964).

Парадигма, исходящая из реальности явления акклиматизации путем геномных реконструкций разрабатывалась в последние 20 лет крупными биологами-интродукторами.

Фундаментальные позиции в теории интродукции занимает научное наследие Н.И. Вавилова, в том числе «Ботанико-географические основы селекции и «Закон гомологических рядов...», работы по генетике холодоустойчивости и др. (Вавилов, 1966). Одним из ярких проявлений Закона гомологических рядов является структурно-функциональная типология двудольных Ю.В. Гамалея (Гамалей, 2002). В соответствии с этой парадигмой в основе адаптивной дифференциации лежит сопряженная эволюция контакта стела/кора и фотосинтетической паренхимы. Это крупное эколого-эволюционное обобщение вписывается в парадигму адаптивной структуры популяций Алтухова (Алтухов, 2003) и адаптивного потенциала растений (Жученко, 19988). В то же время типы транспортных систем являются гомологическими рядами Н.И. Вавилова (Вавилов, 1966).

Анализ жизненных форм, эколого-географического распространения, физиологического статуса и роли в экосистемах структурно-функциональных типов двудольных позволяет использовать этот подход в качестве одного из базовых при прогнозной интродукции двудольных различных экологических, таксономических и хозяйственных групп. Важно отметить, что транспортная система является основным каналом передачи регуляторных сигналов, управляющих ростом, развитием и адаптацией растений. Совместно с клеточными факторами она играет важнейшую роль в реализации генетических программ развития и геномно-адаптивных перестроек в онтогенезе.

Проведенный нами (Тукачев, Шишов, Москвина, 2005) анализ истории интродукции на Северо-западе РФ, наши собственные интродукционные исследования многих видов лекарственных, овощных, пряно-вкусовых растений и эффективность прогнозирование успешности интродукции указывают на перспективность геномно-адаптивного и структурно-функционального подходов в качестве методологической составляющей современной интродукционной парадигмы и парадигмы адаптивного растениеводства.

#### Литература

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М., 2003. 413 с.  
 Базилевская Н.А. Теория и методы интродукции растений. М., 1964. 130 с.  
 Вавилов Н.И. Избранные труды. М., 1966. 560 с.  
 Гамалей Ю.В. Экологическая дифференциация двудольных // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122. № 1. С. 55–83.  
 Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев, 1988. 767 с.  
 Зайцев Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений. М., 1983. 154 с.  
 Тукачев С.Н., Шишов А.Д., Москвина Л.А. История интродукции лекарственных растений в Новгородской области // Генетические ресурсы лекарственных и ароматических растений. Материалы междун. конф., посвященной памяти профессора А.И. Шретера. М., 2004 С. 76–78.

### ОЦЕНКА ИНТРОДУКЦИИ НЕКОТОРЫХ ЛУКОВИЧНЫХ В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА КБГУ

Тхазаплизева Л.Х., Шхагапсоев С.Х.

Нальчик, Кабардино-Балкарский госуниверситет им. Х.М. Бербекова

Исходя из необходимости тщательного изучения биоэкоморфологии редких, исчезающих, эндемичных и хозяйственно-ценных видов растений в условиях интродукции, как одного из наиболее удобных и надеж-

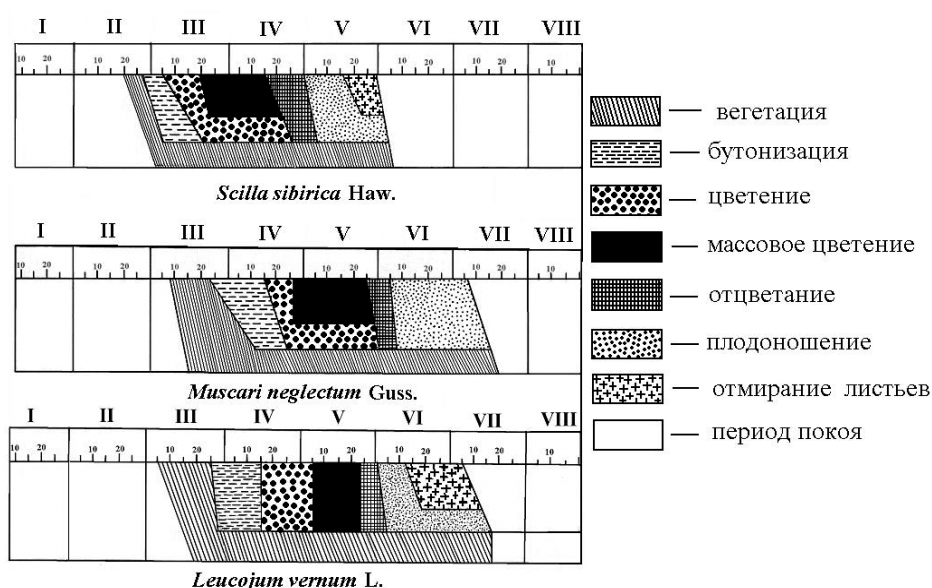
ных способов их охраны, и последующей реинтродукции, нами в условиях ботанического сада дана оценка адаптаций и возможностей выращивания некоторых луковичных растений в культуре.

Обобщая полученные данные пятилетних наблюдений (2003–2007 гг.) по изучению биоморфологии, семенного и вегетативного размножения, ритмов сезонного развития, онтогенетической структуры и виталитетного состояния ценопопуляций рода *Galanthus* L. в условиях интродукции, ранее нами дана оценка перспективности четырех его представителей: перспективными с оценкой 4 балла, мы отметили *G. angustifolius* и *G. lagodechianus*, отличающихся широкой экологической амплитудой; *G. bortkewitschianus* и *G. platyphyllus* отнесены к малоперспективным (2 балла).

В данной работе излагаем результаты исследований по установлению особенностей биоэкологии трех других луковичных растений: *Leucojum vernum* L., *Scilla sibirica* Haw. и *Muscari neglectum* Guss. Для последних в условиях интродукции установлены ритмы развития, выявлены морфологические особенности разных возрастных форм. На их основе выделены качественные и количественные диагностические признаки онтогенетических состояний, установлен ход онтогенеза, определены среднепятилетние показатели семенной продуктивности, гетерогенность и демографические параметры, эффективность самоподдержания и виталитет ценопопуляций.

При проведении исследований использованы методы фенонаблюдений по комплексным методикам (Фенологические наблюдения..., 1982, и др.); при определении семенной продуктивности растений – методы, изложенные в работах Т.А. Работнов (1960), И.В. Вайнагия (1974), Е.В. Тюриной (1984); при установлении онтогенетической структуры и состояния ценопопуляций – методики Т.А. Работнова (1969), А.А. Уранова (1975), Л.В. Денисовой и др. (1986), Л.А. Жуковой (1987), Ю.А. Злобина (1989) и методические разработки А.Р. Ишбирдина и др., (2004) и др.

Продолжительность солнечного сияния в условиях ботанического сада составляет около 2000–2400 часов в год. Летний режим длится 4,5–5 месяцев. Среднегодовое количество атмосферных осадков составляет 615 мм. Первые заморозки наблюдаются во второй декаде октября. Средняя продолжительность безморозного периода, являющегося существенным показателем для многолетних зимующих в грунте луковичных растений, 182 дня (Емузова, 2003). Результаты пятилетних наблюдений вышеуказанных видов показали, что наступление и продолжительность фенологических фаз в условиях интродукции проходят в более ранние и сжатые сроки, по сравнению с условиями естественных местообитаний. Однако нами установлено, что у данных растений колебание сроков начала вегетации и зацветания происходит более или менее равномерно в обе стороны от определенной средней даты. «Видимая» весенняя вегетация *L. vernum* и *M. neglectum* начинается в начале марта, *S. sibirica* – с третьей декады февраля (рис.). Средний период цветения, и в частности массового цветения, у видов варьирует незначительно. Период плодоношения продолжается 35–45 дней. Фаза окончания вегетации у *L. vernum* и *M. neglectum* в условиях интродукции, характеризующаяся пожелтением и отмиранием надземной вегетативной части фиксируется в середине июля, у *S. sibirica* – в начале июля. Таким образом, ритмы развития видов в условиях интродукции укладываются в сроки, определяющие их феноритмотип – геоэфмероидов (Седельникова, 2002), *S. sibirica* как ранневесеннецветущего с весенней вегетацией, *L. vernum* и *M. neglectum* – средневесеннецветущего с весенне-раннелетней вегетацией.



Среднепятилетние феноспектры луковичных интродуцентов в условиях ботанического сада КБГУ



# ИНТРОДУКЦИЯ

В табл. 1 приведены основные биометрические показатели морфологических признаков, для которых определены медия ( $\bar{x}$ ), ее ошибка ( $S_{\bar{x}}$ ), коэффициент вариации ( $C_v$ ). Морфологические особенности *M. neglectum* и *S. sibirica* изучены и для ценопопуляций естественных местообитаний. Незначительные перепады уровней изменчивости признаков в исследованных ценопопуляциях, произрастающих в разных фитоценологических условиях, свидетельствует о пластичности данных видов и их высоких адаптивных возможностях. В частности, размерный спектр *M. neglectum* в условиях интродукции увеличивается в 2,45 раза по сравнению с растениями естественного местообитания (Шхагапсоев и др., 2006).

Таблица 1

Биометрические показатели морфологических признаков интродуцентов

| Признаки        | <i>Leucojum vernum</i> L. |       | <i>Scilla sibirica</i> Haw. |       | <i>Muscari neglectum</i> Guss. |       |
|-----------------|---------------------------|-------|-----------------------------|-------|--------------------------------|-------|
|                 | $\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$ | $C_v$ | $\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$   | $C_v$ | $\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$      | $C_v$ |
| Д луковицы      | 27,09±0,659               | 7,69  | 10,87±0,41                  | 17,0  | 20,55±0,86                     | 9,30  |
| Н луковицы      | 46,46±0,556               | 3,78  | 18,38±0,38                  | 9,35  | 26,83±0,83                     | 7,53  |
| Д донца лук.    | 18,22±235                 | 4,07  | 8,53±0,48                   | 25,04 | 9,92±0,88                      | 17,66 |
| Л листа         | 485,00±5,254              | 4,00  | 95,06±3,51                  | 16,51 | 301,5±15,27                    | 13,40 |
| В листа         | 13,80±0,663               | 15,20 | 15,16±1,07                  | 31,64 | 6,71±0,14                      | 4,96  |
| Н листьев       | 8,10±0,458                | 17,89 | 2,85±0,20                   | 30,71 | 6,05±0,35                      | 26,77 |
| Н цветоноса     | 463,82±3,471              | 13,89 | 105,0±1,94                  | 8,27  | 235,14±12,18                   | 12,68 |
| В цветоноса     | 8,15±0,234                | 9,67  | 2,51±0,01                   | 24,0  | 3,57±0,32                      | 23,40 |
| Н цветков       | 2,99±0,238                | 24,01 | 3,8±0,29                    | 7,95  | 5,30±0,21                      | 12,47 |
| Соцв. и Цветки: |                           |       |                             |       |                                |       |
| Н соцв          | .....                     | ..... | .....                       | ..... | 58,71±2,02                     | 9,09  |
| Д цветка        | 11,59±0,67                | 5,93  | 13,98±0,36                  | 11,36 | 3,60±0,12                      | 8,45  |
| Л окцв          | .....                     | ..... | .....                       | ..... | 5,30±0,21                      | 12,47 |
| Л цнжк          | 38,25±1,01                | 14,03 | 5,04±0,16                   | 14,56 | 4,82±0,08                      | 4,64  |

Изучение хода онтогенеза позволило установить прохождение видами всех онтогенетических состояний, за исключением постгенеративного периода; выделить субсенильные особи не удалось, а для *L. vernum* не выявлены растения старой генеративной группы. Возрастная структура ценопопуляции *L. vernum* (55,05%) и *S. sibirica* (52,28%) характеризуются преобладанием генеративных особей (табл. 2). Объем протокорма составляет 9,54% и 10,42% соответственно. Несмотря на низкое содержание проростков у *M. neglectum* (4,67%), их приживаемость выше и составляет 1,61%. Мономодальный пик возрастного спектра, установленный на группе прегенеративного периода онтогенеза свидетельствует об инвазионности или вегетативной ориентированности ценопопуляции *M. neglectum* (Горчаковский, 2003). Онтогенетические спектры *L. vernum* и *S. sibirica* имеют правостороннюю асимметрию, являясь неполночленными, нормальными, генеративно-ориентированного типа. Низкие показатели возрастности (0,024–0,105) свидетельствуют о молодости ценопопуляций интродуцированных видов. Высоким уровнем самоподдержания характеризуется *M. neglectum*.

Таблица 2

Основные показатели эколого-биологических особенностей луковичных интродуцентов

| Вид                          | ПСП          |               | РСП          |               | КПС,<br>% | Онтогенетическая структура |      |       |       |       |       |      |      | $\Delta I_{\text{вoз}}$ | Р      | $I_v$ | $I_z$ | $IVC$ |
|------------------------------|--------------|---------------|--------------|---------------|-----------|----------------------------|------|-------|-------|-------|-------|------|------|-------------------------|--------|-------|-------|-------|
|                              | на 1<br>плод | на 1<br>побег | на 1<br>плод | на 1<br>побег |           | pl                         | j    | im    | v     | gl    | g2    | g3   | ss   |                         |        |       |       |       |
|                              |              |               |              |               |           |                            |      |       |       |       |       |      |      |                         |        |       |       |       |
| <i>Leucojum<br/>vernum</i>   | 15,80        | 43,86         | 1,40         | 5,14          | 10,20     | 9,54                       | 8,50 | 6,83  | 20,08 | 32,58 | 22,47 | отс. | отс. | 0,024                   | 40,53  | 0,83  | 0,83  | 0,451 |
| <i>Scilla<br/>sibirica</i>   | 11,17        | 47,68         | 8,63         | 24,88         | 52,18     | 10,42                      | 8,67 | 6,33  | 22,30 | 24,45 | 18,68 | 9,15 | отс. | 0,031                   | 57,62  | 1,71  | 1,71  | 0,320 |
| <i>Muscari<br/>neglectum</i> | 6,0          | 163,8         | 3,20         | 112,27        | 67,83     | 11,67                      | 7,50 | 22,50 | 18,33 | 10,0  | 26,66 | 3,34 | отс. | 0,105                   | 360,43 | 2,46  | 2,46  | 0,400 |

Примечания: IVC – индекс виталитета,  $\Delta I_{\text{воз}}$  – индекс возрастности,  $I_v$ ,  $I_z$  – индексы восстановления и замещения, P – плотность.

Одним из показателей успеха интродукции служит семенное и вегетативное размножение. Результаты исследования продуктивности семян показали, что для *L. vernum* и *S. sibirica* ПСП на 1 плод составляет 43,86–47,68 семязачатка, из которых созревает только 5,43 семян для белоцветника весеннего (наименьший КПС) и 24,88 – для пролески сибирской. *M. neglectum* отличается максимальным и высоким коэффициентом продуктивности семян.

По пятибалльной системе оценки интродуцентов по уровню семенного и вегетативного возобновления (Седельникова, 2002) *M. neglectum* и *S. sibirica* в данных условиях присвоено 5 баллов, *L. vernum* – 4 балла.

Анализ виталитетной структуры показал, что *L. vernum* и *M. neglectum* формируют виталитетный спектр с левосторонней асимметрией, характеризуются процветающими. Встречаемость особей с различным

уровнем жизненности уравновешена у *S. siberica* (равновесный тип). Трехбалльная комплексная оценочная система позволила отнести данные виды к болезне- и вредителеустойчивым (3 балла), по холодостойкости *S. siberica* присвоено 3 балла, *M. neglectum*, *L. vernum* – 2. Максимальный показатель декоративности внешнего габитуса и обильности цветения установлен для *S. siberica*. По продолжительности цветения *L. vernum* в данных условиях несколько уступает двум другим видам, он уступает им в уровне семенной продуктивности. В свою очередь, декоративность *M. neglectum* оценивается в 2 балла. Рассмотренные нами выше критерии успешности интродукции легли в основу 4-х балльной шкалы (Семенова, 1997); выделены четыре группы видов: перспективные, средне-, мало- и неперспективные. Перспективными с оценкой 4 балла мы отметили *S. siberica* и *M. neglectum*; *L. vernum* считаем среднеперспективными (3 балла). На сегодняшнем этапе исследуются онтогенетические тактики и стратегии выживания видов в условиях стресса.

#### Литература

- Вайнагий И.В. К методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
- Денисова Л.В., Никитина С.В., Заугольнова Л.Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной Книги СССР. М., 1986. 34 с.
- Музова Л.З. Физическая география КБР. М., 2003. 184 с.
- Горчаковский П.Л., Игошева Н.И. Мониторинг популяций орхидных в уникальном месте их скопления на среднем Урале // Экология, 2003. № 6. С. 403–409.
- Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев, 1987. С. 9–19.
- Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 769–781.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сыктывкар, 2004. Ч. II. С. 113–120.
- Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюлл. МОИП, 1969. Отд. биол. Т. 74, №1. С. 141–149.
- Седельникова Л.Л. Биоморфология геофитов в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 308 с.
- Семенова Г.П. Интродукция редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск: Наука, 2001. – 142 с.
- Тюрина Е.В. К методике определения семенной продуктивности видов семени *Apiaceae* // Растит. ресурсы, 1984. Т. 20. Вып. 4. С. 572–577.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научн. докл. ВШ. Биол. науки, 1975. № 2. С. 7–34.
- Фенологические наблюдения (организация, проведение, обработка). Л., 1982. 224 с.
- Шхагапсоев С.Х., Киржинов Г.Х., Тхазаплизева Л.Х. Некоторые особенности биоэкологии *Muscari neglectum* Guss. в условиях интродукции ботанического сада КБГУ // Экологические основы функционирования ландшафтных систем и роль ботанических садов в их формировании. Матер. науч. конф. Экологический вестник Северного Кавказа. Краснодар, 2006. С. 16.

## О ВОЗМОЖНОСТЯХ ИНТРОДУКЦИИ ХВОЙНЫХ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Урусов В.М.<sup>1,2</sup>, Чипизубова М.Н.<sup>2</sup>, Варченко Л.И.<sup>2</sup>, Лобанова И.И.<sup>2</sup>

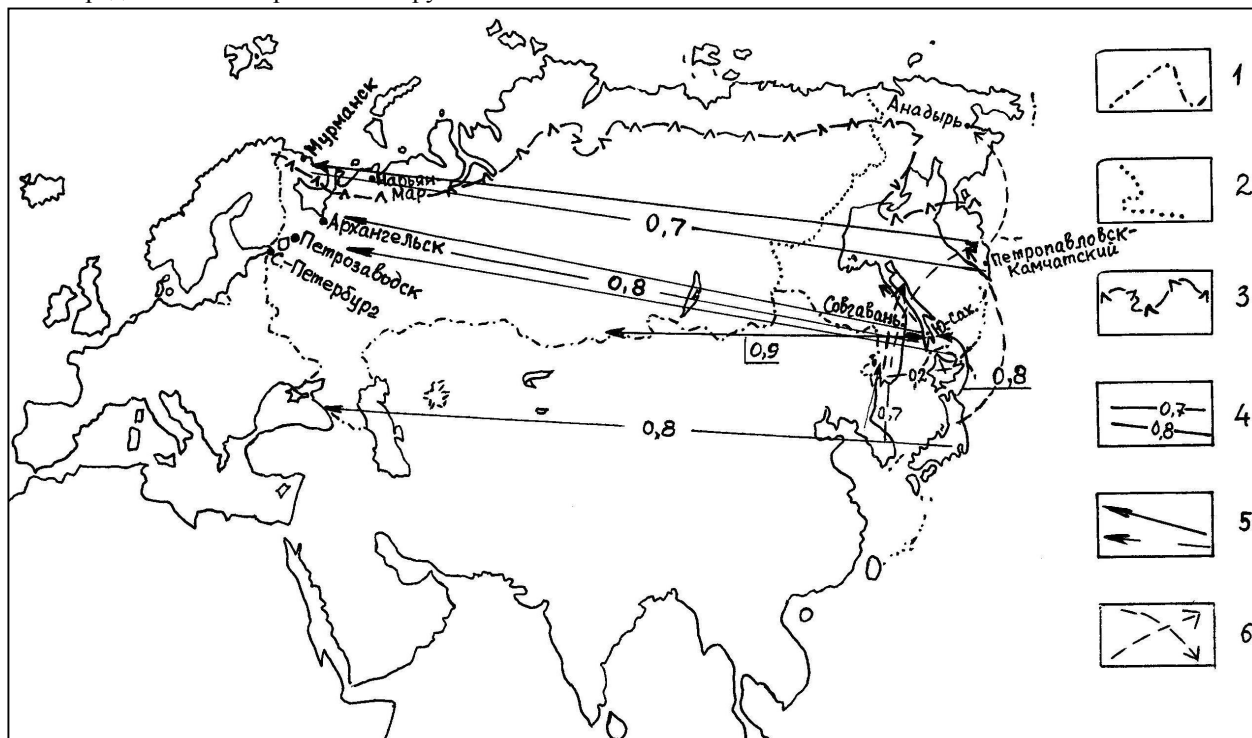
<sup>1</sup>Владивосток, Ботанический сад-институт ДВО РАН,

<sup>2</sup>Владивосток, Тихоокеанский институт географии ДВО РАН

В настоящее время в Тихоокеанском институте географии ДВО РАН почти завершена работа по ревизии систематики, биологии, экологии хвойных российского Дальнего Востока (РДВ). Это позволило не только решить проблему изменчивости и истинного генезиса многих видов, очертить границы сингамеонов и экологические ареалы таксонов, но и разобраться в биологии объектов изучения, а также перспективах их хозяйственного использования, включая интродукцию.

Итак, завершён полный анализ систематики, географии и экологии хвойных РДВ. Вместо прежде известных 20–25 видов обосновано наличие 40, из которых 12 являются гибридными. Среди гибридов наиболее ценны для лесопосадок пихта сахалинская *Abies × sachalinensis*, лиственницы, сосна погребальная-Тунберга *Pinus × funebri-thunbergiana*. Считая эфедру, у нас теперь 41 вид голосеменных. Восстанавливается видовая самостоятельность пихты изящной (грациозной), елей мелкосеменной и Комарова. Субальпийскими являются 7 видов, включая сосну мелкоцветковую *Pinus parviflora* – редкость, восстанавливающаяся скорее всего из криптогибридных популяций *P. pumila* на о-вах Итуруп (Урусов, 1995, 2002 и др.) и Кунашир (Орлова, 2000) и тис карликовый *Taxus nana*, видами предсубтропического генезиса – сосны густоцветковая-Тунберга *P. × densi-thunbergii*, погребальная-Тунберга, можжевельник твёрдый *Juniperus rigida*. Остальные хвойные принадлежат тайге и лесам дубравного ряда. Доказано наличие сингамеонов у елей и лиственниц в Сихотэ-Али-

не, на Нижнем Амуре, Сахалине. Установлены тепло-влажностные ареалы хвойных. Определены перспективы интродукции хвойных, которые оказались очень значительными для видов таёжного генезиса из верхней зоны горных лесов, а также для гибридных двуххвойных сосен и лиственниц, пригодных для промышленной культуры в лесостепи с суммами активных температур от 2000°C. Такие виды, как пихта изящная *Abies gracilis* и сосна кедровая сибирская *Pinus sibirica*, благодаря микротермности, перспективны для интродукции на север Европы (рис.). Анализ систематики и экологических ареалов такого масштаба предпринят впервые и может быть использован ботаниками, биогеографами, селекционерами, лесоводами и интродукторами растений в пределах зоны Евразии к северу от 40° с.ш.



Подбор интродуцентов по аналогии климатов. Климаты среднегорий (700–1500 м над ур. моря) юга ДВ России и Японии в значительной мере близки климатам низкоротных зон севера Сахалина и Сихотэ-Алиня, Центральной Камчатки, о-ва Итуруп.

Границы России (1), ДВ (2), лесной зоны (3). Коэффициент сходства климата – 4, перспективные направления интродукции в низкогорьях 5, возможности переноса растений среднегорной зоны – 6.

В связи с углублением климатической ситуации межстадиала и приближением современного климата, по крайней мере, к климату субатлантика в его наиболее тёплом варианте примерно 1000 лет назад, на наш взгляд, становятся перспективными работы по интродукции и акклиматизации, в т.ч. на европейский Север (Урусов, Чипизубова, 2007). Определяющим фактором здесь является естественная подвижка природных зон и смещение в высокие широты предела леса в связи с ростом активных температур иногда при некотором уменьшении если не среднегодовой суммы осадков, то гидротермического коэффициента (ГТК).

Используя методы подбора перспективных интродуцентов через аналогию современного климата (известный метод климатических аналогов; Кормилицин, 1964 и др.) или климата прошлого, обусловившего биологию конкретного таксона и его приспособление к динамике особенностей среды, в которой таксон выжил (метод эколого-исторического анализа флор; Культиасов, 1953 и др.), мы пришли к выводу о перспективности на Севере Европы, в особенности в её северо-восточной части, в том числе и дальневосточных пород, чьи экологические оптимумы по крайней мере отчасти лежат в микротермной зоне.

Прежде всего это можжевельник Саржента (*Juniperus sargentii* = *Sabina sargentii*) и тис карликовый *Taxus nana* (Урусов, Лобанова, Варченко, 2004), *Pinus pumila* и *P. parviflora*, способные к семеношению уже при периодически случающихся сезонах с суммой активных температур ( $\Sigma_{t>10^{\circ}\text{C}}$ ) от 400°C и выше и достигающие фитоценотического оптимума при 600–800°. Однако эти породы в лучшем случае развиваются в кустарники или – *Pinus parviflora* – небольшие деревья и могут быть востребованы только как декоративное добавление к ассортименту альпийских гор.

Деревья второй величины (высотой до 15–20 м) в условиях микротермности (сумма активных температур от 600–700 до 1100°C, гидротермический коэффициент 2,8–5,0) образует *Abies gracilis*, уцелевшая на восточном побережье Камчатки в виде единственной рощи и рассеянно на юге Сахалина в лесах с преобладанием *A. × sachalinensis*. Собственно пихта сахалинская нормально растёт при активных температурах свыше 1000°C, но и в условиях морских побережий с выхолаживающими туманами и ветрами способна к самовозобновлению, формируя декоративные распростёртые кроны грибовидной и ступенчатой формы. Следовательно, эта порода при суммах активных температур от 1000 до 1500°C и стабильном увлажнении вполне может использоваться как для создания декоративных посадок, например, групп и аллей, так и для культур балансовой древесины.

Лиственницы камчатская *Larix kamtschatica*, охотская *L. × ochotensis*, амурская *L. × amurensis*, приморская *L. × maritima* малотребовательны к теплу (экологический оптимум связан с суммами активных температур около 1300°C, но самовозобновление идёт успешно и при 1050–1700°C), а отчасти и равномерной и избыточной влаге (по крайней мере лиственницы охотская и приморская). Рассмотрим условия существования пихты грациозной на Камчатке, лиственницы охотской в Приохотье, лиственницы амурской на Нижнем Амуре, пихты сахалинской на Сахалине. Это, во-первых, муссонно-океанический или океанический климат с прохладным летом, непродолжительным периодом со среднесуточными температурами воздуха выше 10°C, небольшими суммами активных температур, часто едва превышающими 600°C. Действительно, чего можно ждать от береговой зоны Кроноцкого залива Восточной Камчатки, если в расположенном на 200 км южнее Петропавловске-Камчатском сумма активных температур 741° и вдвое ниже, чем, например, в Южно-Сахалинске и в Архангельске. Во-вторых, обусловленные климатом равномерное увлажнение и выхолаживающее влияние мороси и туманов. В-третьих, невысокая континентальность климата (0,5 в Петропавловске, 1,5 в Южно-Сахалинске, 3 в Магадане; Скрыльник, Скрыльник, 1976). Следовательно, перед нами достаточная аналогичность определяющих судьбу древесных пород элементов климата на северо-западе и северо-востоке России.

Очень близки по крайней мере климатические условия, с одной стороны, Петрозаводска и Архангельска, с другой – Советской Гавани в Хабаровском крае и Южно-Сахалинска: средняя температура января составляет соответственно –(10–13°) и –(13–18°), июля 16,6–15,6 и 14,3–15,5°, сумма активных температур около 1500 и 1447–1608°, средняя продолжительность безморозного периода 121–119 и 105–121 день, длительность периода с устойчивым снежным покровом 149–176 и 151–153 дня. Коэффициент сходства климата в пределах 0,8, что достаточно для обоснования испытания в таёжной зоне северо-запада России именно древесных пород Сахалина и материкового побережья Татарского пролива, включая древовидный тис остроколючный *Taxus cuspidata* для Петербурга и юга Карелии. А перспективные для Северо-Запада РФ – это лесообразующие хвойные пихта сахалинская, ель мелкосеменная *Picea microsperma* (на родине доживает до 560 лет), лиственницы камчатская, охотская, амурская, приморская, экологические ареалы которых широки, что отражается и в варьировании и выравнивании ГТК по минимальному пределу и подтверждено испытанием в разных зонах России, включая лесостепную Воронежскую область (Рязанцева и др., 1983). Успешный рост лиственниц РДВ в лесостепи связан с их генезисом из автохтонного предстепня миоценовой и более древней окраины Северо-Востока Азии, чего не скажешь о хвойных неморальной зоны, в частности соснах густоцветковой *P. densiflora*, погребальной *Pinus × funebris*, корейской кедровой *P. koraiensis*. Здесь прослеживаются, во-первых, аналогия с северокорейским (средние январские температуры от –8 до –20°) и северояпонским (средняя температура января –10°) климатом зоны к северу от 38° с.ш. при условии неустойчивого снегового покрова, во-вторых, и эколого-историческая (для холодных эпох позднего плейстоцена) аналогия с менее тёплыми вариантами климата северной зоны побережья Чёрного моря. К сожалению, в любом случае надеяться на широкие возможности интродукции низкорослых хвойных юга материковой части РДВ не приходится.

Близость климата Кировска (Мурманская область) и Петропавловска-Камчатского подтверждается предлагаемым для реализации Полярно-альпийским ботаническим садом-институтом ассортиментом древесных растений. И всё же в Мурманскую область можно привлечь с Камчатки и берегов Сахалина пихты грациозную, сахалинскую, Майра *Abies mayriana*, или камчатскую *Picea × kamtschaticensis* и мелкосеменную, лиственницы камчатскую и охотскую – для создания декоративных высокорослых групп, а также тис карликовый, сабину (можжевельник) Саржента, сосну мелкоцветковую, кедровый стланец (прежде всего из его крупношишечных популяций в Снежной долине под Магаданом, в окрестностях Поронойска на Сахалине, в заливе Касатка на о-ве Итуруп). Проблематичная нормальная репродукция этих растений (все же Кировск на 14° северней Петропавловска-Камчатского по широте) вряд ли снизит их декоративные качества. К тому же при продолжающемся потеплении скорее всего будет успешным перенос в лесотундру как микротермных элементов северного предела тайги, так и менее требовательных к теплу южнотаёжных, в нашем случае сахалинско-курильских видов.

Низкогорья Центрального и Южного Приморья с их грандиозными пихтой цельнолистной, сосной кедровой корейской (муссонно-континентальный климат с большими суммами активных температур и перепадами влажности) могут дать материал для введения в европейскую лесостепь с её значительным теплом, неустойчивым снежным покровом, перепадами влажности при в целом её значительной сумме (в среднем от 400–450 мм в год), среднегорья – пихтово-еловая тайга и субальпы – для обширных зон Севера Европы, потому

что наши среднегорья с высоты 900–1000 м над ур. моря всё ещё находятся в зоне муссонно-океанического климата и с его зимним многоснежьем.

Литература

- Кормилицин А.М. Ботанико-географические закономерности в интродукции новых деревьев и кустарников на юге СССР // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. 1964. Т. 37. С. 37–56.
- Культиасов М.В. Эколого-исторический метод в интродукции растений // Бюл. ГБС. 1953. Вып. 15. С. 24–39.
- Орлова Л.В. Сосны России (*Pinus* L., *Pinaceae*): систематика и география: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, СПб., 2000. 23 с.
- Рязанцева Л.А., Обыденников А.И., Полякова Т.А., Морева Т.И. Физиологические особенности адаптации дальнево-сточных лиственниц, интродуцированных в Центральной лесостепи // Лесная интродукция. Воронеж, 1983. С. 113–122.
- Скрыльчик Г.П., Скрыльчик Т.А. Характеристика континентальности Дальнего Востока // География и палеогеография климатоморфогенеза. Владивосток, 1976. С. 46–51.
- Урусов В.М. География хвойных Дальнего ВОСТОКА. Владивосток, 1995. 251 с.
- Урусов В.М. Гибридизация в природной флоре Дальнего Востока и Сибири: причины и перспективы использования. Владивосток: Дальнаука, 2002. 230 с.
- Урусов В.М., Лобанова И.И., Варченко Л.И. Хвойные деревья и кустарники российского Дальнего Востока: география и экология. Владивосток, 2004. 111 с.
- Урусов В.М., Чипизубова М.Н. Дальневосточные породы для интродукции на европейский Север // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера. Матер. XI Перфильевских научн. чтений. Ч. 2. Архангельск, 2007. С. 76–79.

**ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЗИМНЕГО ПОКОЯ У *TILIA CORDATA* MILL. И *T. PLATYPHYLLOS* SCOP. В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ**

**Фадеева И.В., Егоров А.А.**

*Санкт-Петербург, Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия им. С.М. Кирова*

Период покоя – эволюционно сложившийся этап в жизни растений, способствующий перенесению неблагоприятных факторов внешней среды. Покой у растений подразделяют на предварительный, глубокий (ГП) и вынужденный (ВП). ГП у ряда растений отсутствует. В ГП древесные растения умеренного климата не начинают преждевременно вегетировать даже в самые теплые зимы. В период ВП у растений при благоприятных термических условиях и достаточном водоснабжении могут начаться ростовые процессы, что может привести к повреждению растений последующими, даже незначительными отрицательными температурами. За последнее время в С.-Петербурге зимы с продолжительными оттепелями наблюдались в 2001/02, 2006/07 и 2007/08 гг. В эти зимы у многих древесных пород началась преждевременная вегетация, что, в большинстве случаев, привело к обмерзанию побегов (от II до IV баллов по шкале зимостойкости, предложенной П.И. Лапиным и С.В. Сидневой (1973)). У *Tilia cordata* Mill. и *T. platyphyllos* Scop., имеющих довольно продолжительный период ГП (Булыгин, 1965; Фадеева, 2002), уже к середине февраля 2002 г. почки раскрылись, а затем обмерзли и почернели. Весной 2002 г. обследования показали наличие у этих растений обмерзаний многолетних побегов, что составляет IV балла по шкале зимостойкости (Лапин, Сиднева, 1973), с повреждением кроны от 25% до 75%. По материалам Н.Е. Булыгина, хранящимся на кафедре ботаники и дендрологии Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии (СПб ГЛТА) за период с 1960 по 2000 гг. в С.-Петербурге у *T. cordata* и *T. platyphyllos* ни разу не было отмечено подобных повреждений вследствие неблагоприятных факторов осенне-зимне-весеннего периода. В эти годы у *T. platyphyllos* повреждались лишь однолетние побеги в вегетирующем состоянии от ранневесенних заморозков. Результаты исследований Н.В. Ловелиуса и Г.А. Фирсова (1990) показали, что в С.-Петербурге *T. cordata* не обмерзала даже в самые сильные морозы и наводнения 1987 г., когда абсолютный минимум температуры воздуха достигал отметки –34,7°C (10.01.87). В.А. Смирнова (1968), в условиях характерных для Белоруссии частых оттепелей и резких колебаний температуры в весенний период, относит *T. cordata* к морозостойким и зимостойким видам, а *T. platyphyllos* к видам менее зимостойким, но морозостойким. В опыте с промораживанием побегов у *T. cordata* сохранялась жизнеспособность листовых почек и побегов при температуре –50°C, а у *T. platyphyllos* – при температуре –40...–50°C. Растения в период проведения опыта находились в состоянии ВП (февраль). Клетки растений, вышедшие из состояния покоя резко снижают свою морозоустойчивость и погибают при температурах, которые они без вреда для себя переносят в зимнее время, находясь в состоянии покоя (Барская, 1967). Летом, при слабых морозах (–5...–7°C) могут вымерзать даже самые морозостойкие растения. Для вегетирующих растений повреждения могут начинаться с температур –3...–5°C (Лерхер, 1978; Булыгин, Ярмишко, 2000). Гибель растений у различных древесных пород зависит не только от низких температур, но

и от их колебания. Резкие колебания от 0 до -25°C в результате постепенного оттаивания в течение 2–5 дней приводят к гибели растений (Смирнова, 1968).

В январе и феврале месяце 2002 г. наблюдалось две волны оттепелей: с 11.01 по 20.01 и с 02.02 по 19.02 (данные по метеостанции С.-Петербург – 26063), которые и спровоцировали преждевременный (к середине февраля) выход из ВП *T. cordata* и *T. platyphyllos*. При последующих заморозках с понижением минимальной температуры ( $t_{\min}$ ) до -16°C (2 февраля) многолетние побеги этих растений обмерзли. Повреждения *T. cordata* и *T. platyphyllos* поздними весенними заморозками в 2001/02 г. не наблюдалось.

В 2006 г. в результате аномально затяжной осени средние даты окончания вегетации сместились по сравнению со среднемноголетними значениями за 36 лет (Булыгин, Ярмишко, 2000) на 33 дня у *T. cordata* и на 10 дней у *T. platyphyllos* (табл.). Минимальная температура опустилась ниже 0°C лишь 29 октября, что на 2 недели позже среднемноголетнего значения (1978–2007 г.). После незначительного похолодания, продлившегося с 1 по 18 ноября ( $t_{\min} = -7,9^{\circ}\text{C}$ ), последовало потепление и до 18 декабря наблюдалась положительная среднесуточная температура воздуха. С 18 по 30 декабря температура колебалась от -8,2°C до +5,8°C, затем вновь последовала оттепель. Лишь с 21 января 2007 г., когда среднесуточная температура воздуха опустилась ниже -5 °C, в Санкт-Петербург пришла фенологическая зима. Перед этим у части растений видов *T. cordata* и *T. platyphyllos* уже наблюдалось набухание и легкое расхождение почечных чешуй (переходная фенофаза от набухания к разворачиванию почки (Пб<sup>1</sup>Пб<sup>2</sup>)), но значительных повреждений кроны от последующего похолодания эти растения не получили. Обмерзания побегов составили II–IV балла, т.е. встречались растения и с обмерзшими многолетними побегами. Крона у большинства растений была повреждена менее чем на 10%. Абсолютная минимальная температура воздуха  $t_{\min} = -22,4^{\circ}\text{C}$  наблюдалась 8 февраля 2007 г. Поздне-весенних заморозков не было.

**Продолжительность глубокого и вынужденного покоя вегетативных почек *Tilia cordata* Mill. и *T. platyphyllos* Scop. в Санкт-Петербурге.**

| Периоды наблюдений        | Конец / начало вегетации                      | Длительность ГП (дни) | Дата вступления в ВП        | Длительность ВП (дни) |
|---------------------------|-----------------------------------------------|-----------------------|-----------------------------|-----------------------|
| <i>Tilia cordata</i>      |                                               |                       |                             |                       |
| 1958/59                   | 02.10/02.05                                   | 212                   | 13.03.59                    | 50                    |
| 1960/61                   | 17.09/17.05                                   | 242                   | 01.02.61                    | 105                   |
| 2000/01                   | 29.09/27.04; 26.09/29.04                      | 210, 215              | 4.02.01, 10.02.01           | 82, 75                |
| 2001/02                   | 28.09/27.04                                   | 211                   | 23.01.02                    | 92                    |
| 2006/07                   | 21.10±1 (9.10–1.11)<br>/11.05±0 (4.05–7.05)   | 202±2<br>(191–214)    | 30.01.07±4<br>(17.01–15.03) | 99±5<br>(57–115)      |
| 2007/08                   | 14.10±3 (20.09–6.11)/-                        | –                     | 29.01.08±2 (10.01–8.02)     | –                     |
| 1961–1997                 | 18.09/14.05                                   | 238                   | –                           | –                     |
| <i>Tilia platyphyllos</i> |                                               |                       |                             |                       |
| 1960/61                   | -/7.05                                        | 200                   | 01.02.61                    | 88                    |
| 2000/01                   | 28.10/25.04                                   | 179                   | 09.01.01                    | 106                   |
| 2001/02                   | 25.10/25.04                                   | 182                   | 23.01.01                    | 92                    |
| 2006/07                   | 26.10±0 (15.10–1.11)<br>/07.05±0 (1.05–11.05) | 191±1<br>(187–206)    | 2.02.07±4<br>(17.01–15.03)  | 92±5<br>(53–112)      |
| 2007/08                   | 27.10±1 (13.10–6.11)/-                        | –                     | 24.01.08±2 (10.01–8.02)     | –                     |
| 1961–1997                 | 16.10/11.05                                   | 207                   | –                           | –                     |

Осенью 2007 г. у большей части лип закончилась вегетация до первых заморозков, а у отдельных особей вегетация была прервана слабыми заморозками. Большую часть зимы 2007/08 г. наблюдалась положительная среднесуточная температура воздуха. В декабре среднесуточная температура не опускалась ниже -2°C. Минимальные отрицательные среднесуточные температуры ниже -5°C в январе наблюдались со 2 по 10 число ( $t_{\min} = -15^{\circ}\text{C}$ ). В феврале 2008 г. минимальная температура колебалась около 0°C. Лишь с 14 по 21 и 24 февраля она опускалась ниже -3 и -5°C ( $t_{\min} = -11^{\circ}\text{C}$  – 16.02.08).

В связи с повреждением *T. cordata* и *T. platyphyllos* заморозками в участвовавшие за последнее время в С.-Петербурге зимы с оттепелями было проведено исследование по установлению закономерностей сроков выхода из глубокого покоя у этих видов. Для этого в периоды с 2000 по 2002 гг. и с 2006 по 2008 гг. в парке СПб ГЛТА проводился опыт по определению продолжительности периода покоя у *T. cordata* и *T. platyphyllos*.

Для установления продолжительности ГП растений использовалась несколько модифицированная методика выгонки ветвей в лаборатории (Фадеева, 2002), на основе ранее разработанного метода (Родионова, Булыгин, 1964; Булыгин, 1965; Булыгин, Фирсов, 1983). Выход из состояния ГП у растения происходит постепенно. В нашей работе за окончание периода ГП условно была принята дата срезки побегов с растения, после которой в течение 7–10 дней в лабораторных условиях на побегах наблюдалось разворачивание почек (Пб<sup>2</sup>). Параллельно за модельными растениями проводились наблюдения в природе по методике Н.Е. Булыгина (1976) – регистрировались следующие фенологические фазы: разворачивание почек (Пб<sup>2</sup>), обособление листьев

(Л<sup>1</sup>), массовое пожелтение листьев в кроне (3Л<sup>3</sup>) и полное пожелтение листьев (5Л<sup>3</sup>). Время окончания вегетации в природе (5Л<sup>3</sup>) условно принято за начало у растений ГП. За дату начала вегетации лиственных растений принято считать начало разворачивания почек у растений (Пб<sup>2</sup>). Поскольку уже к февралю месяцу 2007 г. у 18 лип (43%) было заметно начало расхождения почечных чешуй (начало Пб<sup>2</sup>), а дальнейшего видимого роста вегетативных органов не наблюдалось вплоть до конца апреля- начала мая, нами за начало вегетации была принята дата начала обособления листьев (Л<sup>1</sup>) у модельных растений за вычетом 5 дней – среднего фенологического лага между Пб<sup>2</sup> и Л<sup>1</sup> за 36 лет (Булыгин, Ярмишко, 2000:461). Такой же интервал в 5 дней был зарегистрирован нами в лабораторных условиях в 2000/01, 2001/02, 2006/07, 2007/08 гг.

В 2000/01 г. и 2001/02 г. опыт по покою проводился над 47 видами растений И.В. Фадеевой. Частично результаты этих исследований опубликованы в 2002 г. (Фадеева, 2002). Наблюдения за покоем *T. cordata* и *T. platyphyllos* в эти годы проводились лишь по 2 и 1 модельным растениям, соответственно. Столкнувшись с аномальным явлением выхода из покоя в природе почек *T. cordata* и *T. platyphyllos* к середине февраля 2002 г. дальнейшие наблюдения по покою лип проводились уже над 28 особями *T. cordata*, 22 особями *T. platyphyllos* в 2006/07 г. и по 20 – в 2007/08 г. В парке СПбГЛТА в 2002 г. на 164 модельных деревьях *T. cordata* и *T. platyphyllos* по мимо прочих измерений с использованием стандартных методик была учтена доля обмёрзших почек в кроне.

Проведенный опыт показал, что массовый выход растений *T. cordata* из ГП в 2006/07 г. произошел к 17 января (52% растений), к этой же дате вышла половина растений *T. platyphyllos*. Остальные модельные растения выходили из ГП в более поздние сроки вплоть до 15 марта 2007 г. В 2007/08 г. лишь по 1 дереву (5%) *T. cordata* и *T. platyphyllos* вышло из ГП к 10 января; большая половина растений *T. platyphyllos* вышла к 17 января (60%), как и в 2006/07 г., а у *T. cordata* к дате следующей срезки – 1 февраля (вышло 70% растений). В табл. 1 приведены результаты наблюдений Н.Е. Булыгина, (Булыгин, 1965; Булыгин, Ярмишко, 2000) по одному модельному растению, и, начиная с 2000 г. И.В. Фадеевой. В 2000/01 г. по *Tilia cordata* данные представлены по наблюдениям за 2 модельными особями. В 2006/07 г. указана средняя дата наступления явления с ошибкой среднего (в 2006/07 г. n=28 и n= 22 для *Tilia cordata* и *Tilia platyphyllos*, в 2007/08 г n=20).

Впервые проведенные исследования покоя *T. cordata* и *T. platyphyllos* над 20 и более модельными растениями каждого вида, показали, наличие высокой внутривидовой изменчивости продолжительности ГП у обоих видов (табл. 1) В 2006/2007 г. фенологическая амплитуда у них составила 2 месяца (с 17 января по 15 марта), а в 2007/08 г. – 39 дней (с 10 января по 18 февраля). Самая ранняя дата выхода из ГП отмечена 9 января в 2000/01 г. у *T. platyphyllos* и 10 января в 2007/08 г. – у обоих видов. Побег растений, срезавшиеся в ноябре, декабре месяце в лабораторных условиях из ГП не выходили как в 2006/07 г. и 2007/08 г., так и в предыдущие годы наблюдений. Таким образом, растения *T. cordata* и *T. platyphyllos* даже в самые аномально теплые зимы (2006/07, 2007/08) выходят из ГП не раньше 10 января. При изучении покоя у растений с подобной внутривидовой изменчивостью наблюдений за одной особью, как это делалось большинством исследователей, крайне недостаточно.

Вступление в фазу ГП, ВП и начало вегетации у одних и тех же модельных растений *T. cordata* и *T. platyphyllos* в 2006/07 г. и 2007/2008 г. имело разную последовательность относительно других особей. Корреляционный анализ был проведен как по датам, так и по фенологическим группам (ранней, средней и поздней).

Продолжительность покоя, как и наступление весенних и осенних фенофаз у изучаемых видов, в зимы с оттепелями не зависит или имеет слабую зависимость (R до 0,53) от возраста, высоты, диаметра, состояния растений и зимостойкости. Однако этот вопрос требует дополнительного анализа, после сбора в 2008 г. окончательных данных по началу вегетации, зимостойкости и состоянию растений.

Доля обмёрзших почек в кроне после зимы с оттепелями 2001/02 г. у *T. platyphyllos* (23%) оказалась ниже, чем у *T. cordata* (38%), а зимостойкость у этих видов составила IV балла с повреждением кроны от 25% до 75%. Зимостойкость растений в 2006/07 г. была II-IV балла, но повреждения кроны в основном были не существенны (повреждено менее чем 10% кроны). Различие в зимостойкости и степени повреждения объясняется тем, что зимой 2001/02 г. оттепели приходились на период ВП, а зимой 2006/07 г. – на период ГП.

Таким образом, на примере *T. cordata* и *T. platyphyllos* можно сделать вывод, что отдельные виды более мягкого климата в Санкт-Петербурге лучше переносят зимы с продолжительными оттепелями во второй половине зимы, чем виды местной флоры.

#### Литература

- Барская Е.И. Изменения хлоропластов и вызревание побегов в связи с морозоустойчивостью древесных растений. М., 1967. 224 с.
- Булыгин Н.Е. Динамика формирования цветочных зачатков у древесных растений в Ленинграде: Дис....канд. биол. наук. Л., 1965. Ч. 2. С. 403–407.
- Булыгин Н.Е. Дендрология. Фенологические наблюдения над лиственными древесными растениями. Л., 1976. 70 с.
- Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А. Интродукция кленов на Северо-Западе РСФСР. Л., 1983. 203 с. Деп. в ВИНТИ, № 3006–83.
- Булыгин Н.Е., Ярмишко В.Т. Дендрология. СПб., 2000. 528 с.

- Латин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М.: Гл. бот. сад, 1973. С. 7–67.
- Лархер В. Экология растений. М., 1978. 384 с.
- Ловелиус Н.В., Фирсов Г.А. Влияние наводнений на зимостойкость древесных растений в Ленинграде // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 207–214.
- Родионова А.С., Булыгин Н.Е. О периоде покоя у некоторых древесных растений в Ленинграде // Тр. ВЗЛТИ. № 8. Л., 1964. С. 185–190.
- Смирнова В.А. Зимостойкость и морозостойкость древесных растений Белоруссии. Минск, 1968. 148 с.
- Фадеева И.В. Динамика состояния глубокого и вынужденного покоя у древесных растений в Санкт-Петербурге // Сб. докл. молодых ученых на ежегодной научной конф. СПбГЛТА, 2002. Вып. 6. С. 33–38.

## ЯКУТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД И ОХРАНА РЕДКИХ РАСТЕНИЙ ЯКУТИИ

Федоров И.А., Павлова П.А.

Якутск, Филиал «Якутский ботанический сад» ИБПК СО РАН

Якутский ботанический сад (ЯБС) основан в 1962 г. Уникальность ЯБС заключается в его почвенно-климатических условиях: он является садом на вечной мерзлоте с резко континентальным засушливым климатом. Основной ценностью ЯБС являются его коллекционные питомники. В питомнике травянистой флоры Якутии произрастают около 450 видоворазновидностей местной флоры. В коллекции древесных и кустарниковых растений произрастают около 800 видов-, формо- и сортообразцов. Отдел тропических и субтропических растений представлен 600 видов-, формо- и сортообразцами. Таким образом, коллекция ботанического сада к 2007 г. насчитывает около 1850 видов, форм и сортов различного эколого-географического происхождения.

Число ЭРИВ из дикорастущей флоры Якутии составляет 52 вида, в том числе 3 вида из категории находящихся под угрозой исчезновения, 20 – из категории уязвимых, 25 – редких и 4 – вида, требующих уточнения.

Одновременно с мобилизацией геноресурсов этих видов проводится по возможности их эколого-ботаническое изучение в естественных местах произрастания, позволяющее оценить современное состояние и жизнеспособность природных популяций.

Работа с ЭРИВ ведется по следующим направлениям: 1) создать живую коллекцию ЭРИВ местной флоры; 2) ввести в культуру перспективные пищевые лекарственные растения местной флоры; 3) экспериментально обосновать возможность создания банка семян для их долговременного хранения в толще многолетнемерзлых грунтов.

Всего первичному интродукционному испытанию подвергся 71 вид, относящихся к различным категориям охраняемости. В настоящее время число ЭРИВ растений во флоре Якутии составляет 337 видов сосудистых растений (Красная книга РС(Я), 2000). До настоящего времени их интродукционная изученность остается слабой (таб.).

Число редких и исчезающих видов во флоре Якутии (2007 г.)

| Категория угрожаемого состояния | Число видов во флоре Якутии | Число видов в первичном интродукционном испытании | Интродукционная изученность, % |
|---------------------------------|-----------------------------|---------------------------------------------------|--------------------------------|
| 0                               | 1                           | 0                                                 | 0                              |
| 1                               | 8                           | 2                                                 | 25                             |
| 2                               | 23                          | 16                                                | 69,5                           |
| 3                               | 273                         | 26                                                | 9,5                            |
| В том числе:                    |                             |                                                   |                                |
| 3а                              | 18                          | 2                                                 | 11,1                           |
| 3б                              | 38                          | 2                                                 | 5,2                            |
| 3в                              | 74                          | 8                                                 | 10,8                           |
| 3г                              | 144                         | 14                                                | 9,7                            |
| 4                               | 32                          | 3                                                 | 9,4                            |
| Новый вид                       |                             | 3                                                 |                                |

К категории 1 относятся виды, находящиеся под угрозой исчезновения, произрастающие в 1 или 2–3 точках в крайне ограниченном количестве и подвергающиеся антропогенному воздействию. К ним относятся *Redowskia sophiifolia* Cham. et Schlecht. и *Krascheninnikovia lenensis* (Kumin) Tzvel.

В категорию 2 – уязвимых – включены виды, подвергающиеся усиленной эксплуатации и заметно сокращающие обилие, встречаемость, численность популяций. Эта категория представлена самыми многочисленными представителями редких и исчезающих растений: *Adonis apennina* L., *Phlajodicarpus sibiricus* Steph. ex Spreng., *Aquilegia sibirica* Lam., *Delphinium grandiflorum* L., *Iris orientalis* Thunb., *I. laevigata* Fischer et



Meyer., *Trollius asiaticus* L., *Lilium martagon* L., *L. pensylvanicum* Ker-Gawl., *Paeonia anomala* L., *Rhodiola rosea* L., *R. borealis* Borris., *Thermopsis lanceolata* subsp. *jacutica*, *Rhododendron aureum* Georgi, *Cypripedium macranthum* Sw., *C. calceolus* L.

Категория 3 – редкие виды – подразделены на 4 группы: Группа 3а включает наиболее редкие эндемики Якутии. Это уникальные виды, нигде за пределами Якутии не встречающиеся: *Potentilla tollii* Trautv и *Aconogonon amgense* (V. Michal. Et V. Pert.).

В группу 3б вошли эндемики Северо-востока России. Эта категория у нас представлена 2 видами – *Rumex jacutensis* Kom. и *Artemisia remotiloba* Krasch. ex Pojark.

Группа 3в состоит из видов с широким ареалом, но на протяжении всего ареала или большей части его, включая Якутию, они редки. Эта группа представлена 8 видами: *Callianthemum isopyroides* (DC.) Witas, *Festuca komarovii* Krivot, *Artemisia obtusiloba* Ledeb. subsp. *martjanovii* Krasch. ex Pojar., *Rodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et Vey., *Gagea pauciflora* Turcz. ex Ledeb., *Viola dactyloides* Scult, *V. patrinii* Gung.

Группа 3г включает виды, редкие только на территории Якутии и обычные в основной части своего ареала. К ним относятся 14 видов: *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., *Polygala sibirica* L., *Hemerocallis lilio-asphodelus* L., *Polygonatum odoratum* (Miller) Druce., *Mentha dahurica* Benth., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Pulsatilla turczaninowii* Kryl. et Serg., *P. ajanensis* Regel., *Aquilegia glandulosa* Fisch. ex Link, *Caragana jubata* (Pall.) Poir., *Ligularia sibirica* (L.) Cass, *Nuphar pumila* (Timm.) DC., *Petasites rubellus* (J.F. Gmel.) Toman.

В категорию 4 включены виды, встреченные большей частью в 1–2 точках на территории республики или найденные 50–80 лет назад и новейшими сборами не подтвержденные. К ним относятся: *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch., *Centaurea scabiosa* L., *Scutellaria baeicalensis* Georgi.

В ЯБС изучаются в культуре 28 видов, представляющих первоочередной хозяйственный интерес: *Picea obovata* Ldb., *Pinus sibirica* (Rupr.), *P. pumila* (Pall.) Regel., *Crataegus dahurica* Koehne., *Padus asiatica* Kom., *Lonicera edulis* Turcz., *Sorbotoneaster pozdnjakovii* Pojark., *Ribes fragans* Pall., *R. dikuscha* Fisch., *Rhododendron aureum* Georgi (R. *Chrysanthum* Pall.) и *Rh. dahuricum* L., *Phlojodicarpus sibiricus* Steph. ex Spreng., *Artemisia dracunculus* L., *A. mongolica* Fisch. ex Nakai (A. *Vulgaris* auct.), *Fragaria orientalis* Losinsk., *Patrinia rupestris* (Pall.) Dufr., *Valeriana alternifolia* Ledeb., *Rheum compactum* L., *Lilium martagon* L., *L. dahuricum* Ker.-Gawl., *Isatis jacutensis* N. Busch., *Rhodiola rosea* L., *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch., *Festuca rubra* L., *Psathyrostachys junceus* (Fisch.) Nevski., *Thermopsis jacutica* Czefr., *Amaranthus retroflexus* L. В результате интродукционных испытаний и создания полупроизводственных плантаций установлено, что большинство из них перспективны для введения в культуру.

В последнее время в мировой практике стали придавать большой интерес к проблемам долговременного хранения семян агробиоразнообразия и дикорастущих растений, а также продления жизнеспособности их зачатков (семена, меристемы, споры, клубни и т.д.) в банках зачатков разных форм.

Семенное криохранилище ИБК СО РАН находится в подземной лаборатории Института мерзлотоведения СО РАН, созданной 1967 г. Ее помещения выработаны в песчаных отложениях р. Лены. Песчаные и супесчаные грунты, вмещающие нижнюю галерею, содержат 20–30% льда (по массе) и незначительное количество воздуха (1–3%) по объему. При температуре – 7–8°C состояние этого грунта приближается к прочности бетона. Влажность мерзлых грунтов 0,2%. Относительная влажность воздуха – до 90%. Криохранилище семян находится в нижней галерее на глубине 12 м от поверхности. Размеры криохранилища составляют 2,6×4,0 м, т.е. 10,4 м<sup>2</sup>.

В 1982 г. из ВНИИР была привезена и заложена на долговременное хранение коллекция семян зернобобовых культур (более 2000 образцов). В 1998 году подземная коллекция была пополнена новой партией семян многолетних трав и зерновых культур Якутии. Семена проверялись (тестировались) на энергию прорастания и всхожесть через каждые 5 лет. Кроме того, проводились биоморфологические работы в полевых условиях для определения диагностических признаков вида.

В 2005 г. в криохранилище заложена первая партия семян ЭРИВ и хозяйственно-полезных, лекарственных и декоративных растений (33 таксона, из них 15 – редкие) с целью создания региональной базовой и рабочей коллекции геномов ex-situ.

Также заложены на хранение черенки трех видов смородины: *Ribes glabellum*, *R. pauciflorum*, *R. triste*, а также узколокального эндемика *Sorbotoneaster pozdnjakovii*.

Снижение всхожести семян зерновых на третьем году хранения составляло: сортов овса 2,5–6,5%, пшеницы 3,5–6,0%, ячменя 1,5–13%. На пятом году хранения семена многолетних трав понизили свою всхожесть до 38,8% (пырейный сибирский сорта Камалинский-7).

Определяющими факторами для длительного хранения семян является температура, влажность и освещенность. Коэффициент корреляции между влажностью и жизнеспособностью семян через 20 лет хранения для зерновых культур составляет R=0,72, длительностью хранения в постоянной минусовой температуре и всхожестью R=0,78 для зерновых, R=0,43 для многолетних трав.

Для контроля жизнеспособности хранящихся в толще мерзлоты семян бобовых культур изучались 5 образцов фасоли, 26 – гороха, 6 – нута, 37 – чечевицы, 14 – сои, 6 – вики и один образец долихоса. Семена хранились в условиях толщи многолетней мерзлоты в течение от 13 до 27 лет. Исходные посевные качества семян определялись в лаборатории ВИРА.

Установлено, что все образцы семян бобовых и зернобобовых культур, кроме долихоса, сохранили свою жизнеспособность в течение столь длительного хранения на уровне их генетической целостности – 80–99%.

Таким образом, криохранение зачатков растений, наряду с организацией интродукционных коллекций и питомников, представляется нам перспективным путем сохранения биоразнообразия растений, в первую очередь ЭРИВ.

#### Литература

Красная книга РС(Я). Т.1 Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Якутск, 2000. 256 с.

## ИНТРОДУКЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *AMARANTHACEAE* НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Федосеева Г.П., Халатян О.В., Оконешникова Т.Ф.

Екатеринбург, Ботанический сад Уральского государственного университета им. А.М. Горького

В ботаническом саду университета сформирована коллекция растений семейства *Amaranthaceae*. Она включает представителей восьми родов: *Amaranthus* L., *Celosia* L., *Gomphrena* L., *Achyranthes* L., *Froelichia* L., *Aerva* L., *Alternanthera* Forssk. и *Pupalia* L.

Род *Amaranthus*. По отношению к исследованию представителей рода *Amaranthus* реализован комплексный подход. Программа работ включала изучение морфобиологических, физиологических (рост, фотосинтез, водный режим, продуктивность, структура листа, влияние засухи и фотопериода) и биохимических особенностей, а также вопросы практического использования. В настоящем сообщении приведены данные о морфологических особенностях 20 видов (табл.). За период исследований 1988–2007 гг. изучено 3377 образцов.

Представители рода – это однолетние травянистые растения со стержневой, сильно разветвленной корневой системой. Окраска корней – белая, кремовая, малиновая и розовая. Виды амаранта отличаются размерами, формой и цветом стебля, листьев и соцветий. Соцветие бывает компактным или раскидистым, расположенным вертикально, слегка или сильно поникающим. Размеры листьев варьируют от крупных с хорошо выраженным жилкованием (15 см) до мелких (1–1,5 см). Листья имеют широко-, узко- или эллиптическую форму. Стебель хорошо облиствен, прямостоячий или стелющийся, слабо- или сильноветвящийся. Диаметр у основания до 4 см и больше. Высота стебля варьирует от 8 до 218 см. К низкорослым видам отнесены *Amaranthus tricolor* (24 см), *A. muricatus* (39 см), *A. crispus* (49 см), *A. albus* (68 см). Высокорослых видов (около 150 см и выше) в коллекции больше. К ним относятся *A. caudatus*, *A. cruentus*, *A. hypochondriacus*, *A. chlorostachys* и др. В благоприятные по погодным условиям вегетационные периоды высота растений у этих видов может достигать 250 см. Самые длинные соцветия (36 см) имеют растения *A. cruentus* L. и *A. caudatus* L. ssp. *caudatus*. У последнего соцветие, так называемый «лисий хвост», имеет иногда внушительные размеры – до 123 см.

Пределы варьирования массы растений в период уборки (сентябрь) от 28 до 453 г. Из 20 изученных видов имеют массу растений:

- до 50 г – 15% видов (*A. tricolor*, *A. muricatus*, *A. crispus*),
- в пределах 107–150 г – 20%,
- 151–300 г – 30%,
- 301–350 г – 15%,
- 351–453 г – 20% (*A. bouchonii*, *A. caudatus* ssp. *mantegazzianus*, *A. chlorostachys*, *A. powellii*).

У индивидуальных растений этих видов продуктивность значительно (в 4–5 раз) выше среднегого-летних показателей. Так, у *A. caudatus* L. ssp. *caudatus* формируются растения с массой надземных органов около 2000 г. Безусловно, высокоурожайные и хорошо облиственные виды амаранта можно отнести к хозяйственно ценным кормовым растениям.

Виды в пределах рода Амарант сильно различаются по окраске надземных органов. Она может быть однотонной – интенсивно- или бледно-зеленой, золотистой, оранжевой, сизовато-синеватой, красной, пурпурно-красной с разными оттенками или многоцветной. Богатая цветовая гамма надземных органов растений амаранта позволяет отнести их, во-первых, к красильным – для получения природных пигментов с широким цветовым спектром (Гинс, 2003; Федосеева, Багаутдинова, Халатян, Рымарь, 2007); во-вторых, к декоратив-

## ИНТРОДУКЦИЯ

ным (Федосеева, Оконешникова, Халатян, 2000). По рекомендации ботанического сада с 1994 года в Екатеринбурге амарант широко используется для оформления одновидовых и многовидовых цветников.

### Средние значения морфологических показателей и пределы их варьирования у представителей рода *Amaranthus* (многолетние данные)

| Вид                                              | Продолжительность лет наблюдений | Масса растения, г      | Высота стебля, см     | Длина метелки, см    |
|--------------------------------------------------|----------------------------------|------------------------|-----------------------|----------------------|
| годы плодоношения                                | пределы варьирования             | пределы варьирования   | пределы варьирования  | пределы варьирования |
| <i>A. acutilobus</i> Uline et W.L.Bray           | <u>10</u><br>3                   | <u>195</u><br>37–404   | <u>78</u><br>56–95    | не измеряли          |
| <i>A. albus</i> L.                               | <u>15</u><br>6                   | <u>144</u><br>28–343   | <u>68</u><br>33–96    | не измеряли          |
| <i>A. bouchonii</i> Thell.                       | <u>16</u><br>12                  | <u>453</u><br>154–1209 | <u>153</u><br>84–185  | <u>24</u><br>8–60    |
| <i>A. caudatus</i> L. ssp. <i>caudatus</i>       | <u>17</u><br>11                  | <u>339</u><br>167–651  | <u>157</u><br>105–218 | <u>36</u><br>12–71   |
| <i>A. caudatus</i> L. ssp. <i>mantegazzianus</i> | <u>17</u><br>11                  | <u>408</u><br>193–940  | <u>146</u><br>83–210  | <u>26</u><br>8–49    |
| <i>A. chlorostachys</i> L.                       | <u>10</u><br>6                   | <u>377</u><br>143–646  | <u>143</u><br>91–185  | <u>20</u><br>10–37   |
| <i>A. crispus</i> (Lesp. et Thev.) N. Terr.      | <u>5</u><br>1                    | <u>43</u><br>8–121     | <u>49</u><br>28–84    | не измеряли          |
| <i>A. cruentus</i> L.                            | <u>17</u><br>15                  | <u>311</u><br>176–553  | <u>143</u><br>91–203  | <u>36</u><br>19–52   |
| <i>A. graecizans</i> L.                          | <u>16</u><br>13                  | <u>129</u><br>21–395   | <u>74</u><br>33–129   | <u>13</u><br>2–45    |
| <i>A. hybridus</i> L.                            | <u>17</u><br>12                  | <u>279</u><br>30–578   | <u>129</u><br>51–179  | <u>24</u><br>15–46   |
| <i>A. hypochondriacus</i> L.                     | <u>16</u><br>9                   | <u>250</u><br>46–615   | <u>138</u><br>66–213  | <u>27</u><br>12–51   |
| <i>A. x kappii</i>                               | <u>2</u><br>1                    | <u>154</u><br>150–157  | <u>125</u><br>114–135 | <u>16</u><br>8–24    |
| <i>A. lividus</i> L.                             | <u>16</u><br>8                   | <u>126</u><br>31–341   | <u>80</u><br>38–138   | <u>12</u><br>4–26    |
| <i>A. muricatus</i> (Moq.) Gillies ex Hicken     | <u>1</u><br>0                    | <u>35,0</u>            | <u>39</u><br>25–50    | <u>3</u><br>1–5      |
| <i>A. powellii</i> S. Wats                       | <u>10</u><br>5                   | <u>357</u><br>17–690   | <u>144</u><br>35–193  | <u>16</u><br>1–100   |
| <i>A. retroflexus</i> L.                         | <u>13</u><br>9                   | <u>329</u><br>141–578  | <u>144</u><br>98–189  | <u>24</u><br>5–44    |
| <i>A. spinosus</i> L.                            | <u>14</u><br>8                   | <u>150</u><br>35–440   | <u>102</u><br>43–149  | <u>17</u><br>2–32    |
| <i>A. tricolor</i> L.                            | <u>11</u><br>0                   | <u>28</u><br>6–53      | <u>24</u><br>8–51     | <u>3</u><br>1,5–4    |
| <i>A. tuberculatus</i> Saver                     | <u>4</u><br>0                    | <u>256</u><br>58–514   | <u>133</u><br>74–167  | <u>17</u><br>3–30    |
| <i>A. viridis</i> L.                             | <u>1</u><br>0                    | <u>243</u>             | <u>145</u><br>110–220 | <u>43</u><br>24–78   |

Семена у представителей рода *Amaranthus* L. мелкие, блестящие, белого, черного, бежевого или бледно-розового цвета. Вес 1000 семян колеблется от 0,6 до 1,4 г.

Фенологические наблюдения, проведенные по общепринятой для ботанических садов методике, показали, что все виды амаранта относятся к растениям с длительным циклом развития. Время наступления и продолжительность фенологических фаз являются видоспецифичными, но могут значительно варьировать в зависимости от напряженности внешних факторов. При погодных условиях, не отличающихся резко от нормы, растения проходят фазы бутонизации, цветения и в конце вегетационного периода (третья декада августа – сентябрь) часть образцов вступает в фазу плодоношения. При оптимальном соотношении света, тепла и влаги плодоношение обнаруживается у значительного числа видов (см. табл.): *A. cruentus* (88%), *A. graecizans* (81%), *A. bouchonii* (75%), *A. hybridus* (71%), *A. retroflexus* (69%), *A. caudatus* ssp. *caudatus* и *A. caudatus* ssp. *mantegazzianus* (65%) и *A. chlorostachys* (60%). Это свидетельствует о возможности интродукции некоторых видов амаранта на Среднем Урале в основном для получения листо-стебельной массы, а не семян. Хотя при соответствующей агротехнике – дозаривание в теплице, выращивание через рассаду, сокращение длины дня (затенение) – независимо от погодных условий можно добиться регулярного плодоношения и тем самым создать резервный фонд семян для воспроизводства.

Амарант – свето- и теплолюбивое растение. Оптимальная температура воздуха для роста – 20–25°C. Семена прорастают при температуре почвы 8–10°C. Сроки сева на Среднем Урале – конец мая – начало июня. Всходы появляются в среднем на 5–11 день после посева. Амарант чувствителен к засухе. В засушливые периоды наблюдали

уменьшение скорости роста, а у некоторых видов – его прекращение. При наступлении благоприятных условий рост возобновляется. На Среднем Урале амарант повреждается ранними осенними заморозками (конец августа – начало сентября). Средняя продолжительность вегетационного периода (до наступления заморозков) – 85 дней.

Под *Celosia*. В коллекции 5 видов: *Celosia cristata* L., *C. argentea* L., *C. hattoni* Mart., *C. pyramidalis* Burm. и *C. trigyna* L., представленных в основном многими образцами (сортами). В условиях Урала – это травянистые однолетники с массой растений 45–84 г, высотой стебля 47–66 см и длиной соцветий 7–9 см. Соцветия имеют гребенчатую и перистогребенчатую форму и собраны в колосовидные и пушистые перистые метелки. Окраска соцветий разнообразна (красная, бордовая, светло-бордовая, розовая, сиреневая, оранжевая, желтая). Стебель прямостоячий слабоветвящийся. Листья овально-ланцетовидные, зеленые, светло- или темно-бордовые. За счет размеров и формы куста, листьев и соцветий и их окраски растения очень декоративны. Декоративность сохраняется до первых осенних заморозков.

В отличие от представителей рода *Amaranthus* зрелые семена образуются только при рассадном способе размножения (иногда в сочетании с дозариванием в теплице). Это относится и к другим видам из изученных родов.

Под *Gomphrena*. Представлен 4 видами: *Gomphrena globosa* L., *G. haageana* Klotzsch., *G. serrata* L., *G. dispersa* Standl. За исключением последнего вида, характеризующегося стелющимся стеблем, у остальных видов куст высокий (около 39 см), шаровидной формы, сильноветвистый. Листья серые, блестящие. Цветки скучены в плотные головчатые соцветия, располагающиеся на концах стеблей. Окраска соцветий белая, малиновая, красная и розовая. По продолжительности и силе цветения гомфрену можно отнести к одному из лучших однолетников.

Род *Achyranthes*. Представлен 3 видами: *Achyranthes aspera* L., *A. sicula* L. и *A. bidentata* L. Стебли до 79 см, ветвистые, четырехгранные, листья супротивные, овальные, заостренные на конце, бледнозеленые. Цветки собраны в продолговатые или цилиндрические колосовидные соцветия. Растения ценны (например, вид *A. bidentata*) как лекарственные в качестве источника сырья для получения фитоэкдистероидов (Wang Jinhui, Li Xian, Pan Wenjun, Meng Dali, Zou Meijuan, 2005).

Род *Aerva* L. Изучен 1 вид – *Aerva lanata* (L.) Juss. Стебель прямостоячий (около 29 см), слабо облиственный, листья мелкие. Цветки очень мелкие, безлепестные, собраны в «клубочки». Растения цветут обильно, но семена не образуются.

Род *Froelichia* L. Представлен 2 видами *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq. и *F. gracilis*. В культуре формируются кусты со слегка поникающим тонким стеблем высотой до 81 см. Стебель сильно ветвится. Боковые побеги длиннее главного, лежат и переплетаются. Листья ланцетовидные до 7–9 см. Соцветия мелкие (до 3 см).

Род *Alternanthera* Forssk. Представлен 1 видом – *Alternanthera polygonoides* (R. Br) Sweet. Стебель высотой 50 см, ветвистый. Листья мелкие, овальные с заостренным концом. Соцветия многочисленные, в виде мелких «клубочков» белого цвета, расположенных в пазухах листьев.

Род *Pupalia* L. Представлен 1 видом – *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. Куст сильно ветвящийся с большим количеством боковых побегов. Стебель невысокий (до 30 см), поникающий. Генеративный побег около 16 см с мелкими, темными соцветиями на верхушке.

#### Литература

Гинс М.С. Амарант (род *Amaranthus* L.) – источник алкалоида амарантина: его функциональная роль, биологическая активность и механизмы действия: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. СПб. 2003. 46 с.

Федосеева Г.П., Багаутдинова Р.И., Халатян О.В., Рымарь В.П. Изучение пигментного комплекса у растений рода Амарант // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования. Матер. VII Международного симпозиума. (18–22 июня). 2007. Москва, Пушкино. Т. 1. С. 319–322.

Федосеева Г.П., Оконешникова Т.Ф., Халатян О.В. Использование амаранта в озеленении Екатеринбурга // Бюлл. ГБС. Вып. 181. М., 2000. С. 127–131.

Wang Jinhui, Li Xian, Pan Wenjun, Meng Dali, Zou Meijuan // Растит. ресурсы. 2005. Т. 41. Вып. 4. С. 126.

## ИЗУЧЕНИЕ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ВИДОВ РОДА *PRUNUS* В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОГО РАЙОНА РОССИИ

Федотова И.Э., Ефремова О.В., Колесникова А.Ф.

Орёл, ГОУ ВПО «Орловский государственный университет»

Слива является популярной косточковой плодовой культурой в Центральном районе России. Исстари (XVII в.) здесь выращивали сливу домашнюю (*Prunus domestica* L., 2n=48). В составе вида сливы домашней выделяют четыре подвиды: венгерки (или настоящие сливы), ренклоды, терносливы, мирабели. Большинство распространенных сортов относится к венгеркам и ренклодам.

В Центральном районе России, до начала селекционной работы со сливой И.В. Мичурина (1889), разводили местные наиболее устойчивые сорта. И.В. Мичурин (1948), А.Н. Веняминов (1954), Х.К. Еникеев (1960) и некоторые другие создали ряд ценных сортов сливы домашней, которые были районированы и до настоящего времени остаются в сортименте. Однако опыт выращивания сливы показывает, что самым серьезным препятствием расширения её насаждений в данном регионе является отсутствие достаточно адаптированных сортов к изменяющимся климатическим условиям.

Учитывая положительные результаты, достигнутые в США от использования в селекции сливы высокозимостойких восточно-азиатских диплоидных видов, в Центральном районе России также начали (1935) широко вовлекать их в селекцию (Веняминов, 1954; Еникеев, 1960; Колесникова, Джигадло, Хабаров, 1995 и др.). В гибридизации использовали сорта селекции Л. Бербанка, Н. Ганзена, В. Ольдермана (Еникеев, 1960), полученные от гибридизации восточно-азиатских видов сливы (*P. triflora*, *P. ussuriensis*) с американской (*P. americana*) и канадской (*P. nigra*) сливой.

Китайско-американские сорта сливы обладают ценными качествами. Они очень скороплодны, плоды их крупные ярко окрашенные, цветковые почки исключительно зимостойки, даже в самые суровые зимы не вымерзают. Главный недостаток их – отсутствие адаптивности к зимне-весенним оттепелям, и в связи с этим подопревание коры в нижней части штамба и гибель коры в развилках ветвей. А.Н. Веняминовым от скрещивания китайско-американского сорта (Лакресцент) с сортом сливы домашней за период 1950–1971 гг. был создан высококачественный сорт Евразия 21, который был много лет районирован в Центрально-Черноземном регионе. Кроме этого, от гибридизации уссурийской и китайской сливы А.Н. Веняминовым были созданы сорта Заря, Сестра Зари, Гигант; от гибридизации сортов китайской сливы – Китайянка.

Х.К. Еникеевым от скрещивания сортов Уссурийская красная (*P. ussuriensis*) с сортом Клаймакс (*P. salicina*) выведен сорт Скороплодная, который районирован в 1964 г. и до сих пор остается в районированном сортименте ряда областей Центрального района.

Во ВНИИСПК сорт Скороплодная был широко вовлечен в селекцию сливы. От скрещивания Скороплодная х Китайянка выведены сорта – Неженка и Краса Орловщины. От скрещивания сорта Сестра Зари с сортами Китайянка + Гигант – Орловский сувенир (Джигадло, 2005).

Все перечисленные сорта являются продуктом многократных скрещиваний в пределах генофонда восточно-азиатских и американских диплоидных сортов сливы. Они включены в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. В связи с этим исключительную важность приобретает изучение их адаптивности к местным условиям среды. Один из важнейших компонентов адаптивности растений – засухоустойчивость. Некоторые авторы (Ерёмин, Витковский, 1980) относят сливу к числу недостаточно засухоустойчивых пород.

Для получения высоких устойчивых урожаев в засушливых регионах или в регионах с недостаточной водообеспеченностью необходимы сорта с широкой нормой реакции, способные максимально проявлять свой генетический потенциал развития и продуктивности в условиях с различным уровнем действия дефицита влаги. У сортов сливы водный статус и ответные реакции на засуху в условиях Центрального региона практически не изучены. Выявление внутренних механизмов и процессов, с помощью которых реализуется генетическая программа характера взаимодействия «генотип – среда» в условиях засухи, позволит повысить эффективность селекции.

Цель наших исследований – дать оценку генетического потенциала засухоустойчивости некоторых сортов сливы.

Исследования проводили на агробиостанции Орловского государственного университета в условиях умеренно-континентального, сравнительно тёплого климата. Летом 2007 года на протяжении июня-августа установилась жаркая засушливая погода, температура достигала до +35,2°C, за май – июль была на 1,2° выше нормы, количество осадков 32,1 мм, что составило 45,6% от нормы. Сложившиеся аномальные погодные условия вызвали частичное опадение завязи и сформировавшихся плодов.

В качестве объектов исследований использовали сорта сливы: Евразия 21, Скороплодная, Орловский сувенир, Краса Орловщины, Неженка; в качестве контроля – сорт сливы домашней Рекорд (Пердрегон × Скороплодная красная).

Для выявления водного статуса растений и потенциала засухоустойчивости сортов сливы в июле, после завершения роста побегов, определяли содержание воды и сухого вещества в листьях. Интенсивность транспирации исследовали по уменьшению массы срезанных листьев; водный дефицит, водоудерживающую способность – методом завядания (по Ничипоровичу), состояние устьиц – методом инфильтрации. Исследования проводили в соответствии с общепринятыми методиками на фоне естественной засухи. Средний размер и массу листа определяли весовым методом (Павловская, 2003). Удельный вес определяли по отношению массы к площади листовой пластинки. Изучение состояния растений проводили в августе в соответствии с методикой сортоизучения косточковых культур (Орёл, 1999). Статистическую обработку данных проводили по Доспехову (1985).

Анализ полученных данных показал, что среди всех изученных сортов сливы наибольшей средней массой листа ( $0,535 \text{ г}$ ) и площадью листовой пластинки ( $25,2 \text{ см}^2$ ) выделяется сорт Неженка. Наименьшая площадь листовой пластинки – у сорта Краса Орловщины ( $13,038 \text{ см}^2$ ). Несмотря на большие размеры и массу, удельный вес листа сорта Неженка ( $212,3 \text{ г/м}^2$ ) находится на уровне контрольного сорта Рекорд ( $203,94 \text{ г/м}^2$ ). Низкий удельный вес листа – у сорта Орловский сувенир ( $179,7 \text{ г/м}^2$ ).

По оводнённости листьев превосходил контроль (сорт Рекорд –  $49,16\%$ ) только сорт Евразия 21 ( $52,24\%$ ). Самую меньшую оводнённость имеет сорт Неженка ( $38,48\%$ ). Значительно отличаются друг от друга сорта сливы по интенсивности транспирации с поверхности листьев. Прямой зависимости интенсивности транспирации от параметров листьев не установлено. Наименьшую интенсивность транспирации, проявил сорт Орловский сувенир ( $520,929 \text{ г} \cdot \text{ч/м}^2$ ), очень высокую ( $4784,4 \text{ г} \cdot \text{ч/м}^2$ ) – сорт Неженка. У этого сорта также был наименьший показатель дефицита влажности ( $7,26\%$ ), что значительно ниже, чем у контрольного сорта Рекорд ( $17,24\%$ ), который проявил максимальный дефицит влажности по сравнению с другими изученными сортами.

Несмотря на разные стратегии противостояния засухе у разных сортов, все они сохранили жизнеспособность. Однако состояние сортов к середине августа было различным. Лучше других сортов сохранился сорт Евразия 21 – средний балл состояния  $4,7$ , лучше, чем контрольный сорт Рекорд (средний балл состояния  $4,3$ ). Худшим состоянием отличились сорта Скороплодная ( $2,8$  балла) и Орловский сувенир ( $2,9$  балла).

Анализ данных по водоудерживающей способности листьев показал, что наибольшей водоудерживающей способностью обладают листья контрольного сорта Рекорд: масса испарившейся воды с поверхности листьев наименьшая по сравнению с другими сортами (через  $30 \text{ мин}$  –  $3,48\%$ , через  $60 \text{ мин}$  –  $5,38\%$ , через  $90 \text{ мин}$  –  $6,65\%$ ). Через  $30 \text{ мин}$  после начала эксперимента на уровне контроля испаряли воду листья сорта Орловский сувенир ( $3,73\%$ ). Худшие результаты показали сорта Неженка (потеря воды  $7,85\%$ ) и сорта Евразия 21 ( $7,85\%$ ). Динамика потери воды наибольшая у сорта Евразия 21: через  $60 \text{ мин}$  после начала эксперимента потеря воды  $11,76\%$ , а через  $90 \text{ мин}$  –  $16,54\%$  от первоначального веса. Листья других сортов также теряли влагу сильнее, чем контрольный сорт Рекорд. На уровне контроля через  $60 \text{ мин}$  была потеря воды у листьев сорта Орловский сувенир ( $6,34\%$ ). Потеря воды листьями других испытываемых сортов через  $90 \text{ мин}$  также увеличилась, но эти потери колебались в пределах от  $7,07\%$  (на уровне контроля) для сорта Скороплодная до  $11,96\%$  для сорта Неженка.

Изучение степени открытости устьиц листьев сортов сливы методом инфильтрации показало, что, как в начале, так в течение всего времени и по окончании эксперимента (через  $90 \text{ мин}$ ) у всех сортов сливы нет широко открытых устьиц: проникновение спирта –  $0$  баллов. Средней степенью открытостью устьиц (проникновение ксилола) характеризовались все испытанные сорта в начале эксперимента:  $4,33$  балла для сорта Евразия 21,  $4,67$  балла для сорта Орловский сувенир, для остальных сортов –  $5$  баллов. Через  $30 \text{ мин}$  после начала эксперимента проникновение ксилола на уровне  $1$  балла было отмечено у сортов Скороплодная, Неженка, Орловский сувенир. Высокой оставалась открытость устьиц у сорта Рекорд и сорта Евразия 21 ( $4,33$  балла при обработке ксилолом) как через  $30$ , так и через  $60$  и  $90 \text{ мин}$ . Постоянной была степень открытости устьиц для ксилола через  $60$  и  $90 \text{ мин}$  у сортов Неженка ( $0,5$  баллов), Орловский сувенир ( $1$  балл), Краса Орловщины ( $2$  балла). У сорта Скороплодная после временного закрытия устьиц (через  $30 \text{ мин}$  –  $1$  балл) через  $60$  и  $90 \text{ мин}$  после начала эксперимента вновь наблюдали проникновение ксилола на уровне  $5$  баллов. Листьев с полностью закрытыми устьицами не наблюдали. Петролейный эфир проникал в слабо открытые устьица всех сортов на протяжении всех сроков эксперимента на уровне  $4,5$ – $5$  баллов.

Итак, анализ и обобщение всех результатов проведённых экспериментов показали, что различные сорта по-разному реагируют на изменяющиеся условия водоснабжения. При изучении ответных реакций сортов на недостаток влаги и повышенные температуры (на засуху) выявили закономерности адаптивных реакций. Среди сортов сливы обнаружили несколько типов адаптаций, позволяющих растениям сохранять жизнеспособность в условиях засухи.

Ряд сортов поддерживают высокий уровень интенсивности транспирации, что обеспечивает высокий уровень обменных реакций, интенсивное развитие растений даже в условиях засухи. Вероятно, такой тип транспирации обеспечивается хорошо развитой корневой системой, позволяющей снабжать растения влагой из глубоко расположенных слоёв почвы. При таком способе влагообеспеченности оводнённость листьев может быть высокой или низкой, в зависимости от генотипа. Потеря воды листьями при засухе у таких растений не превышает критическую величину. Все сорта реагируют на засуху, снижая степень открытости устьиц: широко открытые устьица отсутствуют, большая часть устьиц – средней степени открытости, часть устьиц – слабо открыты. Выделены несколько типов адаптивных стратегий растений новых сортов сливы при засухе.

Высокоадаптивным проявил себя сорт Евразия 21 (состояние после засухи  $4,7$  балла). Сорт имеет достаточно высокий уровень интенсивности транспирации, оводнённость листьев более  $50\%$ , дефицит влажности не превышает уровень контрольного сорта Рекорд, потери воды могут быть значительными (но не достигают критических значений) при незначительном снижении открытости устьиц с течением времени. Адаптивный сорт Неженка – с низкой степенью оводнённости листьев, поддерживающий высокую степень интенсив-

ности транспирации (а следовательно и обменных процессов), не испытывающий сильного дефицита влаги, у которого возможны значительные потери воды даже при уменьшении степени открытости устьиц с течением времени ниже среднего, но поддерживающие достаточно высокую жизнеспособность на уровне 3,9 баллов. Сорта Рекорд и Краса Орловщины характеризуются средним уровнем течения всех процессов при засухе, сохраняя достаточно высокую жизнеспособность: состояние соответственно 4,3 балла и 3, 8 балла. Ряд сортов (Скороплодная и Орловский сувенир) не могут поддерживать уровень обменных реакций во время засухи на высоком уровне, снижают степень интенсивности транспирации при оводнённости листьев ниже 50%, листья их мало теряют влаги, степень открытости устьиц может резко уменьшаться; жизнеспособность таких сортов гораздо ниже – 2,8–2,9 баллов.

#### Литература

- Веньяминов А.Н. Селекция вишни, сливы и абрикоса в условиях Средней полосы СССР. М., 1954. 352 с.
- Гончарова Э.А. Особенности водообмена разных по засухоустойчивости сортов сливы и алычи в период формирования урожая / Э.А. Гончарова, Р.А. Магомедова, Г.В. Еремин // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. ВИР, 1979. Т. 64. Вып. 3. С. 52–71.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследования). М., 1985. С. 351.
- Еникеев Х.К. Биологические особенности сливы и выведение новых сортов. М., 1960. 307 с.
- Еремеев Г.Н. Лабораторно-полевой метод оценки засухоустойчивости плодовых и других растений и краткие результаты его применения // Никит. ботан. сад. 1964. Т. 37. С. 472–489.
- Еремин Г.В. Слива / Г.В. Еремин, В.Л. Витковский. М., 1980. 255 с.
- Колесникова А.Ф., Джигадо Е.Н., Хабаров Ю.И. Результаты селекции сливы за 40 лет // Селекция и сорторазведение садовых культур. Орёл, 1995. С. 180–184.
- Мичурин И.В. Сочинения. М., 1948. Т. 1. 690 с.
- Павловская Н.Е., Наумкин В.П. Лабораторный практикум по физиологии и биохимии растений для студентов специальности: 310.200 «Агрономия», 320.400 «Агроэкология», 260.500 «Садово-парковое и ландшафтное строительство». Орёл, 2003. 100 с.
- Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / Под общ. ред. акад. РАСХН Е.Н. Седова и д.с.-х.н. Т.П. Огольцовой. Орёл, 1999. С. 608.
- Седов Е.Н., Голяева О.Д., Джигадо Е.Н. и др. Лучшие сорта плодовых и ягодных культур Всероссийского научно-исследовательского института селекции плодовых культур: Справочное издание / Под ред. Е.Н. Седова. Орёл, 2005. С. 86–90.

## НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ ХВОЙНЫХ В РОССИИ

Фирсов Г.А., Орлова Л.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Согласно «World Checklist and bibliography of Conifers» (Farjon, 2001) класс Хвойные (*Pinopsida*) в настоящее время включает около 630 видов, принадлежащим к 8 семействам и 69 родам. Из них на территории России насчитывается около 43 дикорастущих и более 280 интродуцированных видов хвойных растений (Комаров, 1934; Аксенова и др., 1999). Большая часть этих видов растут в горах Кавказа, юга Сибири и Дальнего Востока. Многие хвойные являются редкими и исчезающими, сокращающимися численность и ареал, нуждающимися в охране. Ряд их включен в официальные издания «Красных книг» различного уровня.

Проблемам изучения хвойных в нашей стране уделяется значительное внимание (Истратова, Карпун, 1994; Орлова, 2001; Карпун, Бобров, 1998; Булыгин, Фирсов, 2002; Коропачинский, Встовская, 2002 и др.). Однако достаточно полной систематической сводки по российским хвойным России не было ни у нас, ни за рубежом. Существующие зарубежные обработки различных родов довольно противоречивы в таксономическом плане и содержат неполную информацию по видам, произрастающим на территории бывшего Советского Союза. Единая монографическая сводка по дикорастущим и культивируемым видам древесных растений России отсутствует, а обработки во «Флоре СССР» и в «Деревьях и кустарниках СССР» значительно устарели. Близкие виды, занимающие неясное систематическое положение, освещены в литературе крайне недостаточно, и вопрос об их таксономическом статусе и географическом распространении все еще остается открытым, что особенно касается дальневосточных таксонов хвойных: в частности, дальневосточных лиственниц (гибридогенные таксоны *Larix komarovii* Kolesn., *L. middendorffii* Kolesn., *L. ochotensis* Kolesn.), некоторых елей (например, *P. kamtchatkensis* Lacass.), а также критических таксонов рода *Juniperus* (*J. conferta* Parl., *J. davurica* Pall., *J. rigida* Siebold et Zucc., *J. sargentii* (A. Henry) Takeda ex Nakai). Не меньшего внимания, на наш

взгляд, заслуживают вопросы о систематическом ранге и границах ареалов можжевельника сибирского (*J. sibirica* Burgsd.) и м. длиннолистного (*J. oblonga* M.-Bieb.), рассматриваемых В.Н. Комаровым (1934) в обработке для 1 тома «Флоры СССР» в ранге самостоятельных видов. Эти два таксона стоят в большинстве современных зарубежных сводок в синонимах к подвидовым категориям *J. communis* L. Так, первый из перечисленных таксонов (европейская часть России, Кавказ, Средняя Азия, Сибирь, Дальний Восток и др.) рассматривается в современных зарубежных сводках как разновидность м. обыкновенного (*J. communis* L. var. *saxatilis* Pall.) (Farjon, 2001) или как его подвид *J. communis* L. subsp. *nana* (Willd.) Syme (Christensen, 2000, в обработке хвойных для 1 тома «Flora Nordica»). Второй таксон, *J. oblonga*, распространенный только на Кавказе, также рассматривается в синонимах к *J. communis* L. var. *saxatilis* Pall. (Farjon, 2001). Также в качестве синонима *J. communis* var. *communis* рассматривается еще один вид *J. depressa* Stev., распространенный на Кавказе, а также в Крыму, Болгарии и Турции, систематический статус которого еще до конца не выяснен.

Одной из важных нерешенных проблем систематики хвойных являются вопросы филогении (как внутри отдельных родов и семейств, так и класса в целом). В настоящее время А.В. Бобровым предложен новый вариант системы хвойных, основанный на сравнительном изучении морфологии и анатомии репродуктивных органов (шишек и семян), который вносит довольно серьезные коррективы в уже сложившуюся на протяжении долгого времени традиционную филогенетическую систему хвойных. Поэтому мы считаем очень важным продолжить исследование данного вопроса при расширенном комплексном исследовании *Pinopsida*. При этом наряду со сравнительным изучением шишек и семян различных видов хвойных будет изучено морфологическое строение микростробилов (мужских шишек), пыльцы, а также вегетативных органов. К исследованию планируется подключить данные кариологического, хемотаксономического и палеоботанического анализа хвойных. Планируется выявление новых диагностических признаков репродуктивных и вегетативных органов, что на наш взгляд поможет гораздо глубже разобраться в трудных вопросах систематики и филогении этой древней группы голосеменных. Наличие большого числа спорных вопросов не могло не наложить свой отпечаток на различную интерпретацию авторами таксонов хвойных в разных обработках. Одной из причин такого положения в систематике сосновых было, на наш взгляд, отсутствие достаточно устойчивых диагностических признаков. Довольно долгое время систематика хвойных базировалась в основном на морфологическом строении зрелых женских фруктификаций (шишек, шишкоягод). Из вегетативных признаков использовались лишь такие, как высота хорошо развитых особей, форма кроны, размеры хвоинок (листьев) и их анатомия, количество хвоинок на брахибласте (для рода *Pinus*). В последние несколько лет ряд исследователей в обработках хвойных для «*Flora Europaea*» и «*Flora Hellenica*» использовали некоторые признаки вегетативных органов. Однако, в целом, роль признаков вегетативных органов в систематике хвойных по-прежнему, к сожалению, недооценивается. Между тем, часто очень важно определять виды и другие таксоны сосновых в вегетативном состоянии, что можно успешно делать только при хорошем знании строения вегетативных органов. Поиск таких достаточно устойчивых признаков вегетативных органов (в том числе и анатомические особенности строения хвоинок) и успешное использование их в ключах для определения, а также для решения различных спорных вопросов систематики, является одной из важных проблем современной систематики хвойных. Работа с привлечением современных методов исследования позволит получить новые данные по биологии, географии и систематике родов *Coniferae* для флоры России и провести их ревизию для данной территории.

Немаловажной составной частью изучаемой проблемы являются вопросы интродукции хвойных. Как показывает опыт, дендрологи, интродукторы и озеленители испытывают большие трудности в правильном определении выращиваемых видов и культиваров. В настоящее время остро назрела необходимость ревизии видового состава культивируемых хвойных, произрастающих в России, составление определителей и справочников. Введение в культуру является важным дополнительным фактором сохранения биоразнообразия (ex-situ). Благодаря этому в ботанических садах и арборетумах мира выращиваются целый ряд видов растений, исчезнувших или почти исчезнувших из природных местообитаний. Дальнейшие задачи интродукционных исследований должны заключаться как в привлечении нового материала, так и в использовании уже имеющегося. Первоочередная задача состоит в создании банка данных по интродукционным фондам ботанических садов и арборетумов. Резервы мировой флоры для интродукции в разных регионах России пока далеко не исчерпаны и вряд ли будут исчерпаны в обозримом будущем. Однако в дальнейшем акцент интродукционных испытаний следует перемещать с видового на популяционный уровень. О необходимости такого подхода свидетельствуют результаты исследований в различных регионах страны над разными группами древесных интродуцентов (Некрасов, 1980; Скворцов, Виноградова, Куклина и др., 2005 и др.). Под этим понимается испытание максимально возможных представителей популяций вида из разных частей ареала с целью выявления наиболее устойчивых из них к новым условиям существования.



В озеленении городов и населенных мест России ведущее место занимают весьма ограниченное число интродуцентов и местных видов, причем зачастую далеко не самых перспективных. В дендроколлекциях интродукционными испытаниями не охвачены многие сотни видов. При этом интродуценты во многих случаях представлены в культуре лишь единичными особями, часто лишь в одном или немногих географических пунктах, обычно в ботанических садах, тогда как интродукция наиболее эффективна при осуществлении ее на уровне гетерогенных популяций (Некрасов, 1980). Актуально введение в массовую культуру перспективных видов, уже испытанных в ботанических садах.

В условиях крупных промышленных городов на первое место наряду с зимостойкостью выходят такие качества древесных растений, как их газо-дымоустойчивость и фитомелиоративные свойства. Следует продолжить накопление длительных дендро-фенологических рядов, а также всесторонне, с применением методов математического моделирования, проанализировать и использовать индикационные возможности уже имеющихся рядов наблюдений. Актуально изучение вопросов семеноведения хвойных. Важно познание факторов, влияющих на повышение урожайности и качества семян.

Исключительно важно изучение формового разнообразия, соответствующее описание и регистрация выявленных форм и культиваров. Актуально изучение методов размножения и проверка сохранения фенотипических признаков той или иной формы хвойных в семенном или вегетативном потомстве. На побережье Белого и Охотского морей, на высокогорьях растет много приземистых, стелющихся форм елей, можжевельников. В Сибири выявлено много форм хвойных, еще не введенных в культуру (Коропачинский, Встовская, 2002). Заслуживает внимания опыт наших прибалтийских коллег, которые активно участвуют в программе по выявлению декоративных форм хвойных с использованием природного генофонда: собирают и размножают стелющиеся формы хвойных с высокогорий, из приморских и приокеанских районов различных лесоративных зон, фиксируют мутанты в массовых посевах лесных питомников, их размножают черенками и прививкой. В нашей стране имеются глубокие исторические традиции и достижения в области интродукции и акклиматизации различных групп полезных и хозяйственно-ценных растений, в том числе и хвойных, которые необходимо хранить и развивать.

Необходимо выявление отдельных старых, исторических и монументальных деревьев, представляющих дендрологическую и культурную ценность и создание их базы данных. Необходимы изменения в законодательстве, чтобы такие отдельные деревья охранялись властями на разном уровне. Для многих таких деревьев нужны срочные меры по их спасению и продлению жизни, что связано с выделением средств и зависит от экспертной оценки специалистов.

Нужно составить районированный ассортимент хвойных интродуцентов для целей озеленения и лесопаркового хозяйства городов и населенных мест с учетом продолжающегося потепления климата. Рекомендуемый ассортимент должен учитывать все возможные резервы дикой, интродуцированной и культурной флоры. Отбор видов и форм должен учитывать функциональное назначение объектов озеленения, соответствие экологических свойств растений особенностям объектов озеленения, морфолого-эстетические показатели с учетом их изменчивости по сезонам года и с возрастом, биологические особенности и санитарно-гигиенические свойства. В силу присущих климату циклических колебаний и обусловленной ими цикличности сезонной ритмики растений постоянно меняется биоклиматическая ситуация, определяя в разные биоклиматические циклы различный уровень адаптации интродуцентов. При подведении итогов интродукции и оценке перспектив разведения интродуцентов необходимо учитывать цикличность климата, сезонного ритма интродуцентов и их ритмо-адаптивных связей.

Для дикорастущих хвойных флоры России важно изучение популяционной структуры вида, начиная с главнейших лесообразователей. Для целей интродукции важны не только виды, но и подвиды, и географические разновидности, которые могут характеризоваться разными уровнями адаптированности в культуре. Для дикорастущих видов необходимы и природоохранные меры. Больше внимания уделять охране популяций на границах ареалов, не только редких, но и пока еще обычных видов, не занесенных в «Красные книги» и региональные списки. Важна оценка состояния в районах повышенного антропогенного воздействия. Попытка сохранения редких видов введением в коллекции ботанических садов не может уберечь виды, а сохранит только отдельные биотипы. Важно сохранить вид в своем ареале. Таким образом, как для целей охраны, так и для целей интродукции, необходима как можно более подробная инвентаризация природной флоры.

В двух крупнейших арборетумах Санкт-Петербурга: Ботаническом саду БИН им. В.Л. Комарова РАН и Санкт-Петербургской лесотехнической академии, в настоящее время выращивается более 20 редких и мало распространенных в культуре видов хвойных дикорастущей флоры России и бывшего СССР. Среди них такие виды как *Abies gracilis* Kom., *A. semenovii* B. Fedtsch., *Juniperus rigida* Siebold et Zucc., *J. sargentii* (A. Henry) Takeda ex Nakai и др. Немалый интерес представляют также выращиваемые в культуре критические таксоны сосновых – *Pinus kochiana* Klotzsch., *P. funebris* Kom., *P. friesiana* Wich., *Picea* × *fennica* (Regel) Kom., *Larix archangelica* Laws., *J. davurica* Pall. и др. Желательно создание новых опорных пунктов интродукции в разных климатических зонах. Насколько нам известно, пока отсутствуют ботанические сады и дендроколлекции на Севере российского Дальнего Востока, в Магаданской области, на Камчатке и Чукотке.

Литература

- Аксенова В.А. и др. Каталог культивируемых древесных растений России. Сочи – Петрозаводск. 1999. 174 с.
- Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А. Итоги интродукции голосеменных растений в Санкт-Петербурге // Растит. рес. 2002. Т. 38. Вып. 3. С. 30–44.
- Истратова О.Т., Карпун Ю.Н. Род сосна *Pinus* L. // Итоги и перспективы интродукции древесных растений в России. Сочи, 1994. Вып. 2. 136 с.
- Карпун Ю.Н., Бобров А.В. Семейство таксодиевые *Taxodiaceae* (Endl.) Warming, 1884 s.l. // Итоги и перспективы интродукции древесных растений в России (Сочинский ботанический сад «Белые ночи»), Вып. 10. 1998. 39 с.
- Карпун Ю.Н., Бобров А.В., Арестова С.В. и др. Совещание по проблемам интродукции хвойных растений в России. Материалы. Субтропический ботанический сад Кубани. Сочи, 1999. 93 с.
- Коропачинский И.Ю., Востовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.
- Некрасов В.И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М., 1980.
- Орлова Л.В. Систематический обзор дикорастущих и некоторых интродуцированных видов рода *Pinus* L. (*Pinaceae*) флоры России // Новости систематики высших растений. Л., 2001. Т. 33. С. 7–40.
- Скворцов А.К., Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. и др. Формирование устойчивых интродукционных популяций: абрикос, черешня, черёмуха, жимолость, смородина, арония. М., 2005. 187 с.
- Флора СССР. Т. 1. М.-Л., 1934. 302 с.

# ИНТРОДУКЦИОННЫЙ АНАЛИЗ *NIGELLA SATIVA* L. ВО ВНУТРЕННЕГОРНОМ ДАГЕСТАНЕ

Хабибов А.Д.<sup>1</sup>, Кумаева У.Х.<sup>2</sup>, Шахбанова С.Ш.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН,

<sup>2</sup>Махачкала, Дагестанский государственный университет

Род чернушка (*Nigella* L.) из семейства лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.) насчитывает около 20 видов, из которых в бывшем СССР описан 11, для Кавказа в целом – 6 и для Северного Кавказа и Дагестана – 2 вида этого рода (Флора СССР, 1937; Черепанов, 1981; Гроссгейм, 1949; Галушко, 1978). Отмеченные все виды *Nigella* представляют однолетние травы с перистыми, реже цельными или пальчато-рассеченными листьями. Однако *N. garidella* Spenner в последнее время многие авторы выделили в самостоятельный род – *Garidella nigellastrum* L. – гариделла чернеющая. Кроме *G. nigellastrum*, в природной флоре Дагестана описан только один вид чернушки – *N. arvensis* L. (ч. полевая).

Чернушка посевная, или ч. обыкновенная – *Nigella sativa* L. впервые был описан из Средиземноморья (Египет, Крит) К. Линнеем в 1762 году (Флора СССР, 1937). Народное название его «чёрный тмин».

В естественных условиях Дагестана *N. sativa* не отмечена, хотя опросы населения и наличие семян на столичных рынках, косвенно подтверждают, что его посевы смело можно проводить в низменной части Дагестана, поскольку интерес к этой культуре в последнее время возрос в связи с его возросшими целебными возможностями. Встречается она в огородах, садах, по степным склонам, на сорных местах до нижнего горного пояса. Изредка разводится как пряность, или как декоративное растение. Она – хороший мёдонос. Родиной считают Средиземноморье. *N. sativa* от близкого по систематическому положению и целебным свойствам *N. damascena* L. отличается тем, что «чёрный тмин» имеет зернисто-бородавчатую поверхность плодов – листовок, линейные дольки листьев и верхние листья не образуют порывала превышающего цветок. «Девушка в зелени», т.е. *N. damascena*, наоборот, листовки имеют гладкую поверхность и шиловидные доли листьев, а также верхние листья окружают цветков в виде превышающего его покрывала.

Это стародавнее лекарственное растение занимает уникальное место в медицине. Эта уникальная культура – «скромная императрица» с «благословенным семенем» – чернушка посевная остается только народным средством и, кое-где используя только как пряность, не получила в научной медицине должного внимания, по крайней мере, в нашей стране.

Материалом для наших исследований послужили 5 образцов *N. sativa*, полученные в 2007 году из четырёх государств (табл. 1). После разделения каждой выборки по размерам семени на крупные, средние и мелкие и определения массы ста семян (МСС), проводили посевы 100 семян 30.05.07. каждого образца в метровые ряды пойменного террасированного участка северной экспозиции склона Цудахарской экспериментальной базы (ЦЭБ, 1100 м высоты над ур. м., 42°19'29,7" с.ш. и 47°09'52,2" в.д.) Горного ботанического сада ДНЦ РАН. В период роста и развития проводили фенологические наблюдения. После завершения вегетационного цикла у 30 растений каждого варианта были учтены 24 признака, которые условно нами были разделены на ростовые или размерные, числовые, весовые и индексные. Статистическая обработка данных проводилась по стандартной общепринятой методике (Зайцев, 1983; Лакин, 1980). При проведении части расчётов использовался ПСП Statgraf, version 3. 0. Shareware, система анализа данных Statistica 5.5.

## ИНТРОДУКЦИЯ

В данном сообщении рассматриваются только изменчивость ростовых и числовых признаков при интродукции в условиях Внутреннегорного Дагестана и даётся оценка роли различных факторов в вариабельности этих признаков.

Сравнительные результаты сроков прохождения фенологических фаз образцов *N. sativa* в условиях Цудахарской экспериментальной базы представлены в табл. 1.

Таблица 1

**Сравнительные результаты сроков прохождения фенологических фаз образцов *N. sativa*,  
интродуцированных в Цудахарской экспериментальной базе**

|   | Происхождение образца | Размеры семени | М СС, мг    | Число                |                                          | Сроки прохождения фаз |              | Сухая масса растения, мг<br>$\bar{X} \pm S \bar{x}$ |
|---|-----------------------|----------------|-------------|----------------------|------------------------------------------|-----------------------|--------------|-----------------------------------------------------|
|   |                       |                |             | всходов на 02.07.07. | растений, завершённых вегетационный цикл | цветения              | Плодоношения |                                                     |
| 1 | Медина КСА            | Крупные        | 291,7±0,001 | 64                   | 62                                       | 30.07.07.             | 09.09.07.    | 317,1±20,00                                         |
|   |                       | Средние        | 235,3±0,002 | 58                   | 57                                       | 30.07.07.             | 09.09.07.    | 333,2±34,83                                         |
|   |                       | Мелкие         | 201,3±0,001 | 49                   | 47                                       | 30.07.07.             | 09.09.07.    | 406,0±42,04                                         |
| 2 | Дамаск Сирия          | Крупные        | 323,7±0,001 | 54                   | 53                                       | 30.07.07.             | 09.09.07.    | 417,1±24,89                                         |
|   |                       | Средние        | 281,0±0,003 | 59                   | 58                                       | 30.07.07.             | 09.09.07.    | 371,9±36,09                                         |
|   |                       | Мелкие         | 267,7±0,002 | 65                   | 62                                       | 30.07.07.             | 09.09.07.    | 392,0±29,70                                         |
| 3 | Джида КСА             | Крупные        | 325,7±0,002 | 75                   | 72                                       | 30.07.07.             | 09.09.07.    | 324,2±24,15                                         |
|   |                       | Средние        | 283,3±0,003 | 71                   | 66                                       | 30.07.07.             | 09.09.07.    | 377,1±32,10                                         |
|   |                       | Мелкие         | 264,3±0,011 | 62                   | 52                                       | 30.07.07.             | 09.09.07.    | 245,4±16,17                                         |
| 4 | Махачкала РФ          | Крупные        | 290,3±0,007 | 71                   | 67                                       | 02.09.07.             | 22.10.07.    | 972,1±16,04                                         |
|   |                       | Средние        | 244,0±0,002 | 67                   | 64                                       | 02.09.07.             | 22.10.07.    | 588,1±42,29                                         |
|   |                       | Мелкие         | 210,7±0,006 | 59                   | 59                                       | 02.09.07.             | 22.10.07.    | 588,7±50,72                                         |
| 5 | Баку Азербайджан      | Крупные        | 267,0±0,009 | 70                   | 59                                       | 02.09.07.             | 22.10.07.    | 672,8±52,20                                         |
|   |                       | Средние        | 249,7±0,003 | 56                   | 55                                       | 02.09.07.             | 22.10.07.    | 765,2±84,58                                         |
|   |                       | Мелкие         | 222,0±0,003 | 49                   | 47                                       | 02.09.07.             | 22.10.07.    | 766,0±72,85                                         |

При этом, образцы чётко разделились на две группы:

1. Крупносемянная группа с относительно высокими темпами роста (61 сутки от посева до цветения) развития и образуют к концу вегетационного цикла сравнительно небольшие растения. К данной группе относятся первые три образца, семена которых были получены из стран Ближнего Востока. Средние значения сухой массы растения этих образцов составляют, соответственно: 352,1±19,59, 392,9±17,77 и 315,7± 15,35 мг.

2. Мелкосемянная группа с низкими темпами роста и развития и образуют, хотя и со значительным опозданием, сравнительно крупные особи и сухая масса составляет, соответственно, 717,8±45,76 и 734,7±40,88 мг. Сюда относятся образцы, семена которых были получены с Кавказа. Растения данной группы также успевают, хоть и поздно, пройти весь вегетационный цикл, оставляя вполне жизнеспособный семенной материал.

В результате суммарной статистики выяснилось, что линейные взаимосвязанные ростовые признаки –  $L$  – длина растения,  $L_1$  – длина генеративного побега,  $L_2$  – длина стебля, колеблются сравнительно широких пределах и размах составляет: 607, 520, 4 мм при отношении максимума к минимуму 4,9, 5,4 и 12,9, соответственно (табл. 2). Эти же показатели у объединённой выборки ( $n=447$ ) для толщины стебля составляют 2,4 мм и 58,0. Средние величины этих размерных признаков кавказских образцов значительно превышают, чем таковые у растений, семена которых были получены с Ближнего Востока. При сравнительном анализе средние значения у всех четырёх ростовых признаков в преобладающем большинстве случаев (8 из 10 сравнений) существенно различаются по  $t$  – критерию Стьюдента. Однако различия средних величин этих признаков растений, полученных от крупных и мелких семян, не существенны, и носят случайный характер. Как и следовало бы ожидать, между ними отмечены существенные значения корреляционной связи.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа с взаимодействием показали, что на изменчивость ростовых признаков существенно, на самом высоком уровне достоверности, влияют образцы (табл. 3). При этом отмечены большие значения компоненты дисперсии и сила влияния данного фактора (В) на вариабельность этих признаков достигает более 52,2%. Размеры семян (фактор А) значимого влияния на изменчивость этих линейных признаков не оказывают. Влияние взаимодействие факторов (АВ) на вариабельность этих признаков также существенно, но на уровне 0,01.

Числовые признаки, наряду с размерными, связаны в конечном итоге с понятием продуктивности, являются атрибутами урожая и мерилами успеха селекционных и агрономических работ, а также «предметом количественной морфогенетики как упорядоченной построению и развитию системы (Магомедмирзаев, 1990).

Таблица 2

Средние значения размерных и числовых признаков *N. sativa* в условиях Внутреннегорного Дагестана

| Происхождение образца | Размеры семян<br>n | Признаки                |       |                         |       |                         |       |                         |       |                         |       |                         |       |
|-----------------------|--------------------|-------------------------|-------|-------------------------|-------|-------------------------|-------|-------------------------|-------|-------------------------|-------|-------------------------|-------|
|                       |                    | Размерные, мм           |       |                         |       |                         |       | Числовые, шт.           |       |                         |       |                         |       |
|                       |                    | L                       |       | L <sub>2</sub>          |       | D                       |       | L <sub>1</sub>          |       | K <sub>1</sub>          |       | K <sub>2</sub>          |       |
|                       |                    | $\bar{X} \pm S \bar{x}$ | Cv, % | $\bar{X} \pm S \bar{x}$ | Cv, % | $\bar{X} \pm S \bar{x}$ | Cv, % | $\bar{X} \pm S \bar{x}$ | Cv, % | $\bar{X} \pm S \bar{x}$ | Cv, % | $\bar{X} \pm S \bar{x}$ | Cv, % |
| Меллина<br>1          | Крупные            | 312,1±8,02              | 14,1  | 156,5±4,07              | 14,2  | 1,0±0,03                | 16,8  | 223,0±5,24              | 12,9  | 9,6±0,27                | 15,5  | 4,1±0,11                | 14,3  |
|                       | Средние            | 328,2±11,47             | 19,1  | 158,7±5,26              | 18,1  | 1,1±0,05                | 22,9  | 246,0±12,05             | 26,8  | 8,8±0,31                | 19,6  | 4,6±0,12                | 14,9  |
|                       | Мелкие             | 336,1±10,60             | 17,3  | 160,5±4,25              | 14,5  | 1,1±0,04                | 21,2  | 251,4±8,74              | 19,0  | 8,0±0,25                | 16,8  | 4,7±0,13                | 14,6  |
|                       | Σ                  | 325,5±5,88              | 17,1  | 158,6±2,61              | 15,6  | 1,1±0,02                | 20,8  | 240,1±5,36              | 21,2  | 8,8±0,17                | 18,6  | 4,5±0,07                | 15,8  |
| Дамаск<br>2           | Крупные            | 310,6±6,23              | 10,4  | 112,7±6,10              | 28,1  | 1,2±0,03                | 14,8  | 208,7±3,35              | 8,3   | 8,8±0,22                | 12,8  | 4,3±0,12                | 14,3  |
|                       | Средние            | 293,8±10,63             | 19,8  | 129,4±4,07              | 17,2  | 1,1±0,05                | 26,0  | 204,5±6,71              | 18,0  | 8,4±0,26                | 17,0  | 4,6±0,09                | 11,0  |
|                       | Мелкие             | 298,8±9,08              | 16,6  | 104,1±5,00              | 26,3  | 1,3±0,05                | 23,7  | 206,7±4,07              | 10,8  | 8,5±0,29                | 18,4  | 4,5±0,11                | 14,0  |
|                       | Σ                  | 300,7±5,19              | 16,1  | 115,5±3,11              | 25,1  | 1,2±0,03                | 22,7  | 206,6±2,87              | 13,0  | 8,6±0,15                | 16,2  | 4,5±0,06                | 13,1  |
| Джида<br>3            | Крупные            | 288,5±6,70              | 12,9  | 125,7±4,89              | 21,7  | 1,0±0,03                | 18,9  | 196,6±5,26              | 14,9  | 7,8±0,19                | 13,6  | 4,1±0,11                | 15,5  |
|                       | Средние            | 301,5±7,79              | 14,1  | 126,5±3,41              | 14,8  | 1,1±0,04                | 19,8  | 204,2±5,34              | 14,3  | 7,6±0,22                | 15,6  | 4,3±0,13                | 16,3  |
|                       | Мелкие             | 278,9±7,22              | 14,2  | 118,4±3,35              | 15,5  | 1,0±0,04                | 21,6  | 196,6±5,26              | 14,7  | 6,7±0,21                | 17,4  | 4,4±0,12                | 15,3  |
|                       | Σ                  | 289,6±4,25              | 14,0  | 123,6±2,30              | 17,8  | 1,0±0,02                | 20,9  | 199,1±3,04              | 14,6  | 7,4±0,13                | 16,5  | 4,3±0,07                | 15,9  |
| Макачкала<br>4        | Крупные            | 566,6±20,75             | 20,1  | 337,8±13,54             | 22,0  | 1,8±0,07                | 21,7  | 440,4±18,60             | 23,1  | 19,4±0,55               | 15,6  | 5,6±0,15                | 14,5  |
|                       | Средние            | 505,2±14,08             | 15,0  | 312,0±11,00             | 19,0  | 1,6±0,05                | 16,9  | 405,0±15,63             | 20,8  | 18,6±0,30               | 8,6   | 5,4±0,13                | 12,6  |
|                       | Мелкие             | 512,7±14,58             | 15,6  | 334,4±9,60              | 15,7  | 1,6±0,06                | 18,8  | 411,0±13,72             | 18,3  | 19,3±0,44               | 12,5  | 5,6±0,17                | 16,8  |
|                       | Σ                  | 528,4±10,03             | 17,9  | 328,2±6,68              | 19,2  | 1,7±0,04                | 20,0  | 418,9±9,35              | 21,1  | 19,1±0,26               | 12,7  | 5,5±0,09                | 14,7  |
| Баку<br>5             | Крупные            | 527,8±14,37             | 14,9  | 334,4±7,66              | 12,6  | 1,7±0,05                | 16,6  | 422,0±11,20             | 14,5  | 19,0±0,37               | 10,7  | 5,3±0,10                | 10,3  |
|                       | Средние            | 551,8±18,92             | 18,8  | 331,7±11,01             | 18,2  | 1,8±0,09                | 26,4  | 431,3±14,60             | 18,5  | 18,6±0,53               | 15,7  | 5,3±0,11                | 11,1  |
|                       | Мелкие             | 516,2±15,97             | 16,9  | 301,1±9,79              | 17,8  | 1,6±0,06                | 21,5  | 400,2±14,09             | 19,3  | 17,8±0,55               | 16,9  | 5,4±0,13                | 13,4  |
|                       | Σ                  | 531,9±9,56              | 17,1  | 322,4±5,70              | 16,8  | 1,7±0,04                | 22,0  | 417,9±7,76              | 17,6  | 18,5±0,28               | 14,6  | 5,3±0,07                | 11,6  |
| Σ<br>6                | Крупные            | 402,2±11,41             | 34,5  | 214,9±9,06              | 51,3  | 1,3±0,04                | 32,4  | 299,3±10,15             | 41,2  | 12,9±0,45               | 42,7  | 4,7±0,08                | 19,6  |
|                       | Средние            | 395,4±10,71             | 33,1  | 211,0±8,20              | 47,4  | 1,3±0,03                | 31,8  | 297,5±9,63              | 39,5  | 12,4±0,44               | 43,7  | 4,8±0,06                | 15,7  |
|                       | Мелкие             | 388,6±10,05             | 31,7  | 203,7±8,41              | 50,5  | 1,3±0,03                | 30,1  | 293,2±8,87              | 37,0  | 12,1±0,47               | 47,3  | 4,9±0,07                | 17,7  |
|                       | ΣΣ                 | 395,3±6,19              | 33,1  | 209,8±4,94              | 49,7  | 1,3±0,02                | 31,4  | 296,6±5,51              | 39,3  | 12,5±0,26               | 44,5  | 4,8±0,04                | 17,8  |

Примечание: Признаки : L – длина растений, L1 – длина генеративного побега, L2 – длина стебля, K1 – число листочков и L3 – число семян на растении

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по морфологическим признакам *N. sativa*.

| Признаки       | Факторы изменчивости |         |                    |           |            |                    |           |          |                    |
|----------------|----------------------|---------|--------------------|-----------|------------|--------------------|-----------|----------|--------------------|
|                | A(2)                 |         |                    | B(4)      |            |                    | AB(8)     |          |                    |
|                | mS                   | F       | h <sup>2</sup> , % | mS        | F          | h <sup>2</sup> , % | mS        | F        | h <sup>2</sup> , % |
| L              | —                    | —       | —                  | 1369071,0 | 290,125*** | 71,7               | 11957,358 | 2,534*   | 1,3                |
| L <sub>2</sub> | —                    | —       | —                  | 1018012,7 | 597,240*** | 83,9               | 4405,7767 | 2,585**  | 0,7                |
| D              | —                    | —       | —                  | 10,123660 | 124,804*** | 52,2               | 0,2325357 | 2,867**  | 2,4                |
| L <sub>1</sub> | —                    | —       | —                  | 112698,2  | 328,071*** | 74,5               | —         | —        | —                  |
| K <sub>1</sub> | 25,1679              | 6,742** | 0,4                | 3004,1432 | 804,738*** | 87,5               | —         | —        | —                  |
| K <sub>2</sub> | 2,162163             | 4,754** | 1,3                | 29,619557 | 65,129***  | 36,3               | —         | —        | —                  |
| K <sub>3</sub> | —                    | —       | —                  | 55955,737 | 25,562***  | 17,6               | 11998,022 | 5,481*** | 7,6                |

Примечание. Факторы: А – размеры семян; В – образцы; АВ – взаимодействие. mS – дисперсия; F – критерий Фишера; h<sup>2</sup> – сила влияния фактора, %. В скобках указано число степеней свободы. Прочерк означает отсутствие существенного влияния фактора. \* – P < 0,05; \*\* – P < 0,01; \*\*\* – P < 0,001.

Размах числа междоузлий (K<sub>1</sub>) у объединённой выборки (n = 447) равен 22 при отношении максимума к минимуму 6,5. Эти же показатели у признаков генеративной сферы – числа листовок (K<sub>2</sub>) и числа семян на растение (K<sub>3</sub>) составляют 5 и 488, и 2,7 и 123, соответственно. Средние значения числовых признаков интродуцентов, за исключением нескольких вариантов, существенно различаются по t-критерию Стьюдента.

На изменчивость учтённых числовых признаков существенно влияют образцы (см. табл. 3).

Максимальное значение силы влияния (h<sup>2</sup> = 87,5%) наблюдается у числа междоузлий. Компонента дисперсии у других количественных признаков генеративной сферы имеет значительно низкие показатели. Однако на изменчивость числа междоузлий и числа листовок существенно, на уровне 0,01, влияют размеры семян, при отсутствии таковой фактора взаимодействия (AB). Влияние последнего фактора на изменчивость числа семян на растение существенное, при отсутствии таковой фактора А.

Таким образом, в условиях Внутреннегорного Дагестана впервые была испытана чернушка посевная – *Nigella sativa* L., которая имеет Средиземноморское происхождение. Все испытанные образцы этой культуры успешно прошли интродукцию и дали в достаточном количестве жизнеспособный семенной материал. После завершения вегетационного цикла проводили сравнительный анализ структуры изменчивости семи размерных и числовых признаков этого вида. По размерам семян условно выделены две формы, которые различаются по темпам роста и сухой биомассе растения. Дана оценка роли влияния двух факторов (образцы и размеры семян) с взаимодействием на изменчивость ростовых и числовых признаков вегетативной и генеративной сферы.

#### Литература

- Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов: РГУ. Т. 1. 1978. С. 11.  
 Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М.: Советская наука. 1949. С. 43.  
 Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчётов, М., 1983. 256 с.  
 Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.  
 Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. М., 1990. 232 с.  
 Флора СССР. М.-Л., 1937. Т. VII. С. 62–73.

### ИНТРОДУКЦИЯ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ УЧАСТКЕ В ВОЛХОВСКОМ РАЙОНЕ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Цейтин Н.Г.<sup>1</sup>, Васильев Н.П.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербург

<sup>2</sup>Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Воздействие человека на растительный покров приводит к исчезновению из популяций видов, общему обеднению флоры, уменьшению генетического разнообразия, упрощению структуры, унификации, снижению продуктивности и стабильности растительного покрова. В 1975 году на пленарном заседании Международной ассоциации ботанических садов было рекомендовано интродуцировать и осваивать в культуре редкие и исчезающие растения местных флор. Интродукция этих видов создает дополнительные возможности для сохранения генофонда растений Ленинградской области. Природа Ленинградской области довольно богата и

разнообразна, обладает ценными дикорастущими видами сосудистых растений, среди которых заслуживают более 200. Интродукция, как метод сохранения биоразнообразия, напрямую связана с экспериментальными исследованиями редких растений в условиях культуры.

Работа по созданию коллекции редких и исчезающих растений предпринята в Волховском районе, ведется совместно с Ботаническим садом с 1985 года. В коллекции в настоящее время выращивается 28 редких и исчезающих видов флоры Ленинградской области и 14 европейской части России.

Орхидеи представлены одиннадцатью видами. Многие виды орхидей легко переносят пересадку с комом земли, но в условиях культуры ведут себя по-разному. Неоднократные попытки переноса в культуру пальчатокоренника балтийского (*Dactylorhiza baltica*) показали, что продолжительность его жизни не превышает пяти лет и лишь один образец, взятый с низины северного побережья Ладожского озера, цветет и плодоносит в течение 9 лет. Интродуцированные растения *D. baltica* обильно цветут и дают самосев в радиусе до 10 метров.

Орхидеи *Listera ovata* в течение 9 лет ежегодно цветут и дают самосев. Первые, после переноса в культуру, самосевные растения зацвели на пятый год. *Cypripedium calceolus* наблюдается в культуре с 1986 года. Через 19 лет после пересадки растения перестали цвести. Время цветения башмачка обыкновенного сильно варьировало в разные годы в зависимости от температуры воздуха. Раннее цветение начиналось 8 мая, позднее отмечено 23 мая. Продолжительность цветения колебалась от 7 до 22 дней.

Эксперименты с папоротниками начались в 1999 г. Было высажено несколько экземпляров *Dryopteris cristata* в различных частях участка: на достаточно сухих и солнечных местах, на низких полутенистых и тенистых, на суглинках, в верховом торфе и на тяжелых глинистых почвах. Многолетние наблюдения показали, что наилучшие результаты получаются при выращивании в полутени в тяжелых глинистых почвах с еженедельным поливом. Связано это, вероятно, с максимальной влагоемкостью этих почв. Однако, даже при посадке в суглинок на солнечном месте и при отсутствии полива, выпадения растений не наблюдалось даже в исключительно засушливые периоды.

В Волховском районе имеется крупная популяция *Diplasium sibiricum*. На экспериментальном участке этот вид произрастает 8 лет. Несмотря на то, что место посадки растений защищено от северных и восточных ветров, они часто страдают от майских заморозков и растут значительно медленнее, чем их лесные собратья.

С 2000 г. ведутся опыты по перенесению на участок *Woodsia ilvensis*. Растения, посаженные в различные условия, выжили все, однако выглядят они по-разному. Одно из растений было высажено на южный склон альпинария в достаточно плодородную торфяную смесь. В этих условиях, при постоянном поливе, растение достигало высоты 40 см, было достаточно рыхлое, и мало похоже на собратьев в природе. Другое растение было посажено на верховой торф на западном склоне альпийской горки с очень редким поливом. Высота растения при этом не превышала 5 см и листья его часто отмирали, однако новые отрастают после очередного дождя или полива. Группа растений была посажена в небольшой полутени на вершины пирамидок, сложенных из гранитных булыжников между которых насыпан торфяной грунт. В этих условиях и при достаточно частом поливе растения полностью соответствуют произрастающим в природе, как по форме, так и по высоте (около 10 см).

Следует отметить, что автором успешно предпринято перенесение в культуру и других папоротников местной флоры – *Dryopteris filix-mas*, *D. carthusiana*, *D. expansa*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Matteuccia struthiopteris*, *Polypodium vulgare*, *Thelypteris phegopteris*, *T. palustris*, *Gystopteris fragilis*, *Athirium filix-femina*.

Папоротники *Polystichum braunii* и *Asplenium trichomanes* исключительно редки во флоре Ленинградской области, но достаточно обычны в предгорьях Черноморского побережья Кавказа. Перенесенные отсюда на опытный участок, они чувствуют себя вполне удовлетворительно.

Достаточно интересными оказались опыты по интродукции растений из семейства *Ophioglossaceae*. Группа из 6 растений *Ophioglossum vulgatum* (первоначально 2 спороносных растения) была взята с большим комом земли из окрестностей жел.-дор. станции Жихарево Волховского района Ленинградской области в 2002 г. Посажена была группа на участке в полутени в сырую глинистую почву. За период наблюдений (2002–2007 гг.) растения значительно увеличились в размере (с 4–6 см до 10–12 см) и в 2007 г. было уже 4 спороносных растения. Вероятно, перенос растений этого вида с комом земли в культуру не представляет особой сложности. Гораздо больше проблем представляет интродукция другого растения из этого семейства – *Botrychium virginianum*. Пересаженный в 1994 г. с небольшим количеством грунта из окрестностей садоводства спороносный экземпляр высотой 24 см прожил только 5 лет. Причем растение явно угасало – размер постоянно уменьшался: – в 1997 г. высота была уже 14 см, со следующего года спороношение прекратилось, а в 1999 г. и далее наземная часть растения уже не появлялась из земли. Следующая попытка была проведена в 2001 г. Из той же колонии в окрестностях садоводства был перенесен спороносный экземпляр высотой 22 см с комом земли размером примерно 25×25×25 см и посажен в приствольный круг плодового дерева в суглинок. Растение окружают достаточно высокие декоративные многолетники, поэтому Гроздовник растет в тени, закрыт от северных и восточных ветров. За

прошедший период он, как минимум, не ухудшил своего состояния – высота в период спороношения 20–25 см и размер ассимилирующей части листа понемногу увеличивается.

С 1999 г. проводились опыты по пересадке представителей сем. *Gentianaceae*. Пересадка *Gentiana cruciata* не представляет сложностей – с комом земли или без него и, даже с достаточно поврежденным корневищем, растения прекрасно приживаются на новом месте. Посаженные на достаточно высоком, сухом и солнечном месте растения цветут и плодоносят. Будучи посажены на сыром и затененном месте растения не выпадают, однако явно угнетены и не цветут. *Gentiana pneumonanthe* ведет себя приблизительно также, но более теневынослива. Посаженная в полутени она мельчает, стебли ее полегают, однако, даже в таких условиях она регулярно цветет. Интересно, что *Gentiana pneumonanthe*, собранная в Ленинградской области (Волховский, Кировский и Тосненский р-ны), значительно уступает в размере собранной в октябре 2000 г. на берегу р. Хопер Кумылженского р-на Волгоградской области, и цветут эти экземпляры в другое время. Если первые достигают размера 40–60 см и цветут с конца июля до конца августа, экземпляр из Волгоградской области достигает в высоту 80–120 см (значительно крупнее, чем на родине) и цветет сначала сентября до начала (середины) октября.

В июле 2007 г. были пересажены с большим комом 3 экземпляра *Swertia perennis*. Они были посажены в сырое глинистое солнечное место и еженедельно обильно поливались. Все три растения благополучно прижились, отцвели и дали семена.

Интродукция некоторых кавказских горных растений в Ленинградскую область показала, что многие из них устойчивы в данных климатических условиях. С применением укрытия опавшими листьями клубней *Cyclamen coum*, заглубленными на две трети, растения выдерживают понижение температуры до – 40°C и цветут. *Helleborus caucasicus* и *H. abchasicus* предпочитают увлажненные почвы, легко переносят зиму и весенние заморозки, которые не оказывают отрицательного влияния на их цветение. Успешно переносят пересадки, даже в фазе цветения, растения *Erythronium caucasicum*. Этот вид отлично развивается в дренированных почвах.

Весьма интересной оказалась начатая с 2000 года интродукция *Iris pumila* из популяций Волгоградской области. Растения карликового ириса с синей, желтой и белой окраской цветков высажены куртинами по 5–20 растений на дренированных сухих участках, pH почвы 5–6,5. На основании многолетних наблюдений можно достаточно достоверно утверждать, что наиболее устойчивы в культуре желтоцветковые формы. Они регулярно цветут и завязывают семена. Так же можно сделать вывод, что растения лучше развиваются на открытых южных склонах альпинариев.

В заключение хотелось бы сказать следующее – значительную часть редких и исчезающих растений можно достаточно легко пересаживать из дикой природы, сохранять их, размножать даже на садовых участках, и уж тем более в Ботанических садах или на опытных участках ботанических учреждений. Таким образом можно устойчиво сохранить генофонд многих стремительно исчезающих или уже практически исчезнувших растений.

#### Литература

- Иллюстрированный определитель растений / Под ред. А.Л. Буданцева и Г.П. Яковлева. Москва, 2007. 799 с.  
Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения. СПб., 2000. 671 с.  
Приказ МПР России от 25 октября 2005 № 289 «Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 01 июня 2005 г.)».

## ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ

Чепик Ф.А.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия им. С.М. Кирова

Этапы или фазы онтогенеза (эмбриональный, ювенильный, виргинильный, генеративный, старения и отмирания) присущи всем семенным растениям вне зависимости от жизненной формы и продолжительности их жизни. Вместе с тем, продолжительность отдельных этапов онтогенеза, их морфологическая выраженность, биологическая обусловленность и значимость у травянистых и древесных растений различаются существенно. Все древесные растения являются многолетними и имеют продолжительный (от нескольких лет до многих десятилетий) предгенеративный период жизни, включающий эмбриональный, ювенильный и виргинильный этапы онтогенеза. В течение этого времени происходит интенсивное наращивание вегетативной массы надземных и подземных органов, формируется присущая каждому индивидууму форма кроны, проявляются наследственные

потенции быстроты вегетативного роста и возраста перехода в репродуктивную фазу. Все эти вопросы более ста лет интересуют как биологов теоретиков (Goebel, 1928; Кренке, 1940; Синнот, 1963; Леопольд, 1968; Куперман, 1984; Гилберт, 1993–1995; Батыгина, 1994–2000), так и лесоводов (Сергеев, 1961; Кравченко, 1972; Воропанов, 1973; Чепик, 1974, 1977, 1982; Минина, 1979; Скупченко, 1985; Воробьев, 1989 и др.).

Продолжительность этапов онтогенеза древесных растений индивидуальна как для видов, так и для отдельных особей. Это хорошо иллюстрируется растянутостью созревания семян (формирования зародышей) в пределах кроны, одного соцветия и даже одного плода и стробила, различной продолжительностью всхожести семян, различной продолжительностью формирования листьев ювенильной формации. Степень изученности разных этапов онтогенеза различна и обусловлена объективными причинами, в том числе и техническими возможностями выполнения исследований. В первую очередь это относится к динамике формирования зародышей и их вариабельности: процесса скрытого, трудно фиксируемого во времени и, соответственно, менее изученного.

Ювенильный этап в этом отношении более доступен для изучения: морфологические особенности строения надземных органов и динамика их проявления легко фиксируются визуально. Аналогичное положение и с виргинильным этапом – динамические процессы проявления морфологических особенностей также легко фиксируются визуально. Однако, с увеличением возраста, увеличивается высота растений, а соответственно – усложняется доступность к отдельным точкам роста, побегам и элементам кроны. Размерность (в первую очередь, высота) древесных растений создает определенные сложности и при изучении динамических процессов в кроне и на последующих этапах онтогенеза (генеративном, старения и отмирания).

Ювенильный этап онтогенеза заинтересовал исследователей большим разнообразием переходных форм листьев (одиночные – у сосен, игольчатые – у кипариса, сложные – у акации, простые – у ясеня и караганы и т. д.), названным гетеробластным типом развития. Дискуссия о соответствии ювенильных форм листьев строению таковых у отдаленных предков продолжается до сих пор.

Изучая особенности морфогенеза побегов у хвойных (сосна обыкновенная, сосна сибирская) и лиственных (ясень обыкновенный, карагана древовидная, дуб красный, конский каштан обыкновенный и др.) древесных растений, нами было обращено внимание на индивидуальные особенности особей в продолжительности определенных этапов морфогенеза и возрастных характеристик наступления таких этапов. Иными словами, была сделана попытка использовать особенности морфогенеза побегов древесных растений в целях ранней диагностики биологических потенций особей.

Вторым вопросом, заинтересовавшим наше внимание, был тип роста побегов древесных растений умеренных широт и его нарушение на ранних этапах онтогенеза.

Сделаем краткий обзор полученных результатов. Эксперименты с выращиванием сосны обыкновенной (начаты в 1973 году) на выровненном агрофоне из семян с фиксированным происхождением и полной морфологической характеристикой, показали большую индивидуальную вариабельность по продолжительности ювенильного периода: от двух – четырех месяцев до двух вегетационных периодов. По продолжительности прохождения ювенильного этапа было выделено три группы сеянцев: с коротким (2–3 месяца), средним (3–5 месяцев) и длинным (1,5–2 вегетационных сезона) периодами.

Выращенные в дальнейшем на экспериментальном участке деревья сосны обыкновенной проявили высокую вариабельность возраста перехода в репродуктивную фазу: от 7 до 30 лет. Большая из них часть (82% деревьев), начавших образовывать стробилы в 7–11 лет, имели короткий или средний по продолжительности ювенильный период (первая – вторая группы по предложенной классификации). В дальнейшем, это было подтверждено на испытательном полигоне, заложенном на территории Петрозаводского мехлесхоза Карелии, где выращивается потомство нескольких десятков плюсовых деревьев сосны обыкновенной.

В то же время, особи с длинным ювенильным периодом (за исключением явно ослабленных), оказались более быстро растущими: их высота на 5–15% больше других.

Морфологические особенности ювенильного этапа сосны сибирской отличаются отсутствием охвоенной эпикотильной части стебля: у подавляющего числа всходов и сеянцев выше семядолей формируются почки. Это может быть: только терминальная; терминальная и боковые или только боковые почки. Сформированные надсемядольные почки могут начать рост в тот же год путем растяжения ее нижней части с появлением одиночной укороченной хвои (больше похожей на зеленые треугольные чешуи) или немногочисленных охвоенных брахибластов. Число почек у однолетних сеянцев, наличие или отсутствие терминальной почки, сравнительные размеры последней, определяют характер роста деревьев сосны кедровой сибирской. Вероятно, и возраст перехода в репродуктивную фазу будет меньшим у особей, имевших в первый год жизни хорошо сформированную терминальную почку.

Более ранний переход к генеративному этапу установлен у особей ясеня обыкновенного и караганы древовидной, имевших меньшее число переходных листьев на ювенильном этапе роста и развития.



Тип роста побегов (непрерывный или циклический) также имеет как видовую, так и индивидуальную специфику. Данные, полученные в ходе изучения особенностей ювенильного и виргинильного этапов онтогенеза у сосны обыкновенной, дуба красного и конского каштана обыкновенного, являются наглядным подтверждением сделанного утверждения.

Так, у сосны обыкновенной всходы и сеянцы различаются (кроме описанных ранее) характером функционирования конуса нарастания: от непрерывного (с разной степенью интенсивности) образования одиночных фотосинтезирующих листьев, до перехода на ранних этапах к образованию катафиллов, окружающих внутреннюю часть формирующейся почки. Аналогичное явление имеет место у дуба красного и конского каштана обыкновенного. При выращивании всходов и сеянцев этих видов на выровненном агрофоне (в открытом или закрытом грунте) часть особей (до 10–15%) дают один прирост побега в течение первого года жизни. Большая часть сеянцев (70–80%) образует два прироста. И остальные 10–15% образуют три прироста. Характер образования второго и третьего прироста различный: у одних особей конус нарастания после относительного покоя интенсифицирует образовательные процессы и продуцирует второй прирост стебля с листьями; у других – на вершине первого стеблевого прироста формируется почка, способная давать побег в год своего формирования. В данном случае первая группа особей сохраняет непрерывный тип роста (с промежуточным снижением активности апекса), а вторая – имеет четко выраженный циклический тип роста, характеризующийся формированием покоящейся почки, способной более успешно переносить погодные условия осенне-зимне-весеннего периода. В этом проявляется эволюционная приспособительная реакция древесных растений к климату умеренных и высоких широт: непрерывный рост – непрерывный рост с периодами снижения апикальной активности – циклический рост с образованием второго (летнего) прироста из сформированной почки – циклический рост с одним годичным приростом побегов. Как показали проведенные в дальнейшем наблюдения, более устойчивыми к зимним неблагоприятным условиям оказались особи с циклическим типом роста побегов, дающих один годичный прирост. У других групп растений повреждение побегов (или почек) происходит постоянно с разной степенью проявления. С увеличением возраста циклический тип роста побегов превалирует, с одновременным уменьшением особей, дающих вторичные (летние) приросты.

Приведенные данные показывают разную устойчивость древесных растений к неблагоприятным зимним условиям. В значительной мере это обусловлено типом роста побегов. Последний имеет как видовую, так и индивидуальную обусловленность.

### Заключение

Древесные растения имеют разную продолжительность этапов онтогенеза, обусловленную как видами, так и индивидуальными особенностями. Индивидуальные особенности продолжительности ювенильного этапа можно использовать в целях ранней диагностики типов роста и развития особей.

Эволюция типов роста побегов (от непрерывного к циклическому) может проявляться на индивидуальном уровне и характеризовать уровень адаптации отдельных особей к условиям среды. Морфологические особенности ювенильного этапа могут служить основой направленного отбора более устойчивых к зимним условиям особей. Особенно это важно при интродукции древесных растений.

### Литература

- Батыгина Т.Б. и др. Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. В 3-х т. СПб., 1994–2000. Т. 1. 508 с.; Т. 2. 823 с.; Т. 3. 639 с.
- Воробьев В.Н. и др. Рост и пол кедра сибирского. Новосибирск, 1989. 166 с.
- Воропанов П.В. Жизненный потенциал деревьев (насаждений). Брянск, 1973. 95 с.
- Гильберт С.Ф. Биология развития. В 3-х т. М., 1993–1995. Т. 1. 228 с.; Т. 2. 235 с.; Т. 3. 352 с.
- Кравченко Г.Л. Закономерности роста сосны. М., 1972. 168 с.
- Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений. М., 1940.
- Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. Морфофизиологический анализ этапов онтогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений. М., 1984. 240 с.
- Леопольд А. Рост и развитие растений. М., 1968. 494 с.
- Минина Е.Г., Ларионова Н.А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М., 1979. 215 с.
- Сергеев Л.И. и др. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, 1961. 221 с.
- Синют Э. Морфогенез растений. М., 1963. 663 с.
- Скупченко В.Б. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л., 1985. 80 с.
- Ченик Ф.А. Особенности формирования и строения замещающих побегов одно-двулетних сеянцев у *Pinus sylvestris* L. // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 3. С. 426–433.
- Ченик Ф.А. Морфогенез всходов и одно-двулетних сеянцев *Pinus sylvestris* L. // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 1. С. 70–75.
- Ченик Ф.А. Биология развития и типы морфогенеза побегов древесных растений. Л., 1982. 71 с.
- Goebel K. Organographie der Pflanzen, 3d ed. G. Fischer, 1928. 642 с.

ОНТОГЕНЕЗ И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ *SILENE DICHOTOMA* EHRLH. (*CARYOPHYLLACEAE*)

Чубатова Н.В.

Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Смолевка вильчатая (*Silene dichotoma* Ehrh.), встречается повсеместно в Европейской части России и Западной Сибири. За пределами России распространена в Скандинавии, Средней Европе, в Крыму и на Кавказе (Шишкин, 1936). Смолевка вильчатая – стержнекорневой одно-двулетний монокарпик с полурозеточным, развивающимся по озимому типу или дициклическим ортотропным побегом. Корневая система стержневая слабоветвящаяся, проникающая на глубину до 10 см. Главный корень достигает 25 см в длину.

По данным Э. Корсмо (1933), семена смолевки вильчатой отличаются высокой всхожестью и легко прорастают. Всхожесть свежесобранных семян достигает 99%, прошлогодних сухих семян – через 7 дней – 66%, через 30 дней – 92%. Перезимовавшие в почве семена имели низкую всхожесть до 19%, тем не менее, растения, выросшие из этих семян, вступили в фазу цветения, но плодов не дали. При посеве весной 64% семян дали всходы и достигли плодоношения.

Подмосковье диких популяций смолевки вильчатой не найдено. Семена попадают в почву вместе с семенами клевера при летнем (июнь–начало августа) или весеннем (конец апреля–май) посеве. Семена мелкие, почковидные, сжатые, мелкобугорчатые, включают хорошо дифференцированный на семядоли и осевую часть зародыш, свернутый вокруг перисперма.

Наблюдения за развитием сеянцев проводились в Одинцовском районе Московской области на клеверном поле и опытных грядках. Проверено несколько вариантов высева семян. В первом случае семена высевались на грядку сразу же после их сбора в середине августа, во втором – в конце мая. Результаты наших экспериментов по проращиванию семян смолевки вильчатой, в общем, подтвердили данные Э. Корсмо (1933).

Семена, посеянные сразу же после диссеминации в почву, начинают прорастать уже через 3 дня, всхожесть достигает 90%. Прорастание надземное гипокотиллярное. Через неделю разворачиваются семядоли, и проростки переходят в фазу всхода.

Всход смолевки вильчатой имеет 2 семядоли с продолговатыми (овальными), 7–15 мм длиной 2,5–5 мм шириной, опушенными, светло-зелеными, острыми на верхушке пластинками, книзу постепенно сужающимися в короткий черешок, длинный (5–18 мм) гипокотиль и главный корень, углубляющийся в почву на 15–35 мм.

С развитием первого листа растение переходит в ювенильное возрастное состояние, в котором пребывает в течение двух недель. За это время формируются два короткочерешковых листа с продолговатой (7–12 мм длиной, 5–6 мм шириной), острой на верхушке пластинкой.

В нашем эксперименте у сеянцев, перешедших в имматурное возрастное состояние, с 24.8 до 15.9 сформировались розеточные побеги с 6–7 парами листьев. Пластохрон составляет три дня. С переходом в имматурное возрастное состояние интенсивность роста листьев резко возрастает (за следующие две недели длина первых листьев увеличивается в шесть раз и достигает своей максимальной величины 43–46 мм при ширине 10–15 мм). Следующие листья разрастаются до 75–90 мм, главным образом за счет черешковидного основания. Листья сверху и по краю покрыты рассеянными мягкими, тонкими, довольно длинными волосками. До конца вегетационного сезона успевает сформироваться розеточный побег с терминальной и пазушными почками. У отдельных экземпляров пазушные почки трогаются в рост, формируя короткие побеги, но зимой они отмирают. В форме розетки побег перезимовывает, и весной, когда растение переходит в виргинильное возрастное состояние, из терминальной почки развивается удлиненная часть монокарпического побега, а из пазушных – моноциклические удлиненные генеративные побеги. В виргинильном возрастном состоянии растения пребывают до начала июня, когда начинают закладываться первые бутоны.

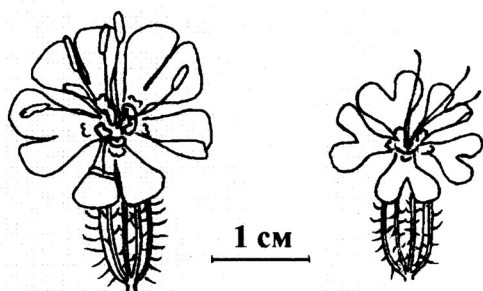
Попытка добиться цветения и плодоношения смолевки вильчатой в течение одного вегетационного сезона не привела к успеху. У растений, развившихся из семян, посеянных в конце мая, к началу июля сформировался розеточный побег с 4–6 парами листьев. Почка, терминальная и пазушные, в связи с сокращением продолжительности светового дня так и не перешли к формированию удлиненного побега, и растения до конца вегетационного сезона оставались в имматурной стадии. Даже растения, развившиеся из перезимовавших семян, не успевают пройти все стадии развития. Если они и переходят в генеративную фазу, семян не дают.

Период скрытой бутонизации длится около двух недель, заложение последующих бутонов происходит в ходе открытого роста и продолжается до конца июля.

Молодые генеративные растения имеют главный корень до 18 см длиной, ветвящийся до корней 3–4 порядка, полурозеточный с озимым циклом развития главный и несколько (1–7, редко больше) моноциклических побегов кущения (3–8 мм в диаметре) с супротивными листьями, заканчивающихся соцветием цимозного типа (дихазий из монохазиев или сложный монохазий). Генеративный побег вверх более или менее ветви-

стый, опушенный прижатыми или слабо оттопыренными курчавыми волосками. Стебель прямой, 30–100 см высотой, 0,8–1,0 см в толщину. Листья простые цельные, продолговатые (5–14 см длиной, 0,6–3,0 см шириной), светло-зеленые, сидячие, верхние листья ланцетные или линейные, более узкие. Прицветники ланцетовидно-линейные около 5 мм длиной, по краю или целиком пленчатые.

Смолевка вильчатая гинодиэичный вид (Пономарев, Демьянова, 1975), формирующий две половые формы: крупноцветковую обоеполюю и мелкоцветковую женскую с редуцированными тычинками (рис.). По нашим подсчетам, на клеверном поле (Московская обл.) преобладали женские экземпляры (60–65%). Обоеполые и женские цветки существенно различаются по размерам и форме (табл.1). Цветки многочисленные на коротких цветоножках, почти сидячие, женские поникающие, обоеполые – на прямых цветоножках. Околоцветник двойной; чашечка удлинненно-яйцевидная, с пятью острыми ланцетовидными зубцами до 3 мм длиной, с резко выступающими ребрами, покрытыми жестковатыми оттопыренными изогнутыми или почти прямыми волосками, наиболее длинными у обоеполых цветков. Лепестки белые, в 1,5 раза длиннее чашечки. Отгиб их на две трети рассечен на продолговатые доли, у обоеполых цветков сближенные, у женских – широко расходящиеся. В месте перехода отгиба в ноготок расположен короткий (до 0,5 мм высотой) двураздельный привенчик, лучше выраженный у обоеполых цветков и слабо заметный у пестичных.



Обоеполый и женский цветки *Silene dichotoma*

Основания лепестков срастаются с андрогинофором.

У обоеполых цветков андроцей из двух 5-членных кругов свободных тычинок. Тычинки наружного круга, более короткие, противостоят лепесткам (обдиплостемония), базальная часть тычиночных нитей и основания ноготков срастаются на протяжении 1 мм. Тычинки, чередующиеся с лепестками, более длинные, с раньше созревающей пылью. Пыльники продолговатые, тычиночные нити с нектарниками у основания. В пестичных цветках остаются рудименты тычинок, часто с короткими нитями и мелкими пустыми пыльниками.

Гинецей лизикарпный из 3 плодолистиков, с продолговатой завязью и 3 нитевидными стилодиями с воспринимающей пыльцу поверхностью на внутренней стороне. Разница в длине стилодиев у обоеполых и женских цветков незначительна, однако воспринимающая поверхность стилодиев у женских цветков развита лучше (заметно больше площадь, иногда вследствие расщепления рыльца, более плотно расположены сосочки, сосочки большей длины).

Таблица 1

Морфометрические показатели двух форм цветков *Silene dichotoma*

| Форма цветка | Длина чашечки | Длина волосков | Диаметр венчика | Длина ноготков | Длина стилодиев | Высота завязи |
|--------------|---------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|---------------|
| Обоеполые    | 13,6±0,6      | 1,7±0,2        | 21,3±2,0        | 13,0±0,8       | 20,5±1,2        | 3,3±0,5       |
| Женские      | 12,3±0,8      | 1,2±0,2        | 18,5±1,5        | 12,9±0,7       | 20,4±1,9        | 3,7±0,6       |

Как и у всех гинодиэичных видов, наряду с обоеполыми и женскими формами цветков встречаются цветки переходного типа, имеющие тычинки на разных стадиях редукции. Гинодиэция изредка сочетается с гиномоноэцией, когда на одном растении встречаются и обоеполые, и женские цветки. Однополые цветки появляются в конце цветения, как в пределах основного соцветия, так и паракладиев.

Цветки смолевки вильчатой распускаются с 18 до 22 час: раньше с 18 до 19.30 раскрываются цветки обоеполой формы, с 20.30 до 21.00 – женские. Раскрытие цветков сопровождается усилением аромата. Белые цветки хорошо видны даже в темноте. Они привлекают вечерних и ночных бабочек-опылителей винного бражника *Pergesa epenor* из сем. *Sphingidae* и совок из сем. *Noctuidae*. После опыления лопасти лепестков скручиваются, стилодии заворачиваются наружу. Плод – многосеменная лизикарпная коробочка с колончатой плацентацией, вскрывающаяся на вершуске 5 зубцами около 1 мм длиной.

Таблица 2

Морфометрические показатели генеративного побега *Silene dichotoma* (на клеверном поле, Московская обл.)

| Длина, см |                           | Общая высота растения, см | Листья    |           |            | Число паракладиев |
|-----------|---------------------------|---------------------------|-----------|-----------|------------|-------------------|
| Корня     | Длина побега 1-го порядка |                           | Число пар | Длина, см | Ширина, см |                   |
| 13,9±5,1  | 93±10                     | 112±13,8                  | 10±0,4    | 10±2,4    | 2±0,6      | 4,3±1,8           |

Средневозрастные генеративные растения (см. табл. 2) кроме основного соцветия имеют систему паракладиев, формирующихся в пазухах ниже расположенных листьев. Основное соцветие включает до 400 цветков. Мощность паракладиев уменьшается в базипетальном направлении. На крупных экземплярах формируется до 1000 цветков, но не все цветки дают плоды.

Самые нижние паракладии у гермафродитных особей иногда включают цветки с редуцированным в разной степени андроцеом.

Старые генеративные растения находятся в стадии плодоношения, на верхушках побегов сохраняются цветки, которые, скорее всего, не дадут плодов, отчасти из-за истощенности самого растения, отчасти из-за невозможности опыления (вследствие отсутствия жизнеспособной пыльцы или отсутствия опылителей).

Сенильный период, как и у большинства монокарпиков, отсутствует. Таким образом, было установлено, что в Московской области у смолевки вильчатой побег развивается по озимому или дициклическому типу, а растение соответственно существует как озимый однолетник или двулетник.

К началу августа (второго с момента посева года) большинство растений (более 55%) отплодоносили, 10% отмерли, а 35% оставались в розеточной стадии и сохранились до весны следующего (третьего с момента посева) года, когда продолжили развитие, и, сформировав соцветие и отплодоносив, отмерли.

Таким образом, смолевка вильчатая, хотя и считается одно-двулетником, отдельные ее экземпляры могут в течение двух лет пребывать в розеточной стадии и лишь на третий год зацвести.

Как выяснилось в ходе эксперимента, для *S. dichotoma* характерны не только гинодиэция, но и гиномоноэция. Появление женских цветков на гермафродитном экземпляре в конце вегетации, видимо, является следствием гормональной недостаточности.

У обоеполюх цветков возможно самоопыление. В нашем эксперименте обоеполюе экземпляры появились несколько позже женских, в результате первые цветки на женских экземплярах остались не опыленными, и плоды не завязались. В изолированных от посещения насекомыми женских цветках семена также не образовывались, что свидетельствует об отсутствии у этого вида апомиксиса.

Литература

- Корсмо Э. Сорные растения современного земледелия. М., 1933. 415 с.  
Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодиэции у растений // Бот. журн. 1975. Т. 60. Ч. 1. С. 3–15.  
Шишкин Б.К. Семейство *Caryophyllaceae* / Флора СССР. Т. 6. М.-Л. 1936. 386–900 с.

СОЗДАНИЕ ЭКСПОЗИЦИОННОГО УЧАСТКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ВЕРЕСКОВЫХ (*ERICACEAE*) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ 1–3 ЛЕТНИХ МАЛООБЪЕМНЫХ КОНТЕЙНЕРИЗИРОВАННЫХ САЖЕНЦЕВ

Шевчук С.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Вересковые (*Ericaceae*) достаточно крупное семейство. Оно представлено 140 родами, включающими около 3500 видов (Тахтаджян, 1987). Вересковые имеют очень интересную биологию развития, позволяющую существовать в самых бедных местах обитания. Это во многом связано с тем, что представители данного семейства являются высокомикотрофными растениями. Вересковые смогли приспособиться существовать в местах с достаточно сложным температурно-влажностным режимом почвы и воздуха. Помимо этого они обладают целым рядом свойств, подчеркивающих высокую декоративность многих представителей данного семейства. Можно отметить красоту цветущих рододендронов, разнообразие окраски их цветков. У калмий, вечнозеленых рододендронов очень красива листва, которая не опадает и в зимний период. Эрики способны значительно увеличить продолжительность периода цветения на участке. Некоторые сорта начинают цвести даже при наличии снежного покрова. Таким образом, представители данного семейства играют в коллекции не только научную, но в значительной степени эстетическую роль.

Повышенный интерес к культуре вересковых является серьезным основанием для создания отдельных экспозиций. Такие экспозиции уже существуют во многих ботанических садах. Они могут отличаться по площади, устройству и принципам оформления. Наиболее представительная, хотя и занимает не-

большую площадь экспозиция вересковых в ГБС в Москве. Также в Москве, на территории небольшого по площади ботанического сада МГУ, вересковые живописно расположились на искусственной горке. В этом случае в экспозиции упор сделан на декоративные сорта. Среди них особенно выделяются эрики.

По поводу создания экспозиции, существуют разные, часто противоположные мнения. Многие специалисты ратуют за создание действующей экспозиции крупномерными растениями. Современные виды посадочного материала, выращиваемого в контейнерах большого объема, позволяют это сделать за один вегетационный период. Однако, такой материал очень дорог и, кроме того, питомники обычно предлагают не дикие виды, а сорта, что для ботанического сада, как научного учреждения имеет меньшую значимость. Выращивание собственного крупномерного посадочного материала с открытой корневой системой на питомнике, является обычной практикой, хотя и занимает достаточно длительный срок. Так, по мнению Кондратовича Р.Я. (1981) возраст, в котором саженцы рододендронов годны для посадки на постоянное место, составляет около 8 лет. При этом сеянцы 2 года растут в условиях теплицы в рассадных ящиках, а еще 6 лет в грядках питомника открытого грунта. По мнению М.С. Александровой (1975), при использовании на определенной стадии получения посадочного материала выращивание в условиях контейнера, рододендроны годны к посадке на постоянное место в 6–8 лет. Понятно, что в этом случае подготовительные сроки создания экспозиционного участка существенно возрастают. Кроме того, после посадки крупномерного посадочного материала, с открытой корневой системой требуется порой значительный адаптационный период, в течение которого растение перестраивается структурно в соответствии с новыми условиями.

Чтобы в какой-то степени избежать указанных недостатков при создании экспозиционного участка, мы решили в качестве эксперимента для этих целей использовать небольшие по размеру 2–3-летние саженцы с закрытой корневой системой, выращенные в контейнерах с малым объемом ячейки. Повышение декоративности участка до цветения основной культуры было решено повысить за счет временной подсадки декоративных травянистых многолетников.

Такой участок на территории БИНа был найден. Расположен он южнее здания ботанического музея и имеет площадь ~ 0,03 га. Почвы представляют собой малоструктурную гумусированную супесь, нейтральные. Дренаж хорошо выражен, что приводит к быстрой потере влаги в верхних горизонтах. Таким образом, можно отметить, что для выращивания многих представителей семейства вересковых участок без предварительной подготовки не подходит. Особенно сложно выращивать рододендроны. Для увеличения влагоудерживающих свойств почв и увеличения кислотности до необходимых показателей рН перед посадкой вносился верховой проветренный фрезерованный торф, имеющий малую степень разложения. Вторым недостатком выбранного участка является его избыточная инсоляция, поэтому от солнца использовалась притенка на основе зеленой полиэтиленовой сетки. Зимой приствольные круги засыпались сухим дубовым листом для защиты корневой системы и части почек. Учитывая то, что многие представители семейства не переносят пересыхания и задержания почвы, за растениями после посадки производился постоянный, тщательный уход в виде полива и прополки. В экспозиции были высажены представители родов: *Rhododendron*, *Vaccinium*, *Erica*, *Ledum*, *Arctostaphylos*, *Caluna*, *Bruckenthalia*, *Loiseleuria*, *Harrimanella*, *Phyllodoce*, *Rhodothamnus*, *Chamaedaphne*, *Pyrola*. Род рододендрон, представлен 22 видами, из которых 17 видов имели на момент посадки возраст всего 1–3 года и выращивались в контейнере с малым объемом ячейки (в основном – 200 см<sup>3</sup>). Растения высаживались био группами, контактно. Это соответствует мнению Р. Я. Кондратовича о том, что в первые годы жизни рододендроны лучше растут в загущенном состоянии (1981).

Раньше всех, в возрасте 2,5 года в 2006 г. зацвел рододендрон атлантический (*R. atlanticum* (Ashe) Rehder) (табл.). Через год, в 2007 году цвели уже 4 вида. При этом в конце этого же года заложили цветочные почки еще 3 вида.

**Сроки вступления рододендронов на участке вересковых в генеративную фазу (посадка осуществлялась 1–3-летними контейнеризированными саженцами)**

| Вид                                          | Срок посадки | Возраст на момент посадки, лет | Год закладки цветочных почек | Год цветения |
|----------------------------------------------|--------------|--------------------------------|------------------------------|--------------|
| <i>Rhododendron atlanticum</i> (Ashe) Rehder | 09.09.05.    | 2                              | 2005, 2006, 2007             | 2006, 2007   |
| <i>R. unguenii</i> Trautv.                   | 06.09.05.    | 3                              | 2006                         | 2007         |
| <i>R. japonicum</i> (A. Gray) Suring.        | 16.09.05.    | 3                              | 2007                         | не цвел      |
| —»—                                          | 19.06.06.    | 2,5                            | 2007                         | —»—          |
| <i>R. canadense</i> (L.) Torr.               | 19.06.06.    | 2,5                            | 2007                         | —»—          |
|                                              | 19.06.06.    | 1,5                            | 2007                         | —»—          |
| <i>R. smirnowii</i> Trautv.                  | 05.09.05.    | 3.0                            | 2006, 2007                   | 2007         |
| <i>R. poukhanense</i> Levl.                  | 20.06.06.    | 2,5                            | 2007                         | не цвел      |
| <i>R. catawbiense</i> Michx.                 | 08.09.05.    | 2.0                            | 2006                         | 2007         |
| <i>R. mucronulatum</i> Turcz.                | 23.06.06.    | 1,5                            | 2007                         | не цвел      |

В первый год после посадки был зафиксирован довольно значительный выпад у рододендрона атлантического (*Rhododendron atlanticum* (Ashe) Rehder), который составил 50% от высаженных растений. У р. древовидного (*R. arborescens* (Pursh Torr.) такой выпад составил около 20%. В последующем, однако, потерь не наблюдалось и сохранность этих видов не менялась. Такая динамика позволила предположить, что на первой стадии после посадки отбраковываются слабые и неспособные к адаптации к новым условиям растения. Оставшиеся в живых растения, показывают более высокую пластичность и постепенно приспосабливаются к новым условиям существования. Возможно, что неудачи с пополнением коллекции некоторыми представителями семейства вересковых связаны с тем, что в экспозицию высаживались взрослые растения, которые формировались в молодости совсем в иных климато-эдафических условиях. Видимо выраженная способность формировать экады у вересковых появилась, как механизм приспособления к достаточно суровым условиям произрастания в природе. Однако у представителей этой группы растений и адаптация к новым условиям проходит значительно труднее. Резонно предположить, что у взрослого уже сформированного растения эти сложности будут проявляться особенно остро. У других видов этого рода потерь по объективным причинам зафиксировано не было. Это связано определенным образом с тем, что маленькие растения имеют преимущество перед большими в том, что они лучше укрыты зимой. Надземная часть более молодых растений раньше закрываются снегом и наоборот в конце зимнего периода позднее от него освобождается. Кроме того, для маленьких растений легче делать искусственные укрытия. При оценке состояния других видов можно также отметить незначительные зимние повреждения у р. желтого (*R. luteum* Sweet.), р. Вазея (*R. vaseyi* A. Gray), проявившиеся в обмерзании однолетних приростов. Среди посадок р. японского уже в возрасте 5 лет стала проявляться дифференциация по высоте и ширине кроны, а также по количеству цветочных почек. Это делает возможным прямо на участке проводить селекционную работу, важность которой для интродукции подчеркивал Г.И. Родионенко (1999).

Полученные данные позволяют сделать некоторые выводы по поводу использования 1–3 летних контейнеризированных саженцев при закладке экспозиционного участка вересковых:

1) снижаются затраты на создание экспозиционного участка;

2) растения на ранних этапах развития легче приспосабливаются к новым условиям, образуя экады с адаптированными морфологическими особенностями;

Можно предположить, что данный подход в создании коллекции вересковых оправдает себя, хотя для окончательного суждения потребуется время. Наш опыт может быть полезен и для создания коллекций представителей некоторых других семейств в условиях открытого грунта.

#### Литература

- Александрова М.С. Рододендроны природной флоры СССР. М., 1975. 112 с.  
 Кондратович Р.Я. Рододендроны. Рига, 1981. 231 с.  
 Родионенко Г.И. Некоторые частные и общие закономерности свойственные интродукции растений // Биологическое разнообразие и интродукция растений. Матер. II междунар. науч. конф. СПб. 1999. С. 245–248.  
 Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

### СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ КОЛЛЕКЦИИ АСТИЛЬБЫ БОТАНИЧЕСКОГО САДА-ИНСТИТУТА ДВОРАН

Шелехова О.М.

Владивосток, Ботанический сад-институт ДВОРАН

Начало коллекции астильб БСИ ДВОРАН было положено в 1960 г., когда в коллекцию сада была высажена астильба китайская (*A. chinensis* (Maxim.) Franch. et Sav.), местный вид, распространенный на юге Приморья. Этот вид хорошо развивался в культуре. (Скворцова, 1975).

В 1965–1966 гг. из Риги (Латвия) и Ленинграда (Санкт-Петербург) были получены 18 сортов и 2 вида астильбы (Скворцова, 1975). Почти все они сохранились в коллекции до настоящего времени.

Другая значительная часть коллекции астильб в БСИ ДВОРАН была привезена н.с. Бутюковым С.А. в 1968 г. из Риги и Саласпилса (Латвия). Затем его сменила н.с. Лобанова Т.Е., которая вместе с собственными исследованиями обобщила и опубликовала результаты многолетней работы по интродукции рода Астильба в южном Приморье (Лобанова, 1998).

Таким образом, на протяжении почти 50 лет коллекция сохранялась и пополнялась сотрудниками БСИ ДВОРАН, велась активная научная работа по интродукции этого интересного и перспективного многолетника.

В настоящее время коллекция насчитывает 49 сортов и 3 вида, которые были получены из разных климатических зон. В коллекции присутствует 8 садовых групп сортов из 12 общепринятых, разделяющих сорта астильб по происхождению (Балюнене, 2001). 18 сортов из коллекции относятся к наиболее ценным в декоратив-

# ИНТРОДУКЦИЯ

ном плане: *Amethyst*, *Brautschleier*, *Dusseldorf*, *Fanal*, *Hyacinth*, *Koning Albert*, *Prof. van der Wielen* и другие. По окраске соцветий коллекция астильб представлена следующим образом: фиолетово-розовые – 14 сортов; фиолетовые – 4; белые и кремово-белые – 9; светло-розовые – 12; розовые и темно-розовые – 8; красные – 5. По форме соцветий преобладают соцветия метельчатой формы – 27 сортов, ромбической формы – 14, поникающей – 5, пирамидальной – 4. Продолжительность цветения коллекции в среднем составляет около 2,5 месяцев. Цветение начинается с первых чисел июля – сорт *Mont Blanc* и заканчивается в середине сентября – *A. chinensis* var. *pumila*. Высота куста варьирует в коллекции от 26 см (*A. chinensis* var. *pumila*) до 170 см (*A. davidii*).

## Список сортов коллекции астильб БСИ

| Группа, сорт                           | Оригинатор                   | Окраска соцветия             | Форма соцветия |
|----------------------------------------|------------------------------|------------------------------|----------------|
| <i>A. × arendsii</i>                   |                              |                              |                |
| 'Amethyst' 'Bergkristal'               | G. Arends, 1920              | Фиолетовая                   | Метельчатая    |
| 'Brautschleier'                        | G. Arends, 1920              | Белая                        | Метельчатая    |
| 'Brunhilde'                            | G. Arends, 1929              | Белая                        | Поникающая     |
| 'Cattleya'                             | G. Arends, 1911              | Бледно-розовая               | Метельчатая    |
| 'Diamant'                              | G. Arends, 1953              | Розовая                      | Ромбическая    |
| 'Erica'                                | G. Arends, 1920              | Белая                        | Метельчатая    |
| 'Fanal'                                | G. Arends, 1920              | Светло-розовая Темно-красная | Ромбическая    |
| 'Frieda Klapp'                         | G. Arends, 1933              | Фиолетово-розовое            | Ромбическая    |
| 'Gloria'                               | G. Arends, 1924              | Розовое                      | Ромбическая    |
| 'Glut'                                 | G. Arends, 1913              | Темно-красная                | Ромбическая    |
| 'Hyacinth'                             | G. Arends, 1952              | Светло-фиолетовая            | Метельчатая    |
| 'Kriemhilde'                           | G. Arends, 1920              | Светло-розовая               | Метельчатая    |
| 'Opal'                                 | G. Arends, 1911              | Бледно-фиолетовая            | Метельчатая    |
| 'Rosa Perle'                           | G. Arends, 1913              | Светло-розовая               | Метельчатая    |
| 'Rubin'                                | G. Arends, 1910              | Фиолетово-розовая            | Метельчатая    |
| 'Siegfried'                            | G. Arends, 1920              | Фиолетовая                   | Метельчатая    |
| 'Spinell'                              | G. Arends, 1911              | Темно-розовая                | Метельчатая    |
| 'Walküre'                              | G. Arends, 1955              | Розовая                      | Метельчатая    |
| 'Weiße Gloria'                         | G. Arends, 1912              | Белая                        | Поникающая     |
| 'Weiße Perle'                          | G. Arends, 1924              | Бледно-розовая               | Ромбическая    |
| <i>A. chinensis (Pumila Hybrida)</i>   | G. Arends, 1910              | Фиолетово-розовая            | Метельчатая    |
| 'Finale'                               | G. Arends, 1952              | Светло-розовая               | Метельчатая    |
| 'Serenade'                             | G. Arends, 1954              | Фиолетово-розовая            | Пирамидальная  |
| <i>A. × hybrida</i>                    | B. Ruys, 1921                | Розовая                      | Ромбическая    |
| 'Gloria Purpurea'                      | E. Lemoine, 1907             | Светло-розовая               | Метельчатая    |
| 'Gloria superba'                       | B. Ruys, 1916                | Белая                        | Метельчатая    |
| 'Hildegard'                            | V. Nesaule, 1949             | Фиолетово-розовая            | Метельчатая    |
| 'Koning Albert'                        | V. Nesaule, 1950             | Красная                      | Метельчатая    |
| 'Kvèle'                                | B. Ruys                      | Фиолетово-розовая            | Метельчатая    |
| 'Liesma'                               | B. Ruys, 1913                | Пурпурно-фиолетовая          | Ромбическая    |
| 'Rubens'                               | V. Nesaule, 1950             | Белая                        | Пирамидальная  |
| 'Salland'                              | G. Arends, 1930              | Красная                      | Метельчатая    |
| 'Sarma'                                | K. Foerster, 1963            | Темно-розовая                | Метельчатая    |
| 'Vezuvius'                             | G. Arends, 1936              | Белая                        | Метельчатая    |
| <i>A. (Japonica Hybrida)</i>           | G. Arends, 1930              | Розовая                      | Пирамидальная  |
| 'Bonn'                                 | P. Theoboldt, 1939           | Бледно-розовая               | Ромбическая    |
| 'Bronzelaub'                           | G. Arends, 1939              | Фиолетово-розовая            | Ромбическая    |
| 'Düsseldorf'                           | G. Arends, 1930              | Темно-розовая                | Метельчатая    |
| 'Europa'                               | 1949                         | Темно-розовая                | Ромбическая    |
| 'Federsee'                             | X. de Ouden, 1947            | Красная                      | Ромбическая    |
| 'Koblentz'                             | E. Lemoine, 1930             | Темно-красная                | Ромбическая    |
| 'Köln'                                 | G. Arends, 1902              | Белая                        | Ромбическая    |
| 'Montgomery'                           | G. Arends, 1902              | Бледно-розовая               | Пирамидальная  |
| 'Red Sentinel'                         | B. Ruys, 1917                | Светло-розовая               | Метельчатая    |
| <i>A. × lemoinei</i>                   | G. Arends, 1952              | Пурпурно-розовая             | Поникающая     |
| 'Mont Blanc'                           | Franch. et Sav., Anon        | Фиолетово-розовая            | Метельчатая    |
| <i>A. × rosea</i>                      | Henry, 1902                  | Белая                        | Метельчатая    |
| 'Peach Blossom'                        | (Sieb. et Zucc.) Miq., 1867. | Розовая                      | Поникающая     |
| 'Queen Alexandra'                      |                              | Фиолетово-розовая            | Поникающая     |
| <i>A. taquetii</i>                     |                              | Пурпурно-розовая             | Ромбовидная    |
| 'Purpurkerze'                          |                              | Белая                        | Ромбовидная    |
| 'Purpurlance'                          |                              |                              | Пирамидальная  |
| <i>A. (Thunbergii Hybrida)</i>         |                              |                              |                |
| 'Prof. van der Wielen'                 |                              |                              |                |
| 'Strausenfeder'                        |                              |                              |                |
| Видовые астильбы                       |                              |                              |                |
| <i>A. chinensis</i> var. <i>pumila</i> |                              |                              |                |
| <i>A. davidii</i>                      |                              |                              |                |
| <i>A. thunbergii</i>                   |                              |                              |                |

Практически все сорта, за некоторым исключением, прошедшие испытания в Ботаническом саду, хорошо развиваются и могут быть использованы для озеленения в условиях южного Приморья.

При составлении списка сортов нашей коллекции были использованы материалы публикаций Долгановой З.В. (2001) и Иевиня С.О., Лусиня М.А. (1975)

Литература

- Балюнене А. Скромное обаяние астильбы // В мире растений. М., 2001. № 8. С. 38–44.  
 Долганова З.В. Культура астильбы на Алтае: Рекомендации // Сибир. отд. РАСХН. Сиб.отделение. НИИСС им. Лисавенко. Новосибирск, 2001. 32 с.  
 Иевиня С.О., Лусиня М.А. Астильба. Рига, 1975. 120 с.  
 Лобанова Т.Е. Интродукция астильбы в Ботаническом саду института ДВОРАН // Растения в муссонном климате. Матер. научн. конф. Владивосток, 1998. С. 314.  
 Скворцова Г.С. Лучшие сорта астильб для озеленения юга Приморья. // Озеленение городов Дальнего Востока. Владивосток, 1975. С. 130–132.

ФЕНОРИТМ КРОВОХЛЕБКИ ЛЕКАРСТВЕННОЙ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ  
В УСЛОВИЯХ Г. САРАТОВА

Шилова И.В., Машурчак Н.В.

Саратов, Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.) из семейства розовые (*Rosaceae*) издавна широко используется как вяжущее, кровоостанавливающее, болеутоляющее, бактерицидное средство. Она является также медоносным, кормовым и декоративным растением (Растительные..., 1987).

Кровохлебка лекарственная имеет обширный голарктический ареал. Произрастает в лесной и лесостепной зонах, тяготея к лесным и луговым сообществам. По Саратовской области проходит южная часть ареала кровохлебки (Атлас..., 1976). Сырьевые запасы кровохлебки в Саратовской области невелики (Забалуев, 2000). Интересно выяснить возможность введения в культуру в условиях Саратовского Поволжья этого ценного растения, включенного в Государственный реестр лекарственных средств (Растения..., 1996).

Одной из составных частей интродукционных исследований растений является изучение феноритма и связи его с погодными условиями.

Материалом для написания данной статьи послужили результаты многолетних наблюдений за феноритмом четырех образцов кровохлебки лекарственной, выращиваемых на коллекционном участке Учебно-научного центра «Ботанический сад» Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского. Образцы имеют разное географическое происхождение. Краснокутский образец происходит из Краснокутского р-на, расположенного на юге Левобережья Саратовской области. Из северной части Саратовского Правобережья происходят два образца: базарнокарабулакский – из Базарнокарабулакского р-на, новобураасский – из Новобураасского р-на. Арчединский образец происходит с Арчединско-Донских песков в Волгоградской области. Образцы были привезены из естественных местообитаний в виде живых растений. Они выращиваются на незатененном участке при умеренном поливе.

Статистическая обработка данных фенологических наблюдений проведена по методике предложенной Г.Н. Зайцевым (Краткое..., 1972). Данные достоверны при уровне значимости 0,05.

По многолетним наблюдениям метеоусловия на территории, где расположен ботанический сад, характеризуются следующими особенностями (табл. 1).

Таблица 1

Метеоусловия на территории УНЦ «Ботанический сад»

| Год                     | Показатели           | Январь | Февраль | Март | Апрель | Май  | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Октябрь | Ноябрь | Декабрь |
|-------------------------|----------------------|--------|---------|------|--------|------|------|------|--------|----------|---------|--------|---------|
| Среднестат за 1984–2007 | Температура, °С      | -7,3   | -8,2    | -3,0 | 7,5    | 15,5 | 19,7 | 22,0 | 20,2   | 14,2     | 7,2     | -1,7   | -6,4    |
|                         | Осадки, мм           | 38,4   | 34,5    | 31,1 | 32,6   | 38,3 | 53,3 | 47,7 | 35,9   | 55,2     | 35,8    | 46,5   | 47,0    |
|                         | Отн. влаж. возд., %  | 82     | 81      | 77   | 64     | 52   | 57   | 58   | 59     | 65       | 74      | 82     | 84      |
| 2005                    | Температура, °С      | -6,2   | -10,5   | -5,7 | 7,1    | 18,0 | 16,5 | 20,3 | 20,9   | 16,0     | 8,5     | 1,1    | -3,8    |
|                         | Осадки, мм           | 19,9   | 44,6    | 49,8 | 43,0   | 32,5 | 67,4 | 19,8 | 21,8   | 15,5     | 31,9    | 41,5   | 38,4    |
|                         | Отн. влажн. возд., % | 82     | 76      | 72   | 65     | 59   | 63   | 60   | 57     | 61       | 64      | 85     | 87      |



Снеговой покров сходит в конце марта – начале апреля, ложится обычно в ноябре. Но зачастую устойчивого снегового покрова не бывает до января, а в отдельные годы – и до февраля. Заморозки случаются в апреле и октябре, безморозный период продолжается с мая по сентябрь. Наиболее холодные месяцы – январь и февраль, со среднемесячными температурами  $-7^{\circ}\text{C}$ ,  $-8^{\circ}\text{C}$  соответственно, с абсолютным минимумом  $-38^{\circ}\text{C}$ . Самый жаркий месяц – июль, со среднемесячной температурой воздуха  $22^{\circ}\text{C}$  и абсолютным максимумом  $40^{\circ}\text{C}$ . Годовая сумма осадков составляет 496 мм. С апреля по октябрь выпадает большая их часть – 298 мм. В течение вегетационного сезона осадки выпадают неравномерно, с двумя пиками – в июне (53 мм) и сентябре (55 мм), с заметным уменьшением (до 36 мм) в августе. Наименьшая относительная влажность воздуха отмечается обычно в мае (52%). Как видно из климатодиаграммы (рис. 1), составленной по общепринятой методике (Вальтер, 1968), на конец августа приходится сухой период, а с мая по начало сентября длится полусухой период. В каждый конкретный вегетационный сезон наблюдаются отклонения от средних многолетних данных. Так, в 2005 году в апреле – июне выпадало значительно больше осадков, влажность воздуха была выше, среднемесячная температура воздуха в мае была заметно выше, а в июне и июле ниже среднестатистической (см. табл. 1 и рис. 1, 2).

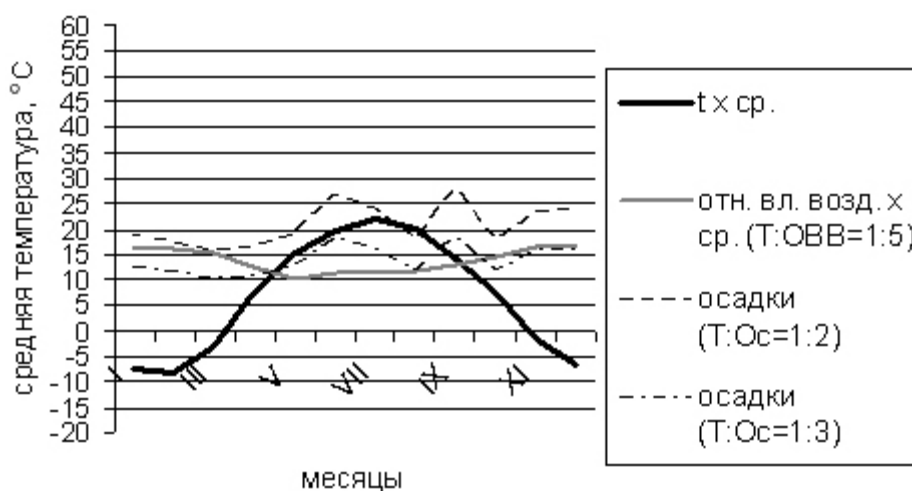


Рис. 1. Климатодиаграмма за период 1984–2007 год

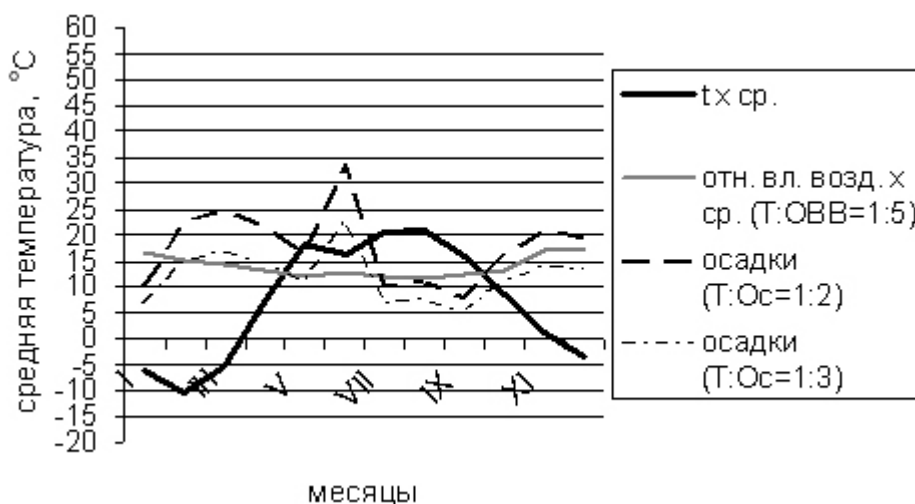


Рис. 2. Климатодиаграмма за 2005 год

Данные по феноритму кровохлебки лекарственной в условиях культуры приведены в табл. 2.

Как видно из табл. 2, по средним многолетним данным отрастание кровохлебки начинается в конце второй декады апреля. У разных образцов оно продолжается от 62 до 79 дней. В конце июня – начале июля появляются бутоны и примерно через одну – три недели растения зацветают. У разных образцов начало цветения сильно разнесено по времени – с конца июня до конца июля. От зацветания до массового цветения про-

ходит от одной до двух недель. Во второй декаде июля – первой декаде августа растения вступают в фазу массового цветения, которая длится одну – три недели. У одних образцов спад цветения наступает в конце июля, у других – в августе. Цветение заканчивается у одних образцов в начале августа, у других в начале сентября. Осыпание зрелых семян происходит с середины августа до середины сентября.

Таблица 2

Феноритм кровохлебки лекарственной в условиях культуры

| Год               |                   | Среднестатистическое значение |                  |                         |                    | 2005                    |                  |                         |                    |
|-------------------|-------------------|-------------------------------|------------------|-------------------------|--------------------|-------------------------|------------------|-------------------------|--------------------|
| Фенофаза          | Образец           | Новобу-<br>рас-<br>ский       | Арчедин-<br>ский | Базарнока-<br>булакский | Краснокут-<br>ский | Новобу-<br>рас-<br>ский | Арчедин-<br>ский | Базарнока-<br>булакский | Краснокут-<br>ский |
|                   |                   |                               |                  |                         |                    |                         |                  |                         |                    |
| Отрастание        | начало            | 18.04 ± 4                     | 21.04 ± 5        | 21.04 ± 6               | 20.04 ± 5          | 25.04                   | 22.04            | 22.04                   | 22.04              |
|                   | продолжительность | 64                            | 62               | 65                      | 79                 | 52                      | 55               | 59                      | 66                 |
| Бутонизация       | начало            | 21.06 ± 5                     | 22.06 ± 4        | 25.06 ± 4               | 8.07 ± 5           | 16.06                   | 16.06            | 20.06                   | 27.06              |
|                   | продолжительность | 8                             | 19               | 15                      | 18                 | 11                      | 28               | 21                      | 28                 |
| Зацветание        | начало            | 29.06 ± 3                     | 11.07 ± 3        | 10.07 ± 3               | 26.07 ± 4          | 27.06                   | 14.07            | 11.07                   | 25.07              |
|                   | продолжительность | 12                            | 7                | 13                      | 10                 | 14                      | 5                | 14                      | 8                  |
| Массовое цветение | начало            | 11.07 ± 7                     | 18.07 ± 4        | 23.07 ± 4               | 5.08 ± 5           | 11.07                   | 19.07            | 25.07                   | 2.08               |
|                   | продолжительность | 7                             | 16               | 15                      | 20                 | 4                       | 14               | 8                       | 20                 |
| Отцветание        | начало            | 18.07 ± 5                     | 3.08 ± 8         | 7.08 ± 4                | 25.08 ± 9          | 15.07                   | 2.08             | 2.08                    | 22.08              |
|                   | продолжительность | 14                            | 2                | 2                       | 7                  | 17                      | 10               | 10                      | 7                  |
| Созревание семян  | начало            | 1.08 ± 5                      | 5.08 ± 6         | 9.08 ± 5                | 1.09 ± 15          | 1.08                    | 12.08            | 12.08                   | 29.08              |
|                   | продолжительность | 12                            | 10               | 12                      | 15                 | 10                      | 10               | 10                      | 19                 |
| Осыпание семян    | начало            | 13.08 ± 3                     | 15.08 ± 4        | 21.08 ± 6               | 16.09 ± 20         | 11.08                   | 22.08            | 22.08                   | 17.09              |

Из данных, приведенных в табл. 2, видно, что первым в соответствующие фенофазы вступает новобура-ский образец, а последним – краснокутский. Период массового цветения у новобура-ского образца самый короткий, и он заканчивается в середине июля. У краснокутского массовое цветение наиболее продолжительное и приходится на август, а заканчивается к сентябрю. Возможно, на феноритме образцов кровохлебки сказывается их географическое происхождение. Новобура-ский образец происходит из района, где вегетационный сезон характеризуется более низкими температурами воздуха, большим количеством осадков и более высокой влажностью воздуха. Краснокутский образец происходит из наиболее жаркого и засушливого района по сравнению с другими районами, из которых привезены остальные образцы. По-видимому, новобура-скому образцу для вступления в соответствующую фенофазу необходима гораздо меньшая сумма температур, чем краснокутскому. Об этом свидетельствует тот факт, что фаза массового цветения у краснокутского образца приходится на самый засушливый период вегетационного сезона, наступающий в августе, в то время, как у новобура-ского образца к августу цветение заканчивается.

Несмотря на то, что коллекционные образцы выращиваются при регулярном поливе и уходе, погодные особенности вегетационного сезона сказываются на феноритме растений. Так, в 2005 году май был гораздо теплее (18°C) обычного (15,5°C), это вызвало более раннее наступление фазы бутонизации у всех образцов. В июне 2005 года среднемесячная температура была заметно ниже (16,5°C) среднестатистической (20°C), поэтому до зацветания у всех образцов прошло гораздо больше времени. Значительно меньшее количество осадков в июле и августе 2005 года по сравнению со среднестатистическим их количеством сократило фазу массового цветения.

Таким образом, погодные условия вегетационного сезона вызывают смещение фенофаз у всех образ-цов на более ранние или более поздние сроки. В то же время каждый географический образец кровохлебки лекарственной в условиях культуры сохраняет свой природный феноритм.

#### Литература

- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1976. 340 с.  
 Вальтер Г. Растительность Земного шара. М., 1968. С. 60–70.  
 Забалуев А.П. Ресурсы лекарственных растений Саратовской области. Саратов, 2000. 144 с.  
 Краткое пособие по математической обработке данных фенологических наблюдений. М., 1972. 7 с.  
 Растения для нас. Справочное издание /Блинова К.Ф., Вандышев В.В., Комарова М.Н. и др.; Под ред. Яковлева Г.П. и Блиновой К.Ф. СПб., 1996. 653 с.  
 Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства Hydrangeaceae – Haloragaceae. Л., 1987. С. 92–94.

## СУТОЧНАЯ РИТМИКА ЦВЕТЕНИЯ ГЛАДИОЛУСА ГИБРИДНОГО В УСЛОВИЯХ ПРЕДУРАЛЬЯ

Шумихин С.А., Плюснина М.А.

*Пермь, Ботанический сад им. проф. А.Г. Генкеля Пермского госуниверситета*

Современный этап развития интродукционной теории неразрывно связан с селекционными аспектами сохранения и преумножения генетического разнообразия культивируемых видов. При этом метод скрещиваний является единственным на сегодняшний день наиболее распространенным способом получения исходного селекционного материала большинства культур или же входит в качестве промежуточного этапа в схемы селекции с использованием экспериментального мутагенеза. Исходя из этого, селекция любой цветочной культуры начинается с изучения способов её размножения и биологии цветения (Дрягина, Кудрявец, 1986). Декоративные геофиты, к которым и относится гладиолус гибридный, в этом отношении уникальны, поскольку в культуре размножаемые преимущественно вегетативно, они не потеряли в большинстве случаев способность к половому размножению.

Основной проблемой селекции геофитов является невозможность полной мобилизации гибридологического метода в виду неизученности или противоречивости сведений, касающихся антропоэкологических особенностей исходного материала. Создание новых сортов и форм геофитов в большинстве случаев носит характер отбора случайно возникших или индуцированных мутаций с их дальнейшим закреплением вегетативным размножением или отбора в семенном потомстве, полученном при свободном цветении, также с дальнейшим клонированием.

Антропоэкологические исследования включают изучение биологии цветка и экологии цветения и опыления. При этом наряду с морфологическим изучением цветков проводят наблюдения за ходом их распускания и продолжительностью суточного периода (ритмики) цветения.

Суточную ритмику цветения гладиолуса гибридного изучали в период массового цветения в августе 2007 г. Наблюдения за ходом цветения осуществлялись одновременно за 15 цветками разных сортов гладиолуса, с 8 до 22 ч. Каждый час фиксировали расположение друг относительно друга генеративных органов цветка (тычинок и пестика), а также ключевые с точки зрения возможности опыления события, например, выделение пыльцы и т.д. Одновременно с ритмикой распускания цветков регистрировали метеорологические показатели: температуру и относительную влажность воздуха, облачность. Основой для проведения антропоэкологических исследований послужила методика, впервые разработанная А.Н. Пономаревым (1960) и модифицированная нами для декоративных геофитов (Шумихин, 2005).

Развитие соцветий гладиолуса гибридного происходит в акропетальном направлении, от его основания к вершине. Цветки раскрываются с промежутком в один день. Максимальное количество одновременно раскрытых цветков в соцветии варьирует, в зависимости от сорта, от 3 до 10. От стадии окрашенного бутона до увядания цветка проходит 6–7 дней.

В первый день распускания цветка происходит удлинение тычиночных нитей (в среднем на 6 мм) и столбика (в среднем на 7 мм), а также разделение рыльца на лопасти и начало пыления. Тем не менее, экспонирование пыльцы в первый день распускания цветка – довольно редкое явление. Так только 1 из 15 цветков пылил в первый день цветения.

Во второй день цветения околоцветник раскрывается полностью и начинается интенсивное пыление цветка. Тычиночные нити в это время уже достигают предельной величины (в среднем 4,6 см), пестик же продолжает рост, опережая тычинки и удлиняясь в среднем до 5,3 см, благодаря чему лопасти рыльца оказываются выше и впереди пыльников. Таким образом, происходит пространственная изоляция воспринимающей поверхности рыльца и пыльников, предотвращающая самоопыление. Пыльники тычинок вскрываются продольной щелью в направлении противоположном воспринимающей поверхности рыльца. Одновременно с экспонированием пыльцы в цветках происходит дальнейшая сегментация лопастей рылец и появление на них капель жидкого секрета, что является признаком полной готовности рылец к опылению. Следовательно, рыльце становится полностью готовым к опылению в зависимости от сорта через 6–26 ч (в среднем через  $15 \pm 2$  ч) после начала вскрывания пыльников.

На третий день цветения экспонирование пыльцы продолжается. Рыльце готово к опылению, но в это время располагается еще вне зоны доступа насекомых-опылителей. При этом возможно исключительно перекрестное опыление, однако при описанной топографии генеративных органов оно обычно не происходит.

На четвертый день цветения пыльца из пыльников продолжает выделяться, а столбик начинает изгибаться вниз так, что насекомое-опылитель, посещающее цветок, не может добраться до нектара, не оставив на рыльце чужую пыльцу и, таким образом не произведя перекрестного опыления или (реже) самоопыления в форме гейтоногамии.

На пятый-шестой день цветения гладиолуса пыльники увядают. Столбик пестика продолжает изгибаться вниз, минуя уровень тычинок, достигая нижней доли околоцветника, на которой в это время обычно еще сохраняются остатки высыпающейся из пыльников пыльцы.

На шестой-седьмой день после распускания цветка околоцветник завядает. При этом возможность ксеногамии исчерпывается.

Ритмику распускания цветка гладиолуса гибридного можно представить в виде следующей схемы:

| День цветения                      | Фаза цветения                                                                                                                            |
|------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| День первый.<br>Раскрывание цветка | 8–18 ч: распускание цветка, удлинение тычинок и пестика                                                                                  |
|                                    | 11–14 ч: разделение рыльца на лопасти                                                                                                    |
|                                    | 12–20 ч: растрескивание пыльников, начало выделения пыльцы                                                                               |
| День второй.<br>Цветки раскрыты    | 8–15 ч: удлинение пестика                                                                                                                |
|                                    | 10–21 ч: массовое пыление                                                                                                                |
|                                    | 16–22 ч: раскрытие лопастей рыльца и появление на них капель жидкого секрета, что является признаком полной готовности рыльца к опылению |
| День третий                        | Массовое пыление продолжается                                                                                                            |
|                                    | Рыльце полностью готово к опылению                                                                                                       |
| День четвертый                     | Массовое пыление продолжается                                                                                                            |
|                                    | Столбик пестика начинает изгибаться вниз                                                                                                 |
| День пятый                         | Пыльники начинают увядать                                                                                                                |
|                                    | Столбик пестика продолжает изгибаться вниз, минуя уровень тычинок и достигая нижней доли околоцветника                                   |
| День шестой                        | Пыльники увяли                                                                                                                           |
|                                    | Столбик касается нижней доли околоцветника                                                                                               |
| День седьмой                       | Околоцветник увядает                                                                                                                     |

Наблюдения за ходом распускания цветка гладиолуса гибридного выявили присутствие морфологически выраженной дихогамии в форме протерандрии. Однако в литературе имеются данные о наступлении рецептивности рылец, то есть восприимчивости к пыльце и готовности рылец к опылению, уже в стадии окрашенных бутонов (Гринкевич, 1978). Поэтому, правильнее считать, что гладиолусу присуще явление протогинии цветков (Шумихин, 2007), носящей физиологический характер, но при морфологически четко выраженной протерандрии.

Морфологически выраженная протерандрия у гладиолуса далеко не всегда предотвращает самоопыление в форме автогамии или же гейтоногамии. Автогамия при этом может происходить при неудавшемся перекрестном опылении на пятый-шестой день цветения цветка. Этому способствует, во-первых, отсутствие четкой временной изоляции тычиночной и рыльцевой стадий цветения цветка из-за их наложения в течение как минимум 4 суток и, во-вторых, изменение взаимного расположения пыльников и рылец в конце цветения цветка, когда становится возможной контактная автогамия. Гейтоногамия у гладиолуса гибридного также вполне возможна. Поскольку продолжительность цветения соцветия гладиолуса значительно превышает таковую цветка, пыльца с верхних цветков может попасть с помощью насекомых (редко самопроизвольно) на готовые к опылению рыльца нижних.

Таким образом, гладиолус гибридный – перекрестноопыляемое растение, сохранившее способность к автогамии. У некоторых сортов гладиолуса гибридного существует возможность естественного самоопыления как резервного, если не совершилось перекрестное опыление. Ксеногамия у гладиолуса реализуется в основном шмелями. Самоопыление возможно в форме контактной автогамии на 5–6 день цветения при условии самосовместимости сорта или в форме гейтоногамии с помощью внешних агентов.

Изучение суточной ритмики цветения гладиолуса гибридного послужило основой для разработки частной методики гибридизации. При этом последовательность действий и их сроки можно представить в следующем виде:

Сроки постановки скрещивания (в зависимости от стадий сезонного развития культуры) в условиях Предуралья – от начала цветения растений и до конца августа.

Подготовка цветков к скрещиванию заключается в полном или частичном удалении околоцветника (для удобства манипуляций) или части цветков в соцветиях для придания преимуществ питания гибридным семенам.

Изоляция цветков (соцветий) скрещиваемых растений. Намеченные к скрещиванию цветки (соцветия) накануне зацветания закрывают различного рода изоляторами, которые не снимают до прекращения цветения.

Кастрация цветков материнского растения. Необходимость кастрации определяется самосовместимостью растений. Сроки проведения кастрации у гладиолуса соответствуют временному промежутку до начала высыпания пыльцы – до 13 ч в первый день цветения цветка. При этом пыльники выщипывают пинцетом, не допуская их разрыва. После кастрации цветки продувают, а пинцет и руки тщательно протирают 70% этанолом.

Сбор пыльцы у гладиолуса производят с изолированных цветков (соцветий) в бумажные пакеты в сухую безветренную погоду в 12–18 ч – во время наиболее активного выделения пыльцы. При необходимости пыльцу хранят в темном прохладном помещении.

Опыление рылец цветков. Сигналом готовности рылец к опылению служит расправление их долей и появление на воспринимающей поверхности капель жидкого секрета. Пыльцу наносят на рыльца одноразовым ватным тампоном с периодичностью в 1–2 дня.

Предлагаемая методика искусственной гибридизации гладиолуса гибридного исключает возможность самоопыления, пригодна для постановки внутри- и межвидовых скрещиваний.

#### Литература

Гринкевич Н.Г. Биология цветения и оплодотворения гладиолуса гибридного // Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений. М., 1978. С. 32–47.

Дрягина Е.В., Кудрявец Д.Б. Селекция и семеноводство цветочных культур. М., 1986. 256 с.

Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.-Л., 1960. Т. 2. С. 9–19.

Шумихин С.А. Антэкологические исследования в селекции декоративных геофитов // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов. Матер. междунар. конф. М., 2005. С. 554–556.

Шумихин С.А. Антэкологические особенности *Gladiolus* × *hybridus* hort. и культивируемых видов *Dahlia* Cav. // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Матер. Четвертой Международной научной конференции. Санкт-Петербург, 2007. С. 535–537.

## ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ ГОРНОГО АЛТАЯ В УСЛОВИЯХ КОЛЬСКОГО ЗАПОЛЯРЬЯ

Юдин С.И.

Кировск, Мурманская обл., Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина  
Кольского НЦ РАН

Интродукционные испытания внутривидового разнообразия растений природной флоры являются важным этапом в познании адаптационных возможностей вида. Теоретически решению этой проблемы способствует учение Н.И. Вавилова (1931) о виде, как о подвижной исторически сложившейся системе внутривидовых категорий, а также работы Е.Н. Синской (1948, 1979) о внутривидовом полиморфизме растений. В процессе эволюции вид расширяет свой ареал, и как указывает Н.И. Вавилов (1931) «...дифференцируясь в пространстве и подчиняясь действию естественного отбора, основной потенциал линнеевского вида обособляет группу наследственных форм, наиболее соответствующих данной среде». Е.Н. Синская (1979) рассматривает эти наследственные формы как систему экотипов, отражающих характер приспособления вида к различным частям своего ареала.

На базе сравнительного изучения экотипического разнообразия растений определенного вида представляется возможность отобрать лучшие из них: наиболее устойчивые к совокупности изменившихся факторов внешней среды и наиболее полно отвечающие своему целевому назначению. Таким образом, все еще остается в силе тезис Н.И. Вавилова (1935) о необходимости прямого опыта, чтобы уверенно говорить о возможности культуры вида в новых условиях. Особое значение эти исследования приобретают при интродукции растений в районы Крайнего Севера, в том числе Кольского Заполярья, природно-климатические условия которого весьма своеобразны и не типичны для других территорий.

Многолетний интродукционный опыт Полярно-альпийского ботанического сада показал, что одним из приоритетных очагов интродукции в Заполярье являются горные районы, в том числе юг Западной Сибири (Алтай, Саяны). Из 279 видов флоры этого региона, прошедших этап первичной интродукции в условиях Хибинских гор, 169 видов завершают сезонный цикл плодоношением (Аврорин и др., 1964; Андреев, Зуева, 1990; Головкин, 1976).

В данном сообщении отражены результаты фенологических наблюдений в Полярно-альпийском ботаническом саду (2004–2007 гг.) 11 видов из семейств лютиковые (*Ranunculaceae* Juss.) и пионовые (*Paeoniaceae* Rudolphi) (табл.) широко распространенных на территории Горного Алтая и представляющих определенный научный и практический интерес для интродукции как ценные лекарственные и декоративные растения Сибири (Лучник, 1951; Минаева, 1991). Исходным материалом для интродукционных исследований служили растения и семена этих видов, собранные автором в местах их естественного произрастания во время экспедиций в Горном Алтае. Растения выращивали на грядках интродукционного питомника. Почва лесная с добавлением торфа. Ритм сезонного развития растений изучали согласно «Методике ...»

(1975). Распределение видов по экологическим группам и группам ареалов представлено по А.В. Куминой (1960). Номенклатура видов дана по С.К. Черепанову (1995).

**Фенологические показатели роста и развития алтайских растений в условиях Кировска**

| Местонахождение<br>(высота над уровнем моря, м) | Экотип | Отрастание | Цветение |       | Плодоношение |       | Конец<br>вегетации |
|-------------------------------------------------|--------|------------|----------|-------|--------------|-------|--------------------|
|                                                 |        |            | начало   | конец | начало       | конец |                    |
| Aconitum barbatum Pers. (мезоксерофит)          |        |            |          |       |              |       |                    |
| Ю.-В. Алтай, 1800                               | А.     | 28.05      | 2.08     | 27.08 | 12.09        | 1.10  | 1.10               |
| С. Алтай, 540                                   | Б.     | 29.05      | 6.08     | 7.09  | 30.09        | 1.10  | 1.10               |
| Aconitum anthoroideum DC. (мезоксерофит)        |        |            |          |       |              |       |                    |
| Ю.-В. Алтай, 1800                               | А.     | 24.05      | 16.07    | 23.08 | 30.08        | 24.09 | 1.10               |
| С. Алтай, 540                                   | Б.     | 26.05      | 29.08    | 22.09 | –            | –     | 1.10               |
| Aconitum septentrionale Koelle (мезофит)        |        |            |          |       |              |       |                    |
| Ю.-В. Алтай, 1800                               | А.     | 29.05      | 5.07     | 9.08  | 11.08        | 26.08 | 1.10               |
| С. Алтай, 340                                   | Б.     | 3.06       | 7.08     | 3.09  | 21.09        | 1.10  | 1.10               |
| Aconitum volubile Pall.ex Koelle (мезофит)      |        |            |          |       |              |       |                    |
| Ю.-В. Алтай, 1500                               | А.     | 28.05      | 18.08    | 1.10  | 29.09        | 1.10  | 1.10               |
| С. Алтай, 340                                   | Б.     | 5.06       | 6.09     | 1.10  | –            | –     | 1.10               |
| Aquilegia sibirica Lam.(мезофит)                |        |            |          |       |              |       |                    |
| Ю.-В. Алтай, 1900                               | А.     | 27.05      | 24.06    | 20.07 | 6.08         | 24.08 | 1.10               |
| С. Алтай, 340                                   | Б.     | 27.05      | 29.06    | 28.07 | 11.08        | 1.09  | 1.10               |
| Delphinium elatum L.(мезофит)                   |        |            |          |       |              |       |                    |
| Ю.-В. Алтай, 1800                               | А.     | 27.05      | 20.07    | 24.08 | 12.09        | 1.10  | 1.10               |
| С. Алтай, 340                                   | Б.     | 27.05      | 2.08     | 12.09 | 30.09        | 1.10  | 1.10               |
| Cimicifuga foetida L.(мезофит)                  |        |            |          |       |              |       |                    |
| Ю.-В. Алтай, 1100                               | А.     | 24.05      | 12.09    | 25.09 | –            | –     | 1.10               |
| С. Алтай, 450                                   | Б.     | 29.05      | –        | –     | –            | –     | 1.10               |
| Ranunculus propingius C.A. Mey (мезофит)        |        |            |          |       |              |       |                    |
| Ю.-В. Алтай, 2250                               | А.     | 28.05      | 26.06    | 13.07 | 26.07        | 9.08  | 1.10               |
| С. Алтай, 340                                   | Б.     | 28.05      | 28.06    | 16.07 | 27.07        | 12.08 | 1.10               |
| Thalictrum minus L.(мезофит)                    |        |            |          |       |              |       |                    |
| Ю.-В. Алтай, 2000                               | А.     | 27.05      | 4.07     | 26.07 | 3.09         | 28.09 | 1.10               |
| С. Алтай, 540                                   | Б.     | 8.06       | 2.08     | 20.08 | –            | –     | 1.10               |
| Trollius asiaticus L.(мезофит)                  |        |            |          |       |              |       |                    |
| Ю.-В. Алтай, 1800                               | А.     | 28.05      | 27.06    | 4.07  | 25.07        | 12.08 | 1.10               |
| С. Алтай, 540                                   | Б.     | 28.05      | 27.06    | 6.07  | 27.07        | 18.08 | 1.10               |
| Paeonia anomala L.(мезофит)                     |        |            |          |       |              |       |                    |
| Ю.-В. Алтай, 1100                               | А.     | 27.05      | 22.06    | 1.07  | 21.08        | 26.08 | 1.10               |
| С. Алтай, 340                                   | Б.     | 30.05      | 6.07     | 12.07 | 18.09        | 29.09 | 1.10               |

Примечание. А – высокогорный экотип; Б – предгорный экотип.

Непосредственные наблюдения в природе и в культуре, изучение гербарных образцов ведущих ботанических учреждений страны показали, что при распространении видов Горного Алтая от предгорных лесных ландшафтов на юг и в горы прослеживается закономерный экологический ряд морфологических форм растений этих видов (от мезоморфных до ксероморфных). Крайним проявлением отмеченного полиморфизма в горных условиях является наличие двух генотипически обособленных экотипов – предгорного и высокогорного (Юдин, 1986, 1994, 2001). Отметим, что при изучении внутривидового разнообразия растений в природе, исследователь в силу определенных причин фиксирует это разнообразие в основном в фенотипическом, а точнее – морфологическом его выражении, тогда как генотипическая, т.е. наследственная сторона этого явления в большей части остается вне его восприятия. В связи с этим особое значение для теории и практики интродукции имеют результаты сравнительного изучения растений различных экотипов при выращивании их в одинаковых условиях культуры.

Наши исследования показали, что при выращивании растений обоих экотипов в условиях Кировска наблюдается увеличение размеров растений и нарастание вегетативной массы растений высокогорного экотипа и некоторое уменьшение этих же параметров растений предгорного экотипа, а внешние морфологические признаки растений этих экотипов приближаются к определенному мезоморфному типу, свойственному конкретным условиям вегетационного периода (высокая влажность, довольно низкие положительные температуры, непрерывный световой день) района интродукции (Семко, 1972). Следовательно, в определенном наследственном диапазоне морфологическая изменчивость изучаемых растений носит явно выраженный приспособительный характер, тогда как в отношении особенностей сезонного ритма развития на протяжении ряда лет отмечается устойчивый консерватизм экологической природы этих растений, свойственной им в природных местообитаниях.

Наследственный характер экологических требований растений изучаемых экотипов в новых условиях наиболее ярко проявился в различных сроках начала и продолжительности их основных фаз развития, таких как цветение и плодоношение. Установлено, что первыми в условиях Кировска начинают цветение растения высокогорного экотипа (Юго-Восточный Алтай) и лишь 4–43 суток спустя отмечается начало цветения растений предгорного экотипа (Северный Алтай). При этом просматривается определенная зависимость между значением установленного интервала и диапазоном эколого-ценотической пластичности вида: чем шире этот диапазон в природе, тем больше наблюдаемый интервал при интродукции и наоборот. Например, у широко-распространенных (евразийских) видов, таких как *Delphinium elatum*, *Paeonia anomala*, *Thalictrum minus*, *Aconitum volubile*, *A. septentrionale*, *A. anthoroideum* он находится в пределах 12–43 суток, тогда как у видов, относящихся к азиатской группе ареалов (*Cimicifuga foetida*, *Trollius asiaticus*, *Ranunculus propingius*, *Aconitum barbatum*, *Aquilegia sibirica*) – 2–5 суток или вообще не наблюдается.

Растения высокогорного экотипа в новых условиях, как правило, не только регулярно цветут, но и успешно плодоносят, тогда как растения предгорного экотипа (кроме азиатских видов) в большинстве случаев явно не укладываются в короткий срок вегетационного периода (106 суток) в Заполярье и, как правило, завершают годичный цикл в фазе цветения или зеленых плодов, застигнутые врасплох устойчивыми заморозками и первыми снегопадами, обычными в Хибинах в конце сентября. Биологические особенности растений данной группы таковы, что для успешного завершения годичного цикла развития генеративных побегов в указанные сроки вегетационного периода им необходимы более высокие температуры, чем те, что зафиксированы для Кировска или более длительный вегетационный период. Например, средняя месячная температура самого теплого месяца (июль) в Кировске достигает 12,5°, тогда как в предгорьях Северного Алтая – 17,8°, а продолжительность вегетационного периода – 163 суток (Агроклиматический..., 1962; Семко, 1972).

В природе растения высокогорных местообитаний толерантны к низким температурам, что и позволяет им при интродукции соответствовать условиям короткого и довольно прохладного заполярного лета. В культуре растения высокогорного экотипа демонстрируют устойчивый ритм развития, высокую ростовую активность и стабильное плодоношение, обеспечивающее регулярное семенное возобновление вида в новых условиях. Успешное выращивание этих растений в Кировске требует лишь общего агротехнического контроля.

Таким образом, вышеизложенное определенно указывает на приоритет растений высокогорного экотипа при определении перспектив введения в культуру в условиях Заполярья полезных видов Горного Алтая и еще раз на практике доказывает преимущества популяционного подхода в интродукционной работе.

#### Литература

- Аврорин Н.А., Андреев Г.Н., Головкин Б.Н., Кальвин А.А. Переселение растений на Полярный Север. Ч. 1. М.-Л., 1964. 498 с.
- Агроклиматический справочник по Горно-Алтайской А.О. Л., 1962. 84 с.
- Андреев Г.Н., Зуева Г.Н. Натурализация интродуцированных растений на Кольском Севере. Апатиты, 1990. 122 с.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Труды по прикл. бот., ген. и селекции. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109–134.
- Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции // Теоретические основы селекции растений. М.-Л., 1935. С. 17–34.
- Головкин Б.Н. Опыт оценки перспективности отдельных регионов для интродукции растений в Субарктику // Интродукционные исследования на Кольском полуострове. Апатиты, 1976. С. 47–70.
- Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 449 с.
- Лучник З.И. Декоративные растения Горного Алтая. М., 1951. 224 с.
- Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М., 1975. 28 с.
- Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. Новосибирск, 1991. 431 с.
- Семко А.П. Климатическая характеристика Полярно-альпийского ботанического сада // Флора и растительность Мурманской области. Л., 1972. С. 73–130.
- Синская Е.Н. Динамика вида. М.-Л., 1948. 524 с.
- Синская Е.Н. Вид и его структурные части на различных уровнях органического мира // Бюлл. Всесоюз. НИИ растениеводства. 1976. Вып. 91. С. 7–24.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Юдін С.І. Еколого-морфологічні особливості *Aconitum volubile* Pall. ex Koelle в умовах Гірського Алтаю // Укр. бот. журн. 1986. Вип. 43. № 6. С. 43–47.
- Юдин С.И. Биологические особенности развития *Aconitum anthoroideum* DC. в ЦБС НАН Украины // Интродукция и акклиматизация растений. 1994. Вып. 19. С. 30–33.
- Юдин С.И. Результаты интродукции растений Алтая в Киеве // Бюлл. ГБС. 2001. Вып. 182. С. 25–30.

## СОДЕРЖАНИЕ

### СЕКЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <i>Алексеева-Попова Н.В.</i> БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР ПОЛЯРНОГО УРАЛА, ОТЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ВИДОВОМУ БОГАТСТВУ .....                                                                                                                                                          | 5  |
| <i>Амелин А.В., Кондыков И.В., Чекалин Е.И., Борзенкова Г.А.</i> УСТОЙЧИВОСТЬ СОРТОВ ГОРОХА ПОЛЕВОГО К АБИОТИЧЕСКИМ И БИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ .....                                                                                                                                            | 7  |
| <i>Андросова В.И., Вержбицкая Е.В., Слободяник И.И.</i> СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ТАЛЛОМЕ ЛИШАЙНИКА <i>HYPOGYMNA PHYSOIDES(L.) NYL.</i> В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ МЕСТООБИТАНИЯ ..                                                                                                         | 10 |
| <i>Беляева А.И., Дроздова И.В.</i> УСТОЙЧИВОСТЬ ПИГМЕНТОВ <i>AVENA SATIVA</i> И <i>CUCUMIS SATIVUM</i> К ПОВЫШЕННОМУ СОДЕРЖАНИЮ CD, NI, CU, ZN И ИХ СОЧЕТАНИЯМ В ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ .....                                                                                                          | 12 |
| <i>Болондинский В.К.</i> УСТЬИЧНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ .....                                                                                                                                                                                                               | 15 |
| <i>Буболо Л.С., Кислюк И.М.</i> НИЗКАЯ ТЕМПЕРАТУРА ИМИТИРУЕТ ЭФФЕКТ СИЛЬНОГО СВЕТА, А ВЫСОКАЯ – ДЕЙСТВИЕ ЗАТЕНЕНИЯ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ .....                                                                                                                                             | 17 |
| <i>Будыкина Н.П., Алексеева Т.Ф., Хилков Н.И.</i> ЭФФЕКТИВНОСТЬ ДЕЙСТВИЯ СИНТЕТИЧЕСКИХ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА РАСТЕНИЯ ТОМАТА ( <i>LYCOPERSICON ESCULENTUM MILL</i> ) В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ВЫРАЩИВАНИЯ .....                                                                                         | 18 |
| <i>Быков О.Д.</i> ОБЩАЯ СХЕМА ВЗАИМОСВЯЗИ ПОТОКОВ И ПУЛОВ УГЛЕРОДА ПРИ ФОТОСИНТЕЗЕ И ДЫХАНИИ И ВЛИЯНИЕ НА НИХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ .....                                                                                                                                                        | 21 |
| <i>Венжик Ю. В., Фролова С. А., Котеева Н. К., Титов А. Ф.</i> СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛЕТОК ЛИСТА <i>TRITICUM AESTIVUM L.</i> (POACEAE) В НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ХОЛОДОВОЙ АДАПТАЦИИ .....                                                                                                | 24 |
| <i>Войцеховская О.В., Демченко К.Н., Баташев Д.Р., Пахомова М.В., Lohaus G., Pawlowski K., Heldt H.-W., Гамалей Ю.В.</i> СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ КОМПЛЕКСОВ «КЛЕТКА-СПУТНИК – СИТОВИДНЫЙ ЭЛЕМЕНТ» ФЛОЭМНЫХ ОКОНЧАНИЙ <i>ALONSOA MERIDIONALIS</i> O. KUNTZE (SCROPHULARIACEAE) ..... | 26 |
| <i>Галибина Н.А., Терехова Е.Н.</i> ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ .....                                                                                                                                                 | 29 |
| <i>Гамалей Ю.В.</i> ПЕРСПЕКТИВЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ И ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ .....                                                                                                                                                                                                                | 31 |
| <i>Головки Т.К., Дымова О.В., Яцко Я.Н., Табаленкова Г.Н., Далькэ И.В.</i> ПИГМЕНТНЫЙ АППАРАТ РАСТЕНИЙ: СТРУКТУРА, ФУНКЦИИ, ЭКОФИЗИОЛОГИЯ .....                                                                                                                                                   | 34 |
| <i>Гольшикин Л.В., Кузнецов М.Н.</i> АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ЛИСТЬЕВ ЯБЛОНИ ( <i>MALUS DOMESTICA</i> WORSCH.) В УСЛОВИЯХ АНТОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ .....                                                                                                                     | 37 |
| <i>Грицких М. В., Федоренко О. М., Николаевская Т. С.</i> МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ (ОСТРОВНЫХ И КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ) ПОПУЛЯЦИЙ <i>ARABIDOPSIS THALIANA</i> (L.) HEYNH. (BRASSICACEAE) .....                                                                                        | 39 |
| <i>Деревинская А. А.</i> ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОБРАБОТКЕ СЕМЯН ЗАЩИТНО-СТИМУЛИРУЮЩИМИ СОСТАВАМИ .....                                                                                                                                             | 42 |
| <i>Дроздова И.В.</i> ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ РАСТЕНИЯМИ ПОЛЯРНОГО УРАЛА РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП .....                                                                                                                                                                   | 44 |
| <i>Дроздов С.Н., Холопцева Е.С., Попов Э.Г.</i> НЕТТО-ФОТОСИНТЕЗ РАСТЕНИЙ, КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ БИОРАЗНООБРАЗИЯ .....                                                                                                                                                                     | 47 |
| <i>Ершова А.Н., Попова Н.В., Бердникова О.С.</i> ВЛИЯНИЕ ВЫСОКИХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ДИОКСИДА УГЛЕРОДА И ГИПОКСИИ НА ОБРАЗОВАНИЕ АКТИВНЫХ ФОРМ КИСЛОРОДА И АКТИВНОСТЬ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ <i>PISUM SATIVUM</i> (L) .....                                                                           | 49 |
| <i>Загирова С.В.</i> МОРФОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТВЕННИЦЫ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ .....                                                                                                                                                                                                 | 52 |
| <i>Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А.</i> ИЗМЕНЕНИЕ УДЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТНОЙ ПЛОТНОСТИ ЛИСТА РАСТЕНИЙ ВДОЛЬ ШИРОТНОГО ГРАДИЕНТА АРИДНОСТИ .....                                                                                                                                                | 55 |
| <i>Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К., Иванов Л.А., Неуймин С.И., Ладатко В.А., Воронин П.Ю.</i> ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ОТ СТРУКТУРНЫХ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТА У РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ТИПОВ .....                                                                                         | 57 |
| <i>Канаиш Е.В., Осипов Ю.А.</i> ОПТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛИСТЬЕВ ПРИ ОКИСЛИТЕЛЬНОМ СТРЕССЕ И ИХ СВЯЗЬ С УСТОЙЧИВОСТЬЮ И ПРОДУКТИВНОСТЬЮ РАСТЕНИЙ .....                                                                                                                                           | 59 |
| <i>Киреева Н.А., Водопьянов В.В., Баширова Р.М.</i> ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ .....                                                                                                                    | 62 |



|                                                                                                                                                                                                         |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Кириллова И.Г. ОСОБЕННОСТИ ВЛИЯНИЯ МЕЛАФЕНА НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КАРТОФЕЛЯ .....                                                                                                       | 64  |
| Ктиторова И.Н., Скобелева, О.В., Шибанов Д.В. О ПРИЧИНАХ УСКОРЕНИЯ ПРОДОЛЬНОГО РОСТА КОРНЕЙ ЯЧМЕНЯ ПРИ ЗАМЕНЕ В СРЕДЕ НИТРАТА НА ХЛОРИД .....                                                           | 66  |
| Лабунская Е.А., Леонтьева М.Р., Чуб В.В. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПЛАСТИД БЕЛОЙ И ЗЕЛЕННОЙ ЗОН ПЕСТРОЛИСТНОЙ ХИМЕРЫ <i>FICUS BENJAMINA</i> CV. 'STARLIGHT' .....                            | 69  |
| Ладатко Н.А., Иванова Л.А., Скаженник М.А. ПРОДУКТИВНОСТЬ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РИСА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ .....                  | 70  |
| Мелещенко С. Н., Канаиш Е.В., Радченко С. С. КСЕРОМОРФНАЯ СТРУКТУРА ЛИСТЬЕВ КАК МАРКЕРНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЯ .....                                                                        | 73  |
| Мельникова А.Н., Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Баташев Д.Р., Войцеховская О.В., Pawlowski K., Гамалей Ю.В. РОЛЬ ВОССТАНАВЛИВАЮЩЕГО ДИСАХАРИДА РУТИНОЗЫ В ТРАНСПОРТЕ АССИМИЛЯТОВ У СЕМ. DATISCACEAE ..... | 76  |
| Молчанов А.Г. ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И АВТОТРОФНОЕ ДЫХАНИЕ ДУБОВОГО ДРЕВОСТОЯ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДОБЕСПЕЧЕННОСТИ .....                                                                    | 77  |
| Новицкая Л. Л. ОГРАНИЧЕНИЕ АРЕАЛА КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ .....                                                                                                  | 81  |
| Перк А.А., Петров К.А. АКТИНОРИЗНЫЕ КЛУБЕНЬКИ У РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ .....                                                                                                                             | 83  |
| Петров К.А., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Перк А.А. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА У <i>EQUISETUM VARIEGATUM</i> ( <i>EQUISETACEAE</i> ) .....                                               | 86  |
| Пономарев А.Г., Татаринова Т.Д., Алексеев В.А., Перк А.А., Бубякина В.В. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ <i>BETULA PLATYPHYLLA</i> К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ КРИОЛИТОЗОНЫ .....            | 89  |
| Предеина Е. В., Войцеховская О. В. НЕЗАВИСИМОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ СИМПЛАСТНЫХ КОНТАКТОВ ОТ ОГРАНИЧЕНИЙ АПОПЛАСТНОГО ТРАНСПОРТА НА ГРАНИЦЕ МЕЗОФИЛЛА И ФЛОЭМЫ У РАСТЕНИЙ С СИМПЛАСТНОЙ ЕЕ ЗАГРУЗКОЙ .....    | 92  |
| Прохоренко Н.Б. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ СФЕРЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ .....                                                                                            | 93  |
| Пузина Т.И., Прудников П.С. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ АДАПТИВНОГО ДЕЙСТВИЯ СЕЛЕНА ПРИ ГИПОТЕРМИИ В ПОБЕГАХ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ <i>SOLANUM TUBEROSUM</i> .....                                                  | 96  |
| Ронжина Д.А., Иванов Л.А. СТРУКТУРА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ .....                                                                                       | 99  |
| Сазонова Т.А., Придача В.Б. ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ .....                                                                                                    | 102 |
| Саматова И.С., Шарова Е.И., Щипарев С.М., Гавриленко Т.А., Медведев С.С. РАЗВИТИЕ МИКРОРАСТЕНИЙ ЕЖЕВИКИ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ХРАНЕНИИ <i>IN VITRO</i> .....                                                   | 104 |
| Семихатова О.А., Кирпичникова О.В. О ПРИЧИНАХ БОЛЬШОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ У РАСТЕНИЙ СЕВЕРА И ГОР .....                                                                                               | 107 |
| Семкина Л.А., Шавнин С.А. ФЛУОРЕСЦЕНТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЕРВИЧНЫХ ЗВЕНЬЕВ ФОТОСИНТЕЗА КРАСНЫХ И ЗЕЛЕННЫХ ЛИСТЬЕВ БАРБАРИСА ОБЫКНОВЕННОГО .....                                                          | 109 |
| Синявина Н.Г., Макарова Г.А., Канаиш Е.В. ОЦЕНКА ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИМИ МЕТОДАМИ В РЕГУЛИРУЕМОЙ АГРОЭКОСИСТЕМЕ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К ДЕЙСТВИЮ УФ-В РАДИАЦИИ .....                                     | 111 |
| Скоробогатова В.И., Щербакова Л.Ф., Скоробогатов А.Г., <u>Щербаков А.А.</u> ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОДЕГРАДАЦИИ КСЕНОБИОТИКОВ РАСТЕНИЯМИ ПОДСОЛНЕЧНИКА И ВОДНОГО ГИАЦИНТА .....                | 114 |
| Слемнев Н.Н., Маслова Т.Г., Алтанцоож А., Цоож Ш. СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ ПЛАСТИД У РАСТЕНИЙ КЛЮЧЕВЫХ СООБЩЕСТВ ПОДТАЕЖНО-ЛЕСОСТЕПНОГО ПОЯСА ЗАПАДНОГО ХЭНТЭЯ (МОНГОЛИЯ) ....                              | 116 |
| Смирнова Л.О., Кошкин В.А., Лоскутов И.Г., Матвиенко И.И. ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДА НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И ЭЛЕМЕНТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ОВСА РАЗЛИЧНОГО ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ .....         | 118 |
| Сорокина Г.И. ВЛИЯНИЕ УРОВНЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА ПОЧВЕННУЮ БИОТУ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЯ КАРТОФЕЛЯ .....                                                                              | 120 |
| Софронова В.Е., Петров К.А., Чепалов В.А., Перк А.А. КАРОТИНОИДЫ И ОСЕННЯЯ АДАПТАЦИЯ РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ .....                                                                                        | 123 |
| Спиридонова Е.А., Шерудило Е.Г., Шиббаева Т.Г., Сысоева М.И. ВЛИЯНИЕ ЕЖЕСУТОЧНЫХ КРАТКОВРЕМЕННЫХ СНИЖЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ФОРМИРОВАНИЕ ГАБИТУСА РАСТЕНИЙ ОГУРЦА В УСЛОВИЯХ РАЗНЫХ ФОТОПЕРИОДОВ .....     | 125 |

|                                                                                                                                                                                                                                          |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Сысоева М.И., Шерудило Е.Г., Марковская Е.Ф. РОЛЬ ФИТОХРОМА В ФОРМИРОВАНИИ ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА ПРИ КРАТКОВРЕМЕННЫХ И ДЛИТЕЛЬНЫХ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЯХ .....                                                     | 127 |
| Титов А.Ф., Казнина Н.М., Шалыго Н.В., Радюк М.С., Будакова Е.А., Лайдинен Г.Ф., Таланова В.В., Таланов А.В., Венжик Ю.В., Батова Ю.В. УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА ROSEAE К КАДМИЮ .....                                             | 129 |
| Тютерева Е.В., Иванова А.Н., Войцеховская О.В. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА МУТАНТНЫХ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ <i>CHLORINA 3613</i> ПРИ СМЕНЕ УРОВНЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ .....                         | 132 |
| Удалова О. Р., Канаиш Е. В. ВЛИЯНИЕ КИСЛОТНО-ЩЕЛОЧНОЙ РЕГЕНЕРАЦИИ КОРНЕОБИТАЕМОЙ СРЕДЫ НА ПОКАЗАТЕЛИ АКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ И УРОЖАЙНОСТЬ РАСТЕНИЙ ТОМАТА .....                                                            | 134 |
| Цуканова М.А., Пузина Т.И. ВЛИЯНИЕ СЕЛЕНИТА НАТРИЯ НА РОСТ КЛУБНЕЙ <i>SOLANUM TUBEROSUM</i> И ФОРМИРОВАНИЕ ФЕЛЛЕМЫ В ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДОСНАБЖЕНИЯ И ПРИ ЗАСУХЕ .....                                                               | 135 |
| Цыганова А.В., Цыганов В.Е., Бревин Н. Дж., Тихонович И.А. РОЛЬ ПЕРЕКИСИ ВОДОРОДА В ИНФЕКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ ПРИ РАЗВИТИИ СИМБИОТИЧЕСКИХ КЛУБЕНЬКОВ У ГОРОХА ( <i>PISUM SATIVUM</i> L.) ..                                                  | 138 |
| Цыганов В.Е., Жернаков А.И., Кулаева О.А., Цыганова А.В., Балушка Ф., Нох М., Эллис Н., Тихонович И.А. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ И СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ ГОРОХА ПОСЕВНОГО ( <i>PISUM SATIVUM</i> L.) К ТОКСИЧНЫМ КОНЦЕНТРАЦИЯМ КАДМИЯ ..... | 140 |
| Чеботарева К.Е., Гамалей Ю.В. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОЙ И ЗЕЛЕНОЙ ЗОН ПЕСТРОГО ЛИСТА <i>COLEUS BLUMEI</i> VENTH. ....                                                                                               | 143 |
| Чернобровкина Н. П. ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ ХВОИ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СВЯЗИ С ОБЕСПЕЧЕННОСТЬЮ БОРОМ .....                                                                                                        | 144 |
| Шереметьев С.Н. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ КОРРЕЛЯЦИИ В ЛИСТЯХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ .....                                                                                                                                                 | 147 |
| Шерстнёва О.А., Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Буболо Л.С. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА У ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ В ХОДЕ КРУГЛОДИЧНОГО ЦИКЛА .....                                        | 149 |
| Шихова Н. С. ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТЬ В НАКОПЛЕНИИ СВИНЦА ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ В ПРИРОДНЫХ И ТЕХНОГЕННЫХ УСЛОВИЯХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ .....                                                                                                          | 152 |
| Шмакова Н.Ю., Марковская Е.Ф. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ И ЛИШАЙНИКОВ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ АРКТИКИ И СУБАРКТИКИ .....                                                                                       | 155 |
| Шпак О.В., Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М. СО <sub>2</sub> -ГАЗООБМЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЕЛЕННЫХ МХОВ В ХИБИНАХ .....                                                                                                                         | 157 |
| Ялынская Е.Е. УСТОЙЧИВОСТЬ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ К СНЕЖНОМУ ШОТТЕ, КАК ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ДИАГНОСТИКИ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ РАСТЕНИЙ БОРОМ .....                                                                       | 160 |

#### СЕКЦИЯ ИНТРОДУКЦИЯ

|                                                                                                                                                               |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Абакарова Б.А. ИНТРОДУКЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>ROSA</i> L. СЕКЦИИ <i>CINNAMOMEAE</i> DC. НА ГУНИБСКОМ ПЛАТО .....                                          | 167 |
| Ажиев А.Б., Юлдашева А.К., Абатова Ф.Р. МОРФОГЕНЕЗ <i>DISTICHLIS SPICATA</i> (L.) GREENE ИНТРОДУЦИРОВАННОГО В ЮЖНОМ ПРИАРАЛЬЕ .....                           | 168 |
| Алексеева Н.Б. РЕДКИЕ, ОХРАНЯЕМЫЕ РАСТЕНИЯ В КОЛЛЕКЦИИ ИРИДАРИЯ БОТАНИЧЕСКОГО САДА БИН РАН .....                                                              | 170 |
| Алибегова А.Н. ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ <i>ALLIUM GUNIBICUM</i> MISCZ. EX GROSSH. ( <i>ALLIACEAE</i> ) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ .....              | 172 |
| Андриянова Е.А. О ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН ТУНДРОВЫХ ИВ СЕВЕРА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА .....                                                                                | 174 |
| Арнаутова Е.М. НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ КОМПЛЕКТОВАНИЯ И ЭКСПОНИРОВАНИЯ ОРАНЖЕРЕЙНЫХ КОЛЛЕКЦИЙ (НА ПРИМЕРЕ КОЛЛЕКЦИЙ БОТАНИЧЕСКОГО САДА БИН ИМ. В.Л. КОМАРОВА РАН) .... | 176 |
| Арнаутов М.Н. ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЕ ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ .....                                                                                     | 179 |
| Баранова М.В. РИТМЫ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ЛУКОВИЧНЫХ РАСТЕНИЙ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ БИН ИМ. В.Л. КОМАРОВА РАН ПРИ ИНТРОДУКЦИИ .....                                | 181 |
| Башинская О.С., Маевский В.В., Субботин А.Г. ИНТРОДУКЦИЯ ОДНОЛЕТНИХ КОРМОВЫХ ТРАВ В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ .....                                  | 183 |
| Бегия С.М. ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЛЕСНОЙ ИНТРОДУКЦИИ В КОЛХИДСКОМ ФЛОРИСТИЧЕСКОМ РЕФУГИУМЕ (НА ПРИМЕРЕ АБХАЗИИ) .....                                         | 185 |

|                                                                                                                                                                  |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Белоусова Т.П. ОБ ИНТРОДУКЦИИ СУБТРОПИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ ФОНДОВОЙ ОРАНЖЕРЕИ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН .....                                   | 187 |
| Борисова Е.А., Фролова О.В. АНАЛИЗ ДЕНДРОФЛОРЫ ГОРОДА ИВАНОВО .....                                                                                              | 190 |
| Бурменко Ю.В., Сорокопудов В.Н., Резанова Т.А. ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ <i>RIBES AUREUM</i> PUSCH .....                                                          | 192 |
| Васильев С.В., Чепик Ф.А. РОСТ И СОСТОЯНИЕ САМОСЕВА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ГОРОДСКИХ УСЛОВИЯХ .....                                                                | 194 |
| Васильева И.М. РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ В КОЛЛЕКЦИИ АРИДНЫХ ОБЛАСТЕЙ ЗЕМЛИ БОТАНИЧЕСКОГО САДА БИН РАН .....                                                               | 196 |
| Васильев Н.П., Ольшевская Е.В., Смирнов Ю.С. БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ РОДА <i>ASTILBE</i> .....                                 | 199 |
| Виравчева Л.Л., Кудрявцева О.В. АНАЛИЗ КОЛЛЕКЦИОННОГО ФОНДА ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ МНОГОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ ОТКРЫТОГО ГРУНТА ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ..... | 200 |
| Волкова Г.А. РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИИ МАЛОРАСПРОСТРАНЕННЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ .....                                      | 203 |
| Габиева А.Р., Асадулаев З.М., Абдуллаева Э.А. ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЮВЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ РОДА <i>LONICERA</i> L. В УСЛОВИЯХ ГУНИБСКОГО ПЛАТО .....         | 206 |
| Гавриленко И.Г. БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ <i>RANUNCULACEAE</i> .....                                                   | 208 |
| Гонтарь О.Б., Ильина Л.П., Польшина Т.Н. ПЕРСПЕКТИВЫ ИНТРОДУКЦИИ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ НА КОЛЬСКОМ СЕВЕРЕ .....                           | 211 |
| Горницкая И.П., Ткачук Л.П. ИНТРОДУКЦИЯ ВИДОВ ТРОПИЧЕСКОЙ И СУБТРОПИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ ПОРЯДКА <i>ASPARAGALES</i> В ДОНЕЦКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД НАН УКРАИНЫ .....        | 213 |
| Горохова С.В. РАЗВИТИЕ САЖЕНЦЕВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>JUGLANS</i> L. В УСЛОВИЯХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ .....                                                          | 215 |
| Грудзинская Л.М., Тажкулова Н. ИНТРОДУКЦИОННАЯ ОЦЕНКА РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА <i>APIACEAE</i> LINDL. ....                                                             | 217 |
| Дарман Г.Ф. ИНТРОДУКЦИЯ УЗКОЛОКАЛЬНОГО ЭНДЕМА Р. БУРЕЯ – <i>TARAXACUM LINEARE</i> .....                                                                          | 220 |
| Демидов А.С., Потапова С.А. ВОПРОСЫ ТЕОРИИ И МЕТОДЫ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ, РАЗРАБОТАННЫЕ В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН .....                    | 222 |
| Денисов Н.И. ИНТРОДУКЦИЯ ДЕРЕВЯНИСТЫХ ЛИАН В УМЕРЕННОМ ПОЯСЕ ЕВРАЗИИ .....                                                                                       | 224 |
| Дорофеева Л.М. КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА КОЛЛЕКЦИИ РОДА <i>ACER</i> L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ НА УРАЛЕ ..                                                                      | 227 |
| Дубенская Г.И. ФЛОРА ГРАНИТНЫХ НАБЕРЕЖНЫХ (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, КАНАЛ ГРИБОЕДОВА, РЕКА МОЙКА) .....                                                                  | 229 |
| Елисафенко Т.В. ПЕРВИЧНАЯ ОЦЕНКА ИНТРОДУКЦИИ ВИДОВ РОДА <i>VIOLA</i> L. В ЦСБС СО РАН (Г. НОВОСИБИРСК) .....                                                     | 230 |
| Жавкина Т.М. ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ ЛИАНОВЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА САМАРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА И В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ .....               | 233 |
| Залибеков М.Д., Хасеева З.Б. КРАТКИЕ ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ РОДА <i>SORBUS</i> L. В ГОРНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ДНЦ РАН .....                                            | 234 |
| Золкин С.Ю. ЭКСПОЗИЦИИ И КОЛЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ ФОНДОВОЙ ОРАНЖЕРЕИ ГБС РАН: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ .....                                       | 237 |
| Калугин Ю.Г. СОПРЯЖЕННОСТЬ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>ACER</i> L. С ФЕНОЛОГИЧЕСКИМ КАЛЕНДАРЕМ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА .....                               | 240 |
| Катомина А.П., Новикова Л.А. ПОВЕДЕНИЕ ОСЕННЕЦВЕТУЩИХ ГЕОФИТОВ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ .....                                                           | 243 |
| Кин Н.О. ИНТРОДУЦЕНТЫ БУЗУЛУКСКОГО БОРА .....                                                                                                                    | 246 |
| Коломейцева Г.Л., Кузнецов А.Н. ЗАВИСИМОСТЬ СПЕКТРОВ ЦВЕТЕНИЯ ОРХИДНЫХ ОТ ТЕМПЕРАТУРНЫХ РЕЖИМОВ ЗАЩИЩЕННОГО ГРУНТА .....                                         | 247 |
| Коляда Н.А. СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА ГОРТЕНЗИЕВЫЕ В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ДВО РАН .....                                                | 250 |
| Коротков О.И. ФОРМИРОВАНИЕ И КОМПЛЕКСНОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ КЛЕМАТИСОВ (РОД <i>CLEMATIS</i> L.) .....                                                            | 252 |
| Кочетов А.А. НОВЫЙ ПОДХОД К ПОСТРОЕНИЮ ТЕОРИИ И СОЗДАНИЮ МЕТОДОЛОГИИ УСКОРЕННОЙ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ .....                                                       | 254 |

|                                                                                                                                                                                                                                                  |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Кудрявцева О.В., Виравцева Л.Л. ПЕРСПЕКТИВЫ ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МНОГОЛЕТНИХ ТРАВЯНИСТЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ ОТКРЫТОГО ГРУНТА ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОГО САДА .....                                                                                    | 257 |
| Лантратова А.С., Егличева А.В. ИНТРОДУКЦИОННЫЕ РЕЗЕРВАТЫ – ИСТОЧНИКИ ОБОГАЩЕНИЯ ГЕНО-ФОНДА ДЕНДРОФЛОРЫ СЕВЕРНЫХ РЕГИОНОВ РОССИИ .....                                                                                                            | 260 |
| Лещанкина В.В., Кудашкина З.П. ОБ ИНТРОДУКЦИИ РАСТОРОПШИ ПЯТНИСТОЙ ( <i>SILYBUM MARIANUM</i> (L.) GAERTN. ( <i>ASTERACEAE</i> )) В МОРДОВИИ .....                                                                                                | 262 |
| Ломоносова М.Н. ЗНАЧЕНИЕ ИНТРОДУКЦИОННОГО ЭКСПЕРИМЕНТА ПРИ ИЗУЧЕНИИ СИСТЕМАТИКИ И ТАКСОНОМИИ РОДА <i>SUAEDA</i> ( <i>CHENOPODIACEAE</i> ) .....                                                                                                  | 264 |
| Магомедов М.А., Магомедова М.М., Дибиров М.Д. РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИОННОГО АНАЛИЗА ВИДОВ РОДА <i>Iris</i> L. В ГОРНЫХ УСЛОВИЯХ ДАГЕСТАНА .....                                                                                                    | 266 |
| Мальшова С.К. ОЦЕНКА ЗИМОСТОЙКОСТИ ВИДОВ РОДА <i>LONICERA</i> L., ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ДВО РАН .....                                                                                                               | 268 |
| Минеева Л.Ю., Борисова Е.А., Хитерман И.Б. РАСТЕНИЯ КРАСНОЙ КНИГИ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ИВАНОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА .....                                                                               | 270 |
| Молчанова О.И. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ МЕТОДОВ ДЛЯ СОХРАНЕНИЯ ГЕНОФОНДА РАСТЕНИЙ <i>EX SITU</i> .....                                                                                                                                   | 271 |
| Морозова Г.Ю. К ОЦЕНКЕ ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ УРБОПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ...                                                                                                                                                                 | 274 |
| Мулдашев А.А., Галеева А.Х., Маслова Н.В. О СОЗДАНИИ «ПРИРОДНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА» В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН .....                                                                                                                             | 277 |
| Нездийминова О.В. СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ МЕСТНЫХ ДИКОРАСТУЩИХ ТРАВ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В ПОЙМЕ Р. ЛЕНА .....                                                                                                                                 | 280 |
| Нестерова С.В., Вржосек Э.В., Олишевская Г.А. ПОКОЙ И ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН С НЕДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫМ ЗАРОДЫШЕМ (СЕМ. <i>ARISTOLOCHIACEAE</i> , <i>BERBERIDACEAE</i> , <i>PAPAVERACEAE</i> , <i>RANUNCULACEAE</i> , <i>VITACEAE</i> ) ..... | 282 |
| Одегова М. А., Кривошапкина Н.П., Рожина Е.Д. ВЕРТИКАЛЬНОЕ ОЗЕЛЕНЕНИЕ ИНТЕРЬЕРОВ ОБЩЕСТВЕННЫХ ЗДАНИЙ В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ .....                                                                                                         | 285 |
| Остроградский П.Г. ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ЗА ПЕРИОД С 1936 ПО 2007 ГГ. ....                                                                                                                                       | 287 |
| Павлова Е.О., Коробкова Т.С., Сабарайкина С.М. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ РОДА <i>CRATAEGUS</i> L. В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ .....                                                                                             | 289 |
| Павлова П.А., Перк А.А., Егорова М.С. ВЛИЯНИЕ БИОСТИМУЛЯТОРА ИЗ САПРОПЕЛЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ИНТРОДУЦЕНТОВ В УСЛОВИЯХ МНОГОЛЕТНЕЙ МЕРЗЛОТЫ .....                                                                                                 | 291 |
| Паутова И.А. ИТОГИ ИНТРОДУКЦИОННЫХ РАБОТ НА ПИТОМНИКЕ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ БИН РАН .                                                                                                                                                                | 294 |
| Полетаева И.И. АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОГО МНОГООБРАЗИЯ <i>RHODIOLA ROSEA</i> L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ .....                                                                                                                                                 | 296 |
| Попова О.С., Григорьевская А.Я. ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫЙ ВИДОВОЙ И ФОРМОВОЙ СОСТАВ ИНТРОДУЦЕНТОВ ОТДЕЛА <i>MAGNOLIOPHYTES</i> В ОЗЕЛЕНЕНИИ Г. ВОРОНЕЖА .....                                                                                       | 298 |
| Потапов А.А. ИНТРОДУКЦИЯ ЛЮПИНА ЖЕЛТОГО ( <i>LUPINUS LUTEUS</i> L.) И ЛЮПИНА УЗКОЛИСТНОГО ( <i>LUPINUS ANGUSTIFOLIUS</i> L.) В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ .....                                                                                             | 301 |
| Прохоров А.А. РОЛЬ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ В СОХРАНЕНИИ И МОБИЛИЗАЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ .....                                                                                                                                     | 302 |
| Путенихин В.П., Фарукинина Г.Г. ИНТРОДУКЦИЯ КЕДРА СИБИРСКОГО ( <i>PINUS SIBIRICA</i> DU TOUR) В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ .....                                                                                                                      | 305 |
| Рогожина Т.Ю., Борисова С.З. ИНТРОДУКЦИОННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ СЕМ. <i>RANUNCULACEAE</i> JUSS. В ЯКУТИИ .....                                                                                                                   | 307 |
| Розно С.А., Кавеленова Л.М. К ВОПРОСУ О БИОЛОГИЧЕСКОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЛЕСОСТЕПНОГО ПОВОЛЖЬЯ ДРЕВЕСНЫМИ ИНТРОДУЦЕНТАМИ .....                                                                                                      | 309 |
| Саодатова Р.З. РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА ЭКСПОЗИЦИИ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ ГЭС РАН ..                                                                                                                                                              | 311 |
| Сафаров А.К. ИНТРОДУКЦИЯ ПЕРСПЕКТИВНЫХ КОРМОВЫХ КУЛЬТУР В УЗБЕКИСТАНЕ .....                                                                                                                                                                      | 313 |
| Сафаров К.С. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ИНТРОДУКЦИЯ СОЛЕУСТОЙЧИВЫХ РАСТЕНИЙ В ЮЖНОМ ПРИАРАЛЬЕ. ....                                                                                                                                   | 316 |
| Святковская Е.А., Тростенюк Н.Н. ИНТРОДУКЦИЯ ОДНОЛЕТНИХ И ДВУЛЕТНИХ ТРАВЯНИСТЫХ ЦВЕТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ В ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ-ИНСТИТУТЕ .....                                                                                        | 318 |
| Седельникова Л.Л. ИНТРОДУКЦИЯ КОРНЕВИЩНЫХ, ЛУКОВИЧНЫХ И КЛУБНЕЛУКОВИЧНЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ В ЦЕНТРАЛЬНОМ СИБИРСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ .....                                                                                              | 320 |

|                                                                                                                                                                                                                      |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Сиротин А.А., Дейнека В.И., Сиротина С.С. О ВОЗМОЖНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ АДОНИСА ЛЕТНЕГО ( <i>ADONIS AESTIVALIS</i> ) КАК ИСТОЧНИКА АСТАКСАНТИНА .....                                                                    | 323 |
| Скупченко Л.А. ОПЫТ ИНТРОДУКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ В СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ .....                                                                                       | 325 |
| Соболева М.Н. ИНТРОДУКЦИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПАПОРОТНИКОВ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ САМГУ ..                                                                                                                                  | 328 |
| Соколова Е.А., Горина В.М., Тульчий М.С. БИОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЛИВЫ АЛЬПИЙСКОЙ ( <i>PRUNUS BRIGANTICA</i> ) И ЕЕ ГИБРИДОВ С АБРИКОСОМ ОБЫКНОВЕННЫМ И АЛЫЧОЙ ( <i>ROSACEAE</i> ) ..... | 330 |
| Супрун Н.А., Филимонова Е.С. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЦВЕТКА <i>HEDYSARUM GRANDIFLORUM</i> PALL. ( <i>FABACEAE</i> ) .....                                                                             | 332 |
| Сысолятина А.Е., Коробкова Т.С. ЛИАНЫ СЕМЕЙСТВА <i>RANUNCULACEAE</i> JUSS. В ЯКУТСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ .....                                                                                                        | 333 |
| Таран А.А. РАЗВИТИЕ ОДНОЛЕТНЕГО СТЕБЛЯ <i>ROBINIA PSEUDOACACIA</i> L. В УСЛОВИЯХ САХАЛИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ДВО РАН .....                                                                                       | 335 |
| Тетеря О.П., Наврошь Е.Н. РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ, КУЛЬТИВИРУЕМЫЕ В ОРАНЖЕРЕЕ БОТАНИЧЕСКОГО САДА – ИНСТИТУТА ДВО РАН .....                                                                                 | 336 |
| Ткаченко К.Т. ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ – КАК КРИТЕРИЙ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ДИАСПОР .....                                                                                                                                      | 339 |
| Трулевич Н.В. СОЗДАНИЕ МНОГОЛЕТНИХ УСТОЙЧИВЫХ СОЧЕТАНИЙ РАСТЕНИЙ ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ ...                                                                                                                                 | 341 |
| Тукачев С.Н., Шишов А.Д. СИСТЕМНЫЙ (ГЕНОМНО-АДАПТИВНЫЙ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ) ПОДХОДЫ К ИНТРОДУКЦИИ РАЗЛИЧНЫХ ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ГРУПП РАСТЕНИЙ .....                                                               | 343 |
| Тхазаплижева Л.Х., Шхагапсоев С.Х. ОЦЕНКА ИНТРОДУКЦИИ НЕКОТОРЫХ ЛУКОВИЧНЫХ В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА КБГУ .....                                                                                                  | 344 |
| Урусов В.М., Чипизубова М.Н., Варченко Л.И., Лобанова И.И. О ВОЗМОЖНОСТЯХ ИНТРОДУКЦИИ ХВОЙНЫХ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА .....                                                                                     | 347 |
| Фадеева И.В., Егоров А.А. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЗИМНЕГО ПОКОЯ У <i>TILIA CORDATA</i> MILL. И <i>T. PLATYPHYLLOS</i> SCOP. В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ .....                                                                       | 350 |
| Федоров И.А., Павлова П.А. ЯКУТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД И ОХРАНА РЕДКИХ РАСТЕНИЙ ЯКУТИИ                                                                                                                                 | 353 |
| Федосеева Г.П., Халатян О.В., Оконешникова Т.Ф. ИНТРОДУКЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>AMARANTHACEAE</i> НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ .....                                                                                     | 355 |
| Федотова И.Э., Ефремова О.В., Колесникова А.Ф. ИЗУЧЕНИЕ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ВИДОВ РОДА <i>PRUNUS</i> В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОГО РАЙОНА РОССИИ .....                                                                  | 357 |
| Фирсов Г.А., Орлова Л.В. НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ ХВОЙНЫХ В РОССИИ .                                                                                                                                | 360 |
| Хабибов А.Д., Кумаева У.Х., Шахбанова С.Ш. ИНТРОДУКЦИОННЫЙ АНАЛИЗ <i>NIGELLA SATIVA</i> L. ВО ВНУТРЕННЕГОРНОМ ДАГЕСТАНЕ .....                                                                                        | 363 |
| Цейтин Н.Г., Васильев Н.П. ИНТРОДУКЦИЯ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ УЧАСТКЕ В ВОЛХОВСКОМ РАЙОНЕ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ .....                                                     | 366 |
| Чепик Ф.А. ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ .....                                                                                                                         | 368 |
| Чубатова Н.В. ОНТОГЕНЕЗ И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ <i>SILENE DICHOTOMA</i> ENRH. ( <i>CARYOPHYLLACEAE</i> )                                                                                                                 | 371 |
| Шевчук С.В. СОЗДАНИЕ ЭКСПОЗИЦИОННОГО УЧАСТКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ВЕРЕСКОВЫХ ( <i>ERICACEAE</i> ) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ 1–3 ЛЕТНИХ МАЛООБЪЕМНЫХ КОНТЕЙНЕРИЗИРОВАННЫХ САЖЕНЦЕВ .....                                   | 373 |
| Шелехова О.М. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ КОЛЛЕКЦИИ АСТИЛЬБЫ БОТАНИЧЕСКОГО САДА-ИНСТИТУТА ДВОРАН .....                                                                                                                     | 375 |
| Шилова И.В., Машурчак Н.В. ФЕНОРИТМ КРОВОХЛЕБКИ ЛЕКАРСТВЕННОЙ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В УСЛОВИЯХ Г. САРАТОВА .....                                                                                                           | 377 |
| Шумихин С.А., Плюснина М.А. СУТОЧНАЯ РИТМИКА ЦВЕТЕНИЯ ГЛАДИОЛУСА ГИБРИДНОГО В УСЛОВИЯХ ПРЕДУРАЛЬЯ .....                                                                                                              | 380 |
| Юдин С.И. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ ГОРНОГО АЛТАЯ В УСЛОВИЯХ КОЛЬСКОГО ЗАПОЛЯРЬЯ .....                                                                                                              | 382 |



Научное издание

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ  
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ  
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

*Материалы всероссийской конференции*

**ЧАСТЬ 6**

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ  
ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ**

*Материалы публикуются в авторской редакции*

Ответственные за выпуск:

*Крышень А.М.*

*Сысоева М.И.*

*Тимофеева В.В.*

*Фото И. Георгиевского*

*Рисунок на обложке Т. Анненкова*

Сдано в печать 14.08.08 г. Формат 60х84<sup>1/8</sup>. Гарнитура Times New Roman.

Печать офсетная. Уч.-изд. л. 45,0. Усл. печ. л. 45,5. Тираж 400 экз.

Изд. № 107. Заказ № 741.

Карельский научный центр РАН  
Редакционно-издательский отдел  
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50