

Министерство образования Российской Федерации
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

БЮЛЛЕТЕНЬ

БОТАНИЧЕСКОГО САДА САРАТОВСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ВЫПУСК 2

Издательство «НАУЧНАЯ КНИГА»

Саратов 2003

УДК 58
ББК 28.0Я43
Б 33

Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. — Саратов: Изд-во «Научная книга», 2003. - Вып. 2. - 300 с.: ил.

Во втором выпуске «Бюллетеня Ботанического сада Саратовского государственного университета» опубликованы материалы научных исследований, проводимых учеными Саратовских вузов и научных учреждений на современном этапе. Рассмотрены проблемы изучения флоры и растительности, охраны растительного мира, интродукции, физиологии, генетики, репродуктивной биологии, эволюции растений.

Для специалистов в области естествознания, студентов, аспирантов, педагогов, сотрудников природоохранных структур.

Редакционная коллегия:

*М.А. Березуцкий, В.А. Болдырев, В.И. Горин,
Н.Х. Еналеева (отв. редактор), А.С. Кашиш, А.В. Панин (секретарь),
С.А. Степанов, В.С. Тырнов, И.В. Шилова, Г.В. Шляхтин*

УДК 58
ББК 28.0Я43

ISSN 1682-1637
ISBN 5-93888-276-1

© Издательство «Научная книга», 2003
© Авторы статей, 2003

ФЛОРИСТИКА

УДК 581.9 (470.44)

НОВЫЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

И.В. Шилова, Т.Б. Решетникова, А.В. Панин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Территория Саратовской области, расположенная на юго-востоке Европейской части России, находится в пределах трех природных зон: лесостепной, степной и полупустынной. Это определяет своеобразие флоры и растительности области.

История изучения флоры Саратовской области начинается с работ К.К. Клауса, относящихся к началу XIX века (Клаус, 1901). Флоре Саратовской области посвящены несколько монографий (Конспект ..., 1977-1984; Флора ..., 1986-1991; Еленевский и др., 2000; 2001) и целый ряд статей. Но, несмотря на двухвековую историю изучения флоры области, до сих пор продолжают накапливаться сведения о новых местонахождениях редких растений, обнаруживаются все новые и новые аборигенные виды. Настоящая заметка посвящается новым флористическим находкам в Саратовской области (в пределах Правобережья).

Matteuccia sthrutiopsis (L.) Tod. – Воскресенский р-н, окр. с. Чардым, овраг Большой. 12.07.1997. А. Панин. Новость для флоры района.

Stipa tirsia Stev. – Базарно-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка, урочище "Крутые горы", разнотравная поляна в смешанном лесу. 24.05.2002 г. Т. Решетникова, А. Капшин

Veratrum lobelianum Bernh. – Город Саратов, Кумысная поляна. По берегам ручья в окр. родника «Малинового». 05.05.1996. А. Панин. В «Определителе растений ...» (Еленевский и др., 2002) для Саратовского р-на не приводится.

Fagopyrum tataricum (L.) Gaerth. – Аткарский район. Насыпь вдоль железной дороги к югу от г. Аткарска. 11.07. 2002 г. Т. Решетникова, А. Капшин.

Lychnis chalconica L. Аткарский р-н, окр. г. Аткарск, пойма р. Медведицы. 07.2001. И. Шилова, А. Панин. Редкий, занесенный в «Красную книгу Саратовской области» (1996) вид.

Caltha palustris L. – Красноармейский р-н, окр. с. Бобровка, топкое место близ пруда. 28.07.2002 г. Т. Решетникова.

Hedysarum grandiflorum Pall. – Базарно-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка, разнотравно-типчаковая степь на склонах урочища "Сорочья вершина". 25.05. 2002 г. Т. Решетникова, А. Капшин. Отмечался там же ранее И.В. Шиловой в 1984 г.

Pulmonaria mollis Wulf. ex Honem. – Базарно-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка, урочище "Крутые горы", сосновый лес. 24.05.2002 г. Т. Решетникова, А. Капшин. Новость для флоры района.

Linum perenne L. – I. Базарно-Карабулакский р-н. Остепненно-луговое сообщество близ балки "Сорочья вершина" в 1 км от с. Алексеевка. 25.05.2002 г.

Т. Решетникова, А. Кашин. Ранее собирався здесь же и И.В. Шиловой; 2. Саратовский р-н, окр. г. Саратова, г. Буданова, северный склон. 8.07.1999 г. А. Панин.

Acer campestre L. – Поселок Юбилейный. Лесной массив "Сосенки". Обочина дороги от Усть-Курдюмской трассы к Волге. 5. 08.2001 г. Т. Решетникова. Отмечался на г. Соколова (Березуцкий, Панин, Шилова, 2002).

Geranium divaricatum Ehrh. – Город Саратов. Газон на улице Заулошнова. 15.06. 2002 г. Т. Решетникова. Редкое в области растение. В последней флористической сводке указывается лишь два местонахождения (Еленевский и др., 2002).

Geranium sibiricum L. – Город Саратов. Газон на улице Б. Казачей. 27.06.2002 г. Т. Решетникова. Ранее указывалось лишь одно местонахождение (Еленевский и др., 2002).

Geranium robertianum L. – Базарно-Карабулакский р-н, склон лесной балки "Сорочья вершина" в 1 км от с. Алексеевка. 25.05. 2002 г. Т. Решетникова, А. Кашин.

Onosma volgensis Dobrocz. – Базарно-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка, разнотравно-типчаковая степь на склонах урочища "Сорочья вершина". 25.05. 2002 г. Т. Решетникова, А. Кашин.

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Hil. Город Саратов, во дворе Педагогического института. 11. 07. 1999. Т. Решетникова.; Ботанический сад СГУ, по участкам как сорное. 12.08.1999. А. Панин.

Rhinantus angustifolius C.C. Gmel. – Красноармейский р-н, окр. с. Бобровка, разнотравное сообщество близ пруда. 28.07.2002 г. Т. Решетникова.

Ambrosia artemisifolia L. Воскресенский р-н, окр. с. Чардым. Вторая надпойменная терраса, по нарушенным местам. 20.08.2000. А.Панин.

Ambrosia trifida L. Воскресенский р-н, с. Чардым. По огородам и сорным местам. 20.08.2000. А.Панин !! Агрессивный рудеральный сорняк, захватывающий все новые и новые местообитания.

Centaurea cyanus L. 1. Город. Саратов, пос. Северный. Единичные экземпляры на заброшенных огородах. 12.09.2001. И. Шилова, А. Панин. Редкий сегетальный вид. 2. Балтайский р-н, северный степной склон в 4 км к западу от с. Балтай. 8.07.1982 г. И. Шилова !! 3. Балтайский р-н. Сорное в полях (единично) в окр. с. Балтай. 17.07.1982 г. И. Шилова.

Jurinea polyclonos (L.) DC. – Базарно-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка, разнотравно-типчаковая степь на склонах урочища "Сорочья вершина". 25.05. 2002 г. Т. Решетникова, А. Кашин.

Все сборы хранятся в Гербариях кафедры методики обучения биологии (SARP) и Ботанического сада Саратовского государственного университета.

Литература

Березуцкий М.А., Панин А.В., Шилова И.В. О новых и редких видах флоры города Саратова и его окрестностей // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. Саратов, 2002. С. 7-13.

Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры). Саратов, 2000. 102 с.

Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Определитель растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2002. 278 с.

Клаус К.К. Флоры местные приволжских стран. СПб, 1852. 312 с.

Конспект флоры Саратовской области. В 4-х частях./ Под ред. А.А.Чигуряевой. Саратов, 1977-1983.

Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные. Саратов, 1996. 264 с.

Флора Саратовской области. Саратов, 1986. 1991. Ч. 1 – 8.

УДК 581.9 (470.44)

О НАХОДКАХ РЕДКИХ И ОХРАНЯЕМЫХ РАСТЕНИЙ НА ЖЕЛЕЗНОДОРОЖНЫХ НАСЫПЯХ ПРАВОБЕРЕЖЬЯ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М.А. Березуцкий, А.В. Панин, И.В. Скворцова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Железные дороги являются в настоящее время важнейшими миграционными путями флор антропогенно-трансформированных ландшафтов. Они не только обеспечивают проникновение во флору новых адвентивных видов из отдаленных территорий, но и отчасти восстанавливают разорванные системно-информационные связи между изолированными в результате хозяйственной деятельности человека фрагментами ранее целостных природных комплексов (Хмелев, 1996). Богатство и видовое разнообразие флор железнодорожных насыпей зависит от географической широты, интенсивности использования железной дороги и приуроченности ее к крупным городам (Хмелев, Березуцкий, 2001). Особый интерес представляют находки на данном типе антропогенных местообитаний популяций редких аборигенных и охраняемых видов растений. Подобные факты существенно расширяют наши представления об экологии и, возможно, позволят вносить частичные коррективы в меры по их охране. Ниже приводятся данные о некоторых находках редких аборигенных и охраняемых видов сосудистых растений на железнодорожных насыпях правобережья Саратовской области.

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. Окрестности г. Саратова, перегон «О.п. 19 км.» - «Буркин». Произрастает на полосе отчуждения; несколько побегов отмечено в нижней и средней частях насыпи.

Hordeum bogdanii Wilensky. Город Вольск, цементный завод «Комсомолец». Несколько десятков экземпляров. Вид занесен в Красную книгу Саратовской области (1996).

Stipa pennata L. Встречен нами на насыпи в районе ст. Жасминная. Популяция молодая, растения только вступают в стадию цветения. Охраняемый вид, занесенный в Красную книгу РФ (1988).

Carex hirta L. Город Саратов, станция «Трофимовский – 1», станция «Саратов – 2», станция «Увек». На насыпях рядом с путями и между шпал. В естественных местообитаниях Правобережья встречается изредка (Еленевский и др., 2000).

Fritillaria ruthenica Wikstr. Окр. г. Саратова, станция 237 км. Единичные экземпляры, оставшиеся вероятно от ранее существовавшей здесь популяции. Уязвимый вид, занесенный в Красную книгу РФ (1988).

Iris halophila Pall. Саратовский район, ст. Расловка-1. Несколько экземпляров на насыпи. Рядом с насыпью довольно значительные полночленные популяции. Редкое, занесенное в Красную книгу Саратовской области (1996) растение.

Corispermum nitidum Kit. Вольский район, окрестности станции «Терса», на песчаном субстрате. Впервые этот вид верблюдки был указан для Правобережья из окрестностей г. Саратова (Березуцкий, Забалуев, 1999). В настоящее время наблюдается расселение вида по исследуемой территории по железным дорогам.

Adonis volgensis Stev. Татищевский район, между станциями «Никольский» и «Евдокимовский». Вид занесен в Красную книгу Саратовской области (1996).

Glycyrrhiza glabra L. Часто встречается на железнодорожных насыпях во многих пунктах правобережья Саратовской области. Вид занесен в Красную книгу Саратовской области (1996).

Eryngium campestre L. Город Вольск, один вегетирующий экземпляр. На территории Правобережья – редкое растение (Еленевский и др., 2000).

Pimpinella tragium Vill. Город Вольск, несколько экземпляров на насыпи между шпал.

Androsace septentrionalis L. Петровский район, несколько десятков экземпляров между шпал в районе с. Бобровка. Отмечен также на плотине пруда в окрестностях с. Барановка Аткарского района.

Dodartia orientalis L. Город Саратов, станция «Саратов – 2» и на дамбе железнодорожного моста через р. Волгу, рядом с путями. Вид занесен в Красную книгу Саратовской области (1996).

Galium trifidum L. Вольский район, окрестности станции «Терса», в нескольких местах. Встречается также между плит на бетонированной набережной р. Волги в районе пос. Увек в окрестностях Саратова. В естественных местообитаниях Правобережья – редкое растение (Еленевский и др., 2000).

Ajuga glabra C. Presl. Город Вольск, небольшие популяции отмечены на ж/д насыпях с карбонатной почвой. Вид занесен в Красную книгу Саратовской области (1996).

Thymus marschallianus Willd. Довольно часто встречается на ж/д насыпях (особенно старых) в городе Саратове и окрестностях.

Cephalaria uralensis (Murr.) Schrad. Ex Roem. Et Schult. Окрестности г. Саратова, станция «Жасминная», один экземпляр; перегон «О.п. 19 км» – «Бурки», два экземпляра. В 1 км к югу ст. Александровка отмечена довольно значительная популяция головчатки уральской непосредственно на насыпи. Кроме

того, она отмечена на старом земляном отвале в пос. Большая Поливановка. Вид занесен в Красную книгу Саратовской области (1996).

Chartolepis intermedia Boiss. Окрестности г. Саратова, перегон «О.п. 19 км» - «Буркин», один экземпляр в верхней части высокой насыпи. Вид занесен в Красную книгу Саратовской области (1996).

Leucantheum vulgare Lam. Екатериновский район, станция «Екатериновка», несколько экземпляров на запасных путях. Вид занесен в Красную книгу Саратовской области (1996).

Senecio schvetzovii Korsh. Вольский район, окрестности пос. Шиханы, три экземпляра; Воскресенский район, несколько десятков экземпляров севернее железнодорожного моста через р. Чардым. Вид занесен в Красную книгу Саратовской области (1996).

Литература

Березуцкий М.А. Забалусев С.А. Новые и редкие виды флоры Саратовской области // Бюллетень МОИП. Отд. Биол.. 1999, Т. 104. Вып.2 С. 58.

Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры). Саратов, 2000. 102 с.

Красная книга РСФСР. Растения М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.

Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные. Саратов, 1996. 264 с.

Хмелев К.Ф. Проблемы антропогенной трансформации растительного покрова Центрального Черноземья // Состояние и проблемы экосистем Центрального Подонья. Воронеж, 1996. Вып. 6. С. 138-143.

Хмелев К.Ф., Березуцкий М.А. Состояние и тенденции развития флоры антропогенно - трансформированных экосистем // Журнал общей биологии. 2001. Т.62. № 4. С. 339-351.

УДК 581.9 (470.44)

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ РАСТЕНИЯХ САРАТОВСКОГО ЛЕВОБЕРЕЖЬЯ

Ю. И. Буланый, Ю. В. Родионова

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Материалы, представленные в настоящей статье, получены во время экспедиционных поездок по Саратовскому Левобережью. Все упомянутые растения относятся к числу редких видов. Образцы хранятся в гербарии Московского педагогического государственного университета (MOSP).

Astragalus asper Jacq.: Марковский район, в 20 км от пос. Колос, степь вдоль трассы, 10.06.2002. В "Конспекте флоры ..." (1977) указывается для семи районов Правобережья области и только одно указание – Дергачевский район – для Левобережья.

Silene dichotoma Ehrh.: Балаковский район, с. Маянга, оз. Песчаное, заливной луг, 15.07.2001. В "Конспекте флоры ..." (1979) указывается как занос-

ное только для Саратовского района. А.К. Скворцовым (1995) указывается для Федоровского и Ивантеевского районов.

Silene procumbens Murr.: Балаковский район, Балаково, на газоне и на пустыре за городом, 14.07.2001.; Новоузенский район, г. Новоузенск, парк, среди кустарников, 09.09.2002. В "Конспекте флоры ..." (1979) указывается для Перелюбского и Энгельсского районов.

Cuscuta baccifer L.: Энгельсский район, Г. Энгельс, пос. Лесной, в зарослях кустарников у пруда, 11.07.2001. В "Конспекте флоры ..." (1977) указывается для Краснокутского района.

Gypsophila perfoliata L.: Озинский район, в 4 км от с. Непряхино и с. Столяры, глиняно-меловой карьер у трассы, недалеко от границы с Западным Казахстаном, 07.08.2002. В "Конспекте флоры ..." (1979) указывается для Краснокутского района.

Bryonia alba L.: Новоузенский район, г. Новоузенск, приусадебный участок у р. Большой Узень, 09.09.2002. В "Конспекте флоры ..." (1979) и во "Флоре ..." (1987) этот вид указывается как декоративный, убегающий из культуры, без указания конкретных мест нахождения.

Datura stramonium L.: Озинский район, пос. Озинки, глиняный карьер, свалка, 07.08.2002. В "Конспекте флоры ..." (1983) для Левобережных районов этот вид не указывается. В "Определителе ..." (Еленевский и др., 2001) этот вид указывается как изредка встречающийся.

Borago officinalis L.: Озинский район, пос. Озинки, глиняный карьер, свалка, 07.08.2002. В "Конспекте флоры ..." (1983) и во "Флоре ..." (1987) этот вид указывается как убегающий из культуры, без указания конкретных мест нахождения.

Teucrium scordium L.: Дергачевский район, по берегу оз. Демьяс, в массе, 25.08.2001; Озинский район, д. Малая Черниговка, по берегу р. Камышляк, в массе, 10.08.2002; Перелюбский район, д. Нижняя Покровка, по берегу р. Камелик, в массе, 10.08.2002; Новоузенский район, по берегу р. Малая Чартанла, 09.09.2002. В "Конспекте флоры ..." (1983) вид приводится для Краснокутского и Новоузенского районов.

Литература

- Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 278 с.
 Конспект флоры Саратовской области. Ч. 1. Саратов, 1977. 80 с.
 Конспект флоры Саратовской области. Ч. 3. Саратов, 1983. 108 с.
 Скворцов А.К. К изучению флоры Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1995. Т. 100. Вып. 4. С. 81 – 94.
 Флора Саратовской области. Саратов, 1987. Ч. 4. 112 с.

ЗАНОСНЫЕ ВИДЫ В АГРОФИТОЦЕНОЗАХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В.В. Маевский, М.Х. Бояков, В.М. Трунова, М.М. Хаджасв
Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова

При обследовании сельскохозяйственных угодий в Саратовской области нами обнаружено более 300 адвентивных растений, многие из которых ранее здесь не отмечались. Большинство из них опасные или карантинные растения, распространение которых ведет к нарушению экологического баланса в местных агроэкосистемах. Нами выделено около 100 видов, которые представляют угрозу для сельского хозяйства.

В данной работе приводятся некоторые из них, которые найдены в Новоузенском и Александрово-Гайском районах. Определение видов проведено В.В. Маевским. Подтверждено В.П. Тихомировым. Номенклатура таксонов приводится в соответствии со сводкой С.К. Черепанова (1995). Гербарные экземпляры находятся в гербариях МГУ, СГУ, Ботанического сада СГУ, ВолжНИИГиМ и СГАУ.

Амброзия голометельчатая - *Ambrosia psyllostachya* DC., А. полынолистная - *A. artemisifolia* L., А. трехлопастная - *A. trifida* L., Псевдософора лисохвостная - *Pseudosopora alopecuroides* (L.) Sweet., Гибискус северный - *Hibiscus trionum* L., Гринделия растопыренная - *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dun., Дурнышник эльбский - *Xanthium albinum* (Widd.) H. Sholz., Д. бразильский - *X. brasiliense* Vell., Д. калифорнийский - *X. californicum* Greene., Д. итальянский - *X. italicum* Moretti., Д. болотный - *X. palustre* Greene, Д. сибирский - *X. sibiricum* Patr. & Willd., Д. колючий - *X. spinosum*, Д. обыкновенный - *X. strumarium* L.

Следует иметь в виду, что часто виды данного рода неправильно определяются как Дурнышник обыкновенный. Циклахена дурнышниковидная - *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt) Fresen., Лебеда стенная - *Chenopodium murale* L., Липучка прямая - *Lappula stricta* (Ledeb) Gnerke., Марь сферическая - *Atriplex sphaeromorpha*., Мелколепестник канадский - *Erygeron canadensis* L., Овес щетинистый - *Avena strigosa* Schreb., Повилика равнинная - *Cuscuta campestris* Yunck., П. южная - *C. australis* R. Br., Польш Сиверса - *Artemisia sieversiana* Willd., П. однолетняя - *A. annua* L., Амарант (щирица) белый - *Amaranthus albus* L., А. жминдовидный - *A. blitoides* S. Wats., А. жминда - *A. blitum* L., А. мантегасси - *A. mantegazzianum* Passer., А. сомнительный - *A. dubius* Mart., А. колючий - *A. spinosus* L., А. трехцветный - *A. tricolor* L., А. пониклый - *A. paniculatus* L.

Определение щириц до вида бывает затруднительно из-за того, что они образуют между собой гибридные формы, особенно с щирицей запрокинутой *A. retroflexus* L., которая давно вошла в состав местной флоры, как ее естественный вид.

Особую опасность представляют виды Нового Света из рода амброзия, которые, занимая лучшие земли, становятся трудноискоренимыми сорняками и вызывают различные аллергические заболевания человека и животных. Уско-

ренно с юга на север области идет продвижение горчака ползучего, который с железнодорожных насыпей, обочин автострад и по оросительным системам активно переносится во все агрофитоценозы, занимая там обширные площади.

Следует заметить, что с усиленным внедрением в культуру видов инородных растений в местные флоры, происходит образование межвидовых гибридов, которые, обладая большой жизненной силой, вытесняют местные виды и поэтому представляют большую опасность для сельскохозяйственного производства, а также экологии данного региона.

Литература

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

УДК 581.9 (470.44)

ФЛОРА СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ: БИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

И.В. Шилова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

По северу Саратовской области проходит южная граница лесостепной зоны (Тарасов, 1977).

При исследовании флоры лесостепной зоны в пределах Балтайского и Базарно-Карабулакского административных районов Саратовской области нами выявлено 855 видов сосудистых растений.

Изученная территория весьма неоднородна по характеру рельефа, почв, условиям увлажнения, степени антропогенной нарушенности.

Для биоморфологической характеристики флоры и получения биологического спектра в качестве стандарта используют классификации жизненных форм, предложенные К. Раункиером (Raunkier, 1907) и И.Г. Серебряковым (1964).

При сравнении биоморфологического спектра изученной нами флоры южной части лесостепной зоны со спектрами флор степной - юг Саратовского Правобережья (Решетникова, 1995); окрестности Саратова (Березуцкий, 1997); Саратовское Заволжье (Тарасов, 1971), северной части лесостепной - Тульская область (Шереметьева, 1999) и лесной - Костромская область (Югай, 1999) зон отчетливо проступает промежуточный характер флоры южной лесостепи.

В соответствии с классификацией К. Раункиера мы выделили в исследованной флоре 5 групп жизненных форм (табл. 1).

Как видно из таблицы, процент древесных форм невелик, однако, в лесных сообществах главная фитоценотическая роль принадлежит именно этой группе растений.

Группа хамефитов — самая малочисленная, но полукустарнички в лице тимьяна (*Thymus marschallianus*), полыни (*Artemisia austriaca*) в степных сообществах изученной территории порой весьма обильны.

Наибольшее число видов (49,94 %) приходится на долю гемикриптофитов, что чуть выше, чем во флоре степной зоны юга Правобережья Саратовской области (Решетникова, 1995), но ниже, чем во флоре лесной зоны в пределах южной половины Костромской области (Югай, 1999).

Такое соотношение биоморф во флоре объясняется преобладанием трав с многолетним циклом развития.

Таблица 1. Биоморфологическая структура флоры по К. Раункиеру

Биоморфа	Флора севера Правобережья Саратовской области		Флора юга Правобережья Саратовской области (Решетникова, 1995)		Флора южной половины Костромской области (Югай, 1999)	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
Фанерофиты	57	6,66	52	7,0	58	8,5
Хамефиты	20	2,32	23	3,0	35	5,1
Гемикриптофиты	427	49,94	356	48,0	360	52,9
Криптофиты	182	21,28	171	23,1	139	20,5
Терофиты	169	19,76	140	18,9	89	13
Итого	855	100	742	100	681	100

Высокое участие терофитов во флоре лесостепи на севере Правобережья Саратовской области связано с тем, что значительная часть территории флоры подвержена антропогенному воздействию (распашка земель на большой площади, вырубка лесов, бессистемная прокладка многочисленных дорог, добыча полезных ископаемых и т.п.). Это подтверждает синантропный характер терофитов флоры.

Доля криптофитов во флоре южной лесостепи несколько ниже, чем во флоре степной зоны, и почти сходна с таковой во флоре лесной зоны. Это связано с увеличением аридизации климата по направлению от лесной, через лесостепную, к степной зоне.

При анализе биоморф по системе И.Г. Серебрякова были выявлены аналогичные закономерности (таблица 2).

Первое место, как было отмечено выше, принадлежит травянистым многолетникам, что характерно для флоры умеренных широт. Этот показатель в исследованной флоре выше, чем в степной зоне в пределах Саратовской области, в частности, в Южном Заволжье (Тарасов, 1971), на юге Саратовского Правобережья (Решетникова, 1995), а также в окрестностях г. Саратова (Березуц-

кий, 1997), но заметно ниже, чем в северной части лесостепной зоны, а именно в Тульской области (Шереметьева, 1999).

Таблица 2. Биоморфологический спектр флоры по системе И.Г. Серебрякова

Биоморфа	Флора севера Правобережья Саратовской области		Флора юга Правобережья Саратовской области (Решетникова, 1995)		Флора окрестностей г. Саратова (Березуцкий, 1997)		Флора Южного Заволжья (Тарасов, 1971)		Флора Тульской области (Шереметьева, 1999)	
	Число видов	%	Число видов	%	Число ви- дов	%	Число ви- дов	%	Число ви- дов	%
Деревья	32	3,74	21	2,8	28	3,21	16	1,64	37	3,4
Кустарники и кустарнички	32	3,74	31	4,2	34	3,92	37	3,8	37	3,4
Полукустарники и полу- кустарнички	12	1,4	23	3,1	21	2,42	43	4,4	7	0,64
Многолетние травы	574	67,1 3	465	62,7	542	62,22	607	62,2	838	77,0
Двулетние травы	36	4,21	62	8,35	94	10,78	56	5,74	169	15,6
Однолетние травы	169	19,7 6	140	18,9	152	17,45	217	22,2		
Итого	855	100	742	100	871	100	976	100	1088	100

Роль кустарников и кустарничков, полукустарников и полукустарничков, двулетних и однолетних трав во флоре южной лесостепи выше, чем во флоре северной лесостепи, но не достигает той доли, что имеет место во флоре степной зоны.

Наименьший процент во флоре южной лесостепи (3,74 %) имеют деревья.

Литература

Березуцкий М.А. Толерантность к урбанизированной среде видов сосудистых растений флоры окрестностей города Саратова // Аридные экосистемы, 1997. Т.3. №6-7. С.66-71.

Решетникова Т.Б. Флора юга правобережья Саратовской области и некоторые черты овражно-балочных флороценофитов: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1995. 16 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., Т.3. 1964.

Тарасов А.О. К вопросу о генезисе флоры зональной растительности Южного Заволжья. Саратов, 1971. 45 с.

Тарасов А.О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области. Саратов: Изд. СГУ, 1977. 21 с.

Шереметьева И.С. Флора Тульской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 18 с.

Югай В.А. Флора южной половины Костромской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 26 с.

Raunkier C. Platerigets livsformen af deser betydning for geografien. Kjobenhavn – Kristiania, 1 Kommission hos gyldendalske boghandel. Nordisk forlag, 1907. 132 p.

УДК 581.9 (470.44)

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЕСТЕСТВЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ ГОРОДА САРАТОВА

А.В. Панин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Исследования флоры естественных местообитаний города Саратова начаты нами с 1998 года. В результате выявлено 454 вида сосудистых растений относящихся к 255 родам и 61 семейству.

Процент видов приходящихся на первые 10 семейств свидетельствует о степени экстремальности условий в которых формировалась флора (Толмачев, 1970). В нашем случае он составляет 67,6 %, что на 5,84 больше чем во флоре окрестностей г. Саратова. Расположение первых трех семейств (табл. 1) совпадает с таковым во флоре окрестностей г. Саратова. Из списка 10 ведущих семейств выпадает Ариасеас. Rosaceae по сравнению с флорой окрестностей Саратова перемещается с 7 на 4 место. Это еще раз убедительно подтверждает данные других авторов (Березуцкий, 2000) об исключительной устойчивости видов данного семейства к антропогенному воздействию. Caryophyllaceae, содержащее большое число олиготрофных видов перемещается с 5 на 7-8 место. Несколько увеличивается доля аридных семейств – Chenopodiaceae – 9 место и Boraginaceae – 10 место.

Таблица 1 - Распределение видов по крунейшим семействам
исследуемой флоры

№	Семейство	Кол-во видов	% видов от всей флоры
1	Asteraceae	80	17,62
2	Poaceae	43	9,47
3	Fabaceae	38	8,37
4	Rosaceae	26	5,72
5	Brassicaceae	25	5,50
6	Lamiaceae	22	4,84

7	Scrophulariaceae	21	4,63
8	Caryophyllaceae	21	4,63
9	Chenopodiaceae	17	3,74
10	Boraginaceae	14	3,08
Итого		307	67,60

Распределение видов по ценоотическим группам показало (табл. 2), что их соотношение в исследуемой флоре является примерно таким же, как и во флоре окрестностей г. Саратова. Так, во флоре естественных местообитаний города, как и в его окрестностях, доминируют степные виды – 157 видов (34,58 %). Однако доля этой ценоотической группы по сравнению с флорой окрестностей города увеличена почти в 2 раза. Степные виды в естественных местообитаниях города Саратова находятся в пределах своей природной зоны и поэтому обладают наибольшей амплитудой экологической толерантности, которая позволяет им лучше, чем другим видам естественных группировок, переносить ухудшение условий существования при антропогенном воздействии на местообитание. Второе место, как и во флоре окрестностей г. Саратова, занимают сорные виды – 125 видов (27,53 %). Увеличение роли сорных видов связано с большей антропогенной нагрузкой на естественные местообитания в городе, чем в его окрестностях.

Таблица 2 - Распределение видов исследуемой флоры по основным ценоотическим группам

Ценоотическая группа	Количество видов	%видов от всей флоры
Степные	157	34,58
Сорные	125	27,53
Опушечные	73	16,08
Лесные	47	10,35
Прибрежно-водные	32	7,04
Луговые	20	4,40
Итого	454	100,00

Примерно тем же процентом, что и во флоре окрестностей Саратова, представлены опушечные виды – 73 вида (16,08 %). Эти виды изначально приуроченные к экотонным местообитаниям, так же как и степные виды, обладают довольно широкой амплитудой экологической толерантности. Лесные виды занимают четвертое место, их процент во флоре естественных местообитаний города Саратова составляет 10,35 %, что очень близко к проценту этих видов во флоре окрестностей города (12,6 %). Наши данные не вписываются в общую тенденцию уменьшения роли силвантов в урбанофлорах в целом. Вероятно, высокий процент лесных видов связан с наличием в городе залесенных участ-

ков, являющихся убежищами сильвантов, антропогенная нагрузка на которые еще не велика.

Процентное содержание прибрежно-водных и особенно луговых видов оказалось несколько ниже, чем во флоре окрестностей г. Саратова, что связано, в первую очередь, со слабой представленностью этих биотопов на исследованных территориях.

Распределение видов исследуемой флоры по жизненным формам соответствует таковому во флоре окрестностей Саратова.

В спектре жизненных форм изучаемой флоры преобладают травянистые растения (табл. 3). Из них наибольшим числом видов – 265 (58,37 %) представлены многолетники. На однолетники приходится 105 видов (23,12 %), на двулетники – 28 видов (6,45 %). Увеличение доли однолетних видов на урбанизированных территориях связано с тем, что местообитания подвержены антропогенному воздействию, нестабильны и не благоприятны для длительного произрастания многолетних растений. Поэтому в этих условиях преимущество получают виды с коротким жизненным циклом.

Несколько увеличена, по сравнению с окрестностями г. Саратова, и роль древесно-кустарниковых растений, что объясняется дичанием их из посадок города.

Таблица 3 - Распределение видов исследуемой флоры по жизненным формам (по упрощенной системе Л.И. Казакевича – И.Г. Серебрякова)

Жизненная форма	Количество видов	% видов от всей флоры
Деревья	21	4,60
Кустарники и кустарнички	24	5,28
Древесные и полудревесные лианы	2	0,44
Полукустарники и полукустарнички	9	1,98
Травянистые многолетники	265	58,37
Двулетники	28	6,16
Однолетники	105	23,12
Итого	454	100,00

Распределение растений исследуемой флоры по системе Раункиера, помимо указанных выше тенденций, показывает снижение, по сравнению с флорой окрестностей города, доли криптофитов (14,9 %). Вероятно, это связано с тем, что на урбанизированных территориях наблюдается сильное уплотнение почвы, что в первую очередь сказывается на криптофитах, почки возобновления которых в большинстве случаев находятся в почве.

Повышение роли однолетних растений в урбановфлоре, так называемая терофитизация флоры (Jugko, 1984), характерна для флор многих городов, как и увеличение роли фанерофитов, являющихся толерантными к урбанизированной среде и антропогенным воздействиям. Роль же хамефитов и криптофитов как

наиболее уязвимых жизненных форм растений в урбанофлорах всегда снижается (Ильминских, 1982).

Анализ распределения видов по широтным географическим группам (табл. 4) показывает, что наиболее благоприятными данные местообитания оказались для видов семиаридной – 120 видов (26,43 %) и субаридной – 77 видов (16,96 %) зон. Эти показатели превышают процентное содержание растений этих групп во флоре окрестностей Саратова.

Таблица 4 - Распределение видов исследуемой флоры (исключая сорные и одичавшие) по широтным географическим группам

Широтная географическая группа	Количество видов	% видов от всей флоры
Бореальная	41	9,03
Неморальная	46	10,13
Семиаридная	120	26,43
Субаридная	77	16,96
Аридная	1	0,22
Плуризональная	35	7,7
Итого	320	70,74

В отличие от окрестностей г. Саратова, снижается роль бореальных видов, что происходит во-первых, за счет повышения роли видов более южных широт. Во-вторых, многие бореальные виды находятся на широте г. Саратова на южной границе своего распространения, на пределе своей толерантности. Поэтому антропогенное ухудшение условий обитания приводит к выпадению этих видов из флоры. Виды неморальной и плуризональной широтных групп имеют почти такой же процент встречаемости, как и во флоре окрестностей г. Саратова.

В составе исследованной флоры было выявлено 17 видов растений, занесенных в Красную книгу Саратовской области, и 5 видов, занесенных в Красную книгу Российской Федерации.

Полученные данные свидетельствуют о довольно высоком уровне флористического разнообразия данного типа городских местообитаний. Это является следствием того, что в основе этих местообитаний лежат, хотя и в разной степени антропогенно трансформированные, но все же природные сообщества. На относительно небольшой площади естественных местообитаний отмечено около 50 % флоры окрестностей города Саратова.

Литература

Березуцкий М.А. Антропогенная трансформация флоры южной части Приволжской возвышенности. Автореф. дисс... докт. биол. наук. Воронеж, 2000. 36 с.

Ильминских Н.Г. Анализ городской флоры (на примере флоры города Казани): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 20 с.

Толмачев А.И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1970. № 15. С. 62 – 74.

Jurko A. Vegetationsökologische Unterschiede zwischen naturnahen und naturfremden Walldgesellschaften der kleinen Karpaten // Acta bot. Slov. Accd. Sci. Slovac. Ser. A. 1984. S. 97-106.

УДК 581.9 (470.44)

ФЛОРА ЛЕСОПОЛОС ОКРЕСТНОСТЕЙ СЕЛА СУХОЙ КАРАБУЛАК БАЗАРНО-КАРАБУЛАКСКОГО РАЙОНА САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Е.А. Архипова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

В настоящее время проблема исследования процессов антропогенной трансформации флоры стала особенно актуальной. На пространствах, освоенных человеком, естественный растительный покров либо исчезает полностью, либо уступает место группировкам тех растений, которые в состоянии успешно противостоять разнообразным воздействиям человеческой деятельности, или же специализировались так, что вообще не могут существовать без целенаправленной или бессознательной помощи человека в той или иной форме (Тихомиров, 1989). Интенсивное распространение антропофильных видов растений вступает в противоречие с естественным ходом развития региональной флоры и оказывает на него существенное влияние (Протопопова, 1991). Создание искусственных лесных насаждений является одной из форм антропогенной трансформации флоры. Площадь лесополос с каждым годом неуклонно возрастает. В лесном фонде большинства стран Европы лесные культуры уже преобладают над естественными лесами (Мельник, 1993). Выявление тенденций изменения флоры лесополос во времени и в зависимости от состава пород имеет большое значение для изучения закономерностей синантропизации растительности.

Исследования флоры такого типа антропогенно нарушенных местообитаний в Саратовской области проводятся редко. Целью настоящей работы являлось изучение флоры лесополос окрестностей села Сухой Карабулак Базарно-Карабулакского района Саратовской области, находящихся на расстоянии 1250 метров к юго-востоку от села. Материалом для изучения флоры лесополос послужил гербарий, собранный на 4 участках. Первый участок представляет собой насаждения *Pinus sylvestris* L., где обнаружено небольшое количество экземпляров видов *Betula pendula* Roth, *Fraxinus lanceolata* Borkh., *F. pennsylvanica* Marsh., *Caragana arborescens* Lam., видимо, также искусственного происхождения (формула древостоя 10С+Б, Я). Ширина лесопосадки составляет 294 метра, длина – 1342 метра, общая площадь – 39,45 гектар. Лесная полоса была посажена весной 1976 года. Два других участка являются насаждениями *Pinus sylvestris* L. с небольшой примесью видов *Larix sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth, *Caragana arborescens* Lam., *Ribes aureum* Pursh и *Lonicera tatarica* L. (формула древостоя второго участка 9С1Л+Б; третьего участка – 10С+Л, Б). Ширина лесопосадок составляет по 270 метров, длина – по 1556 метров. Общая

площадь каждой из посадок – 42.01 гектар. Обе лесные полосы были посажены в 1960 году. Четвертый участок представляет собой насаждения *Betula pendula* Roth, *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. (формула древостоя – 6Б3Л1С). Ширина лесопосадки – 268 метров, длина – 1493 метра, общая площадь – 40.01 гектар. Год посадки лесной полосы – 1960. Обоснованием выбора именно этих участков послужило то, что они находятся в одинаковых условиях местообитания. Разница между первым и вторым и третьим участками заключается лишь в возрасте посадок. Вторая, третья и четвертая лесополосы имеют одинаковый возраст, но отличаются составом пород.

Для определения собранного гербарного материала использовался определитель растений (Маевский, 1964). Описание древостоя проводилось по стандартной методике (Тарасов, 1981).

В результате исследования в лесополосах было зарегистрировано 318 видов сосудистых растений, принадлежащих к 55 семействам. Наибольшее число видов – 237, относящихся к 50 семействам, найдено на первом участке лесополосы, возраст которой составляет 25 лет. В старых посадках обнаружено меньшее количество видов: на втором участке – 172 вида, относящихся к 42 семействам, на третьем участке – 136 видов, принадлежащих к 42 семействам, на четвертом участке – 205 видов из 44 семейств. Таким образом, число видов с увеличением возраста посадок начинает заметно уменьшаться. Причем, более сильное обеднение флоры наблюдается в сосновых посадках в сравнении со смешанными.

Процент двудольных в общей флоре лесополос значительно выше (87.11), чем во флоре южной части Приволжской возвышенности (76.50%), а однодольных – ниже (соответственно 12.89% и 21.54%). Виды, входящие в состав 10 ведущих семейств, составляют 68.22% от всей флоры. Такой высокий процент характерен для экстремальных условий существования флоры (Толмачев, 1970).

Экстремальность существования флор в лесополосах подтверждается повышенным процентным содержанием видов семейства Asteraceae. Высока также численность видов семейств Роассеас и Fabaceae (на долю трех названных семейств приходится 35.53% видового состава флоры). В то же время доля этих семейств во флоре Правобережья значительно ниже. Семейство Rosaceae занимает четвертое место по числу видов (6.92%). В этом семействе много древесных и кустарниковых культурных видов, и, очевидно, семена их заносятся в лесополосы человеком и птицами. Доля этого таксона во флоре лесополос немногим превышает его долю во флоре Правобережья (3.91%). Характерной чертой изученной флоры является высокое процентное содержание семейств Boraginaceae (3.14%) и Lamiaceae (5.66%) по сравнению с флорой Правобережья. Эти семейства типичны для аридных территорий (Малышев, 1972). Благоприятны условия существования в лесопосадках для семейств Caryophyllaceae (5.66%) и Scrophulariaceae (4.40%). Процент содержания этих семейств во флоре лесополос гораздо выше, чем во флоре Правобережья (4.71% и 3.19% соответственно). Что касается флор каждого из участков изученных лесополос, то для них характерны те же закономерности, что и для общей флоры. Процент

видов, входящих в состав десяти ведущих семейств еще выше. Первые три места во флоре занимают семейства *Asteraceae*, *Roaceae* и *Fabaceae*. Исключение составляет третий участок, во флоре которого семейство *Rosaceae* занимает второе место (11.59%). На этом участке обнаружено большое количество садовых культур этого семейства. Остальные семейства имеют примерно такое же положение, что и в общей флоре. В общем, в таксономическом спектре флор всех изученных лесополос наблюдается тенденция к аридизации независимо от возраста посадок и состава пород.

Анализ жизненных форм показывает, что первое место по числу видов во флоре лесополос занимают травянистые многолетники (58.81%), но их процент ниже, чем во флоре Правобережья (64.11%). Уменьшение доли травянистых многолетников происходит за счет увеличения числа малолетников. Во флоре лесополос их процент несколько выше (27.98%) по сравнению с флорой Правобережья (26.47%). Особенно увеличивается количество двулетников (их доля выросла на 3.70%). Доминирование малолетников характерно для флор вторичных местообитаний (Протопопова, 1991). Увеличение участия деревьев и кустарников в лесополосах также влияет на процент содержания травянистых многолетников (их доля составляет соответственно 7.55% и 5.66% от флоры лесополос; во флоре Правобережья – 2.32% и 3.62%). Древесные и кустарниковые жизненные формы являются в Саратовской области самыми устойчивыми к антропогенному воздействию (Березуцкий, 1993). Аналогичные закономерности прослеживаются и во флоре каждого из участков. Доля многолетников уменьшается с возрастом лесопосадок. Если на первом участке она равна 60.34%, то на всех остальных – меньше: на втором участке – 53.49%; на третьем – 56.52%; на четвертом – 56.10%. Доля двулетников, по сравнению с флорой саратовского Правобережья, увеличивается значительно: на первом участке она составляет 11.81%, на втором – 11.04%, на третьем – 8.70%, на четвертом – 9.27%, за счет них растет процент малолетников. Процент деревьев и кустарников также возрастает. Особенно это заметно во флоре третьего участка, здесь он равен 11.59% и 9.42% соответственно. Высок он и в остальных посадках. Очевидно, это связано с наличием во флорах исследуемых участков древесных и кустарниковых видов семейства *Rosaceae*.

В ценотическом спектре доминируют опушечные виды (24.21%). Эти виды, произрастая в экотоне, имеют более широкий диапазон экологической толерантности, чем виды других ценотических групп, и поэтому лучше выносят условия антропогенных местообитаний (Березуцкий, 2000). Второе место во флоре занимают сорные виды (19.18%). Их диаспоры заносятся сюда с окружающих лесопосадки агрофитоценозов, а также автотранспортом с проходящего мимо шоссе. Богато представлены степные (16.98%) и луговые (17.30%) виды. Степные виды на южной части Приволжской возвышенности находятся в своей зоне (15.08%) и по этой причине обладают большим запасом экологической толерантности, что позволяет им выдерживать ухудшение условий обитания при переходе на антропогенные территории (Березуцкий, 2000). Вероятно, за счет большой ширины насаждений в лесополосах создаются условия, благоприятные для луговых и лесных видов. Процент последних довольно велик

(15.41%). Это подтверждает данные о том, что именно в массивных насаждениях процесс сylvатизации идет наиболее интенсивно (Ермоленко, 1965). Виды песчаных местообитаний (4.09%) и меловых обнажений (2.83%), возможно, отделились от естественных ценозов, которые существовали здесь до посадки лесных культур.

Во флорах каждого из участков также преобладают опушечные виды (на первом участке их доля равна 25.74%; на втором – 27.91%; на третьем – 31.16%; на четвертом – 27.32%). Во флоре молодых посадок луговые и степные виды занимают второе и третье места. Их доля равна 18.57% и 18.14%, соответственно. Процент сорных и лесных видов небольшой, по сравнению с предыдущими группами. Это подтверждает данные о том, что флора посадок от 15 до 25 лет характеризуется господством луговых и степных элементов (Исаченко, 1954). Что касается старых посадок, то в них процент сорных видов увеличивается, доля лесных видов также начинает постепенно повышаться, а доля луговых и степных – снижается. Так, на втором участке луговых видов 13.37%, степных – 15.12%; на третьем участке – 13.77% и 15.94%; на четвертом – 16.10% и 14.63% соответственно. Очевидно, это связано с тем, что в лесополосах продолжается дальнейшее формирование лесного фитоценоза, и в насаждениях старше 25 лет процент лесных видов начинает увеличиваться, что соответствует литературным данным (Исаченко, 1954).

Во флоре изученных лесополос нами было обнаружено 7 видов, занесенных в Красную Книгу Саратовской области, большая часть из которых нехарактерна для естественных лесных насаждений. Это следующие виды: *Valeriana rossica* P.Smirm., *Viola ambigua* Waldst. & Kit., *Campanula persicifolia* L., *Hypopitys monotropa* Crantz, *Senecio schvetzovii* Korsh., *Stipa pennata* L., *Thymus marschallianus* Willd. Наибольшее число видов – семь – найдено в молодых (25 лет) посадках. В более старых лесополосах их меньше: на втором и третьем участках – по два вида; на четвертом участке – один вид. Наличие нескольких редких видов определяет значение лесных насаждений как убежищ для редких и исчезающих растений, что подтверждается литературными данными (Мельник, 1993).

Литература

Березуцкий М.А. Антропогенная трансформация структуры флоры окрестностей пос. Октябрьский Саратовской области за последние 100 лет // Вопросы ботаники Нижнего Поволжья. Саратов, 1993. Вып. 7. С. 58-65.

Березуцкий М.А. Антропогенная трансформация флоры южной части Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... д - ра биол. наук. Воронеж, 2000. 36 с.

Ермоленко Е.Д. Основные закономерности формирования травяного покрова популяционных лесных полос степной зоны левобережной части Украины // Вестник Харьковского университета. Серия биологическая. 1965. Вып.1. № 11 (35). С.127-131.

Исаченко Т.И. Травяной покров в лесных посадках Каменной Степи Воронежской области // Геоботаника. М.-Л., 1954. Вып. 9. С. 330-441.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. 874 с.

Мальшев Л.И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С.17 – 40.

Мельник В.И. Редкие виды растений в лесных культурфитоценозах Украины и Венгрии // Бот. журн. 1993. Т.78. №10. С.72-78.

Протопопова В.В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. Киев, 1991. 204 с.

Тарасов А.О. Руководство к изучению лесов юго-востока европейской части СССР. Практическое руководство для студентов биологического факультета. Саратов, 1981. 101 с.

Тихомиров В.Н. Актуальные задачи изучения адвентивных и синантропных растений // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Материалы совещания 1 - 3 февраля. М., 1989. С. 3-6.

Толмачев А.И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара // Вестник ЛГУ. Сер. Биология. 1970. Вып.3. №15. С. 62-74.

УДК 581.9 (470.44)

НЕКОТОРЫЕ МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЕТРОВСКОГО РАЙОНА САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Т.Б. Решетникова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Флористическое изучение территорий является ключевым в мониторинге и сохранении биологического разнообразия растительного мира России, что становится в последнее время особенно актуальным.

Настоящая работа является продолжением серии статей, посвященных исследованию современного состояния флоры Саратовской области. В статье приводятся некоторые материалы, собранные в результате флористических и геоботанических изысканий на территории одного из пограничных районов Саратовской области – Петровского. Район находится в северной части Саратовского Правобережья в лесостепной подзоне засушливой степной зоны Нижнего Поволжья (Тарасов, 1977, 1991).

Флора и растительность Петровского района издавна вызывала интерес у ряда ученых-ботаников России. Здесь проводили свои исследования такие ученые как Б.А. Келлер и В.Н. Чернов. В работах Б.А. Келлера (Келлер, 1901, 1903) приводятся подробные списки растений Петровского уезда, прослеживается динамика растительного покрова. Интересные флористические данные содержатся в работах В.Н. Чернова (1924, 1928), который изучал Петровский район в двадцатых годах прошлого века. Обобщив литературные данные и гербарный материал того времени, он отметил 10 новых видов флоры для Петровского уезда.

Многочисленные работы по флоре Саратовской области недостаточно отражают современное состояние флоры Петровского района и, в частности, окрестностей города Петровска. В имеющихся флористических сводках, а имен-

но "Конспекте флоры Саратовской области" (1977-1983), отражены исследования флоры тридцатилетней давности. А в недавно изданных сводках по Правобережью Саратовской области (Еленевский и др., 2000, 2001), собраны флористические сведения, касающиеся, в основном, восточной части Петровского района. Исследования этой части района, в которых автор принимал участие, не затронули окрестностей г. Петровска.

Флора окрестностей крупного районного центра, находящегося на берегу красивейшей реки Волжско-Донского региона - Медведицы, наиболее подвержена влиянию антропогенного фактора, поэтому уязвима и нуждается в подробной инвентаризации и охранных мероприятиях. Собранные нами материалы пополняют современные представления о флоре и растительности Петровского района, а проведенный анализ полученных предварительных данных позволяет уточнить состав и специфику флоры, определить оптимальные пути сохранения редких видов.

Полевые исследования и сборы проводились в сезоны 2000-2001 годов, в основном, в ближайших окрестностях г. Петровска в разнообразных биотопах. Собрано около 500 гербарных образцов.

Проведенные некоторые геоботанические описания в различных типах растительности выявили в окрестностях г. Петровска следующие лесные группы ассоциаций: мятликовые, ландышевые, звездчатковые дубравы, занимающие значительные площади, а также березняки и осинники. На многочисленных полянках и опушках этих лесов встречаются разнотравные луговые сообщества с редкими видами: *Myosotis suaveolens*, *Polemonium coeruleum*, *Leucanтемum vulgare*, *Centaurea ruthenica*, *Fritillaria ruthenica*, *Adonis vernalis*. Наши исследования подтверждают данные А.О. Тарасова (1981) для лесов Правобережья Саратовской области. В окрестностях г. Петровска представлены хвойные насаждения разного возраста. Прибрежно-водная растительность с богатым флористическим составом выражена в широкой (до 1 км) пойме р. Медведицы, в заводях которой можно встретить популяции *Nymphaea candida* и *Nuphar lutea*.

Нами установлено, что в ближайших окрестностях г. Петровска насчитывается 378 видов сосудистых растений, относящихся к 260 родам и 67 семействам (исследования двух полевых сезонов, возможно, показали не полные данные). Систематический анализ показал, что основу флоры составляют покрытосеменные растения - 372 видов (98,4%), из которых значительная часть двудольные - 311 видов (82,3%). Однодольных - 61 вид (16,1%). Незначительную долю во флоре составляют споровые растения - 5 видов (1,3%), а также голосеменные - 1 вид (0,3%). Впервые для флоры Петровского района отмечены следующие виды: *Epilobium pseudorubescens* A. Scvortzov, *Pulmonaria mollis* Wulf. ex Hornem., *Polygonum persicaria* L., *Scilla sibirica* Haw.

Особенности флоры лучше всего выявляются при рассмотрении спектров наиболее крупных семейств и родов. Спектр ведущих семейств подтверждает сходство флоры изучаемого района с флорой европейской части, где первые места в спектре занимают семейства Asteraceae (58 видов - 15,3%), Poaceae (32 вида - 8,5%), Fabaceae (21 вид - 5,6%), и тем более - с флорой лесостепной се-

верной части Саратовской области (Шилова, 2002). Распределение мест в спектре семейств окрестностей г. Петровска и северной части Саратовского Правобережья сходное, но в несколько иной последовательности (Шилова, 2002а). Так, семейства Caryophyllaceae (20 видов – 5,3%), Rosaceae (19 видов – 5,1%), Apiaceae (19 видов – 5,1%), Scrophulariaceae (17 видов – 4,5%), Brassicaceae (14 видов – 3,7%) занимают соответственно 4, 5, 6, 7 и 8 места в исследуемой флоре, а в спектре лесостепной части – 4, 5, 9, 8 и 6. Вероятно, это связано с разницей исследованных площадей. Семейства Lamiaceae и Сурегасеae соответственно заняли 7 и 10 место во флоре северной части, но не вошли в спектр ведущих семейств флоры окрестностей г. Петровска, уступив место Liliaceae и Ranunculaceae (9 и 10 место). Наиболее крупные роды флоры окрестностей г. Петровска – *Salix*, *Veronica* и *Trifolium* (по 6 видов). Отмечается также большое количество видов рода *Carex*, *Centaurea*, *Campanula* (по 5 видов), *Poa*, *Viola*, *Ranunculus*, *Polygonum* (по 4 вида). Большинство видов этих родов произрастают на луговых и гигрофильных сообществах, многочисленных в лесостепной зоне саратовского Правобережья.

Для получения биоморфологической характеристики флоры и биологического спектра обычно используются классификации жизненных форм К. Раункиера и И.Г. Серебрякова. Анализ биоморф по Раункиеру выявил, что подавляющее число видов флоры относится к геофитам (145 видов – 38,4%) и гемикритофитам (119 видов – 31,4%), принимающих участие в сложении различных фитоценозов, особенно луговых и степных. Значительное участие терофитов (72 вида – 19,1%) во флоре данного района отражает депрессию растительности. Незначительное участие во флоре принимают хамефиты (7 видов – 1,8 %) и фанерофиты (9,3%). Детальный анализ жизненных форм по И.Г. Серебрякову показал, что первое место занимают травянистые многолетники (264 вида – 69,8%), что характерно для флор умеренных широт. Из них корневищных – 136 видов (35,9 %), стержнекорневых – 93 вида (24,6%), кистекорневых – 12 видов (3,2 %), дерновинных – 14 видов (3,7%). Последние включают: плотнодерновинных – 5 видов (1,3 %), рыхлодерновинных – 9 видов (2,4 %), луковичных – 3 вида (0,8 %), клубневых – 6 видов (1,6 %). Древесных и полудревесных форм – 42 вида (11,1%). Из них: деревьев – 15 видов (4,0%), кустарников – 20 видов (5,3%), полукустарников – 2 вида (0,5%), полукустарничков – 5 видов (1,3%).

Эколого-фитоценотический анализ выявил значительное участие во флоре луговых видов (112 видов – 29,6%), лесных (78 видов – 20,6%) и степных (59 видов – 15,6%), характерных для лесостепной зоны. Большое число сорно-рудеральных видов (72 вида – 19,1%) показало обилие нарушенных фитоценозов, в которых легко поселяются сорные растения, особенно однолетние. Растения 47 видов (12,4%) произрастают в пойме р. Медведицы. 10 культурных видов (2,7 %) дичают.

На исследованной территории окрестностей г. Петровска произрастают 14 редких видов, занесенных в Красную книгу Саратовской области (1996), из которых 2 вида занесены в Красную книгу РСФСР (*Stipa pennata* L. и *Fritillaria ruthenica* Wikstr.) (1988): *Scilla sibirica* Haw., *Polemonium coeruleum* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Nymphaea candida* J. Presl., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Adonis*

vernalis L., *Myosotis popovii* Dobroc., *Thymus marschallianus* Willd., *Campanula persicifolia* L., *Adenophora lilifolia* (L.) DC., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Centaurea ruthenica* Lam.. Большинство перечисленных выше редких видов произрастают вблизи особо охраняемых природных территорий района (два памятника природы (Решение..., 1991): 1) урочище "Грязнушинская дача" – Сосновоборское лесничество (насаждения хвойных и лиственных пород площадью 461 га) и 2) урочище "Сосняки" – Ножкинское лесничество (искусственные насаждения площадью 469 га) на экотонных сообществах. Здесь виды отличаются низким обилием, поэтому наиболее уязвимы и нуждаются в особой охране. Расширение границ этих памятников позволит сохранить естественные местообитания произрастающих здесь редких видов.

Литература

- Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 278 с.
- Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры). Саратов, 2000. 102 с.
- Келлер Б.А. Ботанико-географические исследования в Саратовской губернии // Тр. об-ва естеств. при Казанск. ун-те, 1901. Т. 35. Вып. 4. 180 с.
- Келлер Б.А. Ботанико-географические исследования в Сердобском уезде Саратовской губернии // Тр. об-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те, 1903. Т. 37. Вып. 1. С. 3-152.
- Конспект флоры Саратовской области. Саратов, 1977. Ч.1. 80 с.; 1979. Ч.2.88 с.; 1983. Ч.3. 108 с.; 1983. Ч.4. 64 с.
- Красная книга РСФСР /Растения. М., 1988. 590 с.
- Красная книга Саратовской области. Растения, грибы, лишайники. Животные. Саратов, 1996. 264с.
- Тарасов А.О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области. Саратов, 1977. 24 с.
- Тарасов А.О. Руководство к изучению лесов Юго-Востока европейской части СССР. Саратов, 1981. 90 с.
- Тарасов А.О. Структура растительного покрова Нижнего Поволжья //Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т.96. Вып. 1. С.23-25.
- Чернов В.Н. Новые данные флоры Саратовского Поволжья // Тр. Саратов. об-ва естествоисп., 1924. Т. 9. Вып. 4. С. 1-8.
- Чернов В.Н. К флоре Петровского и северной части Саратовского уездов // Изв. Саратов. об-ва естествоисп., 1928. Т. 2. Вып. 2. – С. 96-104.
- Шилова И.В. Флора и характерные черты растительности лесостепной части Саратовской области. Автореф. дис... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2002. 20 с.
- Шилова И.В. Анализ систематической структуры флоры северной части Саратовского Правобережья // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов, 2002. Вып. 5.С.7-11.
- Решение Саратовского облисполкома "Об утверждении перечня государственных памятников природы местного значения" от 27.12.91. № 328.

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКА

УДК 634.0.114 (470.44)

ДУБОВЫЕ ЛЕСА САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ

В.А. Болдырев

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

В связи с массовым усыханием деревьев дуба с начала 70-х годов XX века, в лесах Саратовского Правобережья интенсивно протекают сукцессионные изменения, большинство которых относятся к неблагоприятным (смена дуба другими породами с последующим исчезновением дубрав, остепнение ранее облесенных территорий и др.) (Болдырев, Невский, 2000). Исчезновение дубрав, абсолютно преобладающих среди всех других лесов на исследованной территории (Цветков, 1950), вызвало крайнюю необходимость зафиксировать параметры уходящего явления природы. В статье приводятся результаты исследований автора, проведенных в последние два десятилетия XX века в наименее нарушенных дубовых сообществах, которые можно было еще выявить в Правобережье. Автор отдает себе отчет в том, что естественных семенных насаждений дуба на исследованной территории не сохранилось к моменту исследования, и описанию подверглись порослевые дубравы.

Наибольшее распространение дубовые леса в настоящее время имеют в Базарно-Карабулакском, Новобурасском, Балтайском, Вольском, Хвалынском, Саратовском, Красноармейском и Татищевском районах.

Дуб обыкновенный, обладая высокой экологической пластичностью, формирует сообщества в разнообразных эдафических и орографических условиях Приволжской возвышенности. В зависимости от свойств почв и положения в рельефе меняются видовой состав, структура и продуктивность дубрав.

Выделяются четыре основных эдафических группы типов дубрав на: 1) песках и песчаных почвах; 2) супесчаных и суглинистых бескарбонатных почвах; 3) каменистых бескарбонатных почвах; 4) каменистых карбонатных почвах.

Дубравы на песках и песчаных почвах (ареносоли и дерновые лесные песчаные) характеризуются чистым древостоем. Лесная подстилка относительно мощная (4-6 см), модерроогумусовая (A01 – A02 – A03 – A), запасы ее колеблются от 105 до 190 ц/га. Высота деревьев дуба невелика и составляет 2 – 5 м при возрасте в 60 лет, а в особенно жестких экологических условиях на крутых склонах растения этой древесной породы могут быть представлены стелющейся вдоль склона стланиковой (кустарниковой) формой высотой 30 – 50 см и длиной ветвей до 2 – 3 м. Плотность стволов дуба в возрасте 60 лет колеблется от 685 шт./га на световых склонах до 843 шт./га – на плакорах, запасы органического вещества древостоя наименьшие из всех дубрав и изменяются от 610 до 1024 ц/га соответственно. Подрост и всходы древесных пород, как правило, отсутствуют, лишь в «окнах» отмечается их незначительное число. В подлеске

чаще всего встречаются бересклет бородавчатый, ракитник русский и дрок краильный. Травяной покров относительно беден видами (около 100) и фитомассой, в нем преобладают псаммофитные степные и лугово-степные виды (коротконожка перистая, вейник наземный, тонконог песчаный, типчак), из лесных видов отмечены ландыш майский, мятлик дубравный, чина лесная, дремлик широколистный и некоторые другие. Наибольшим числом видов характеризуются фитоценозы плакоров и теневых склонов (от 13 до 30), а наименьшим — световых склонов (от 5 до 12). Надземная фитомасса травяного яруса также невелика и колеблется от 10 в до 38 г/м².

На плакорах и теневых склонах наиболее распространенной является дубрава коротконожковая, на световых склонах — дубравы остепнённая, приземистоосоковая и вейниковая.

Дубравы на супесчаных и суглинистых почвах (регосолях, дерновых лесных, тёмно-серых лесных и серых ксеролесных) отличаются от предыдущих по ряду признаков. Лесная подстилка их мулевая (A0 — A), мощность ее 1 — 3 см, запасы 31 — 66 ц/га. Экологические условия здесь наиболее благоприятны для лесной растительности из всех других местообитаний, в связи с этим дубравы характеризуются смешанным древостоем. Кроме дуба летнего, в качестве примеси в разном доленом участии присутствуют липа сердцелистная, береза бородавчатая, осина, клёны остролистный и татарский, вяз шершавый и др. Высота деревьев дуба при возрасте в 50 — 60 лет колеблется от 8 — 10 м на световых склонах до 15 — 17 м на плакорах и теневых склонах. Плотность стволов варьирует от 520 — 986 шт./га на световых склонах, до 680 — 1240 шт./га на теневых склонах и плакорах. Общая фитомасса древостоя в 60-ти летнем возрасте изменяется от 900 — 970 на световых склонах, до 1090 — 1835 ц/га на плакорах и теневых склонах.

Подрост древесных пород образуют в основном клён остролистный (0,1 — 7,4 тыс. шт./га), береза бородавчатая (0,1 — 0,3) и липа сердцелистная (0,1 — 0,7). Подрост дуба отсутствует или встречается единично. Всходы деревьев представлены в основном кленом остролистным (0,5 — 453,8 тыс. шт./га) и липой сердцелистной (3,7 — 9,4). Всходы дуба и других пород отмечены в незначительном числе или отсутствуют.

В подлеске преобладают бересклет бородавчатый (0,1 — 2,7 тыс.шт./га), жимолость татарская (0,2 — 0,8), лещина обыкновенная (0,1 — 0,9), рябина обыкновенная (0,1 — 0,3), клён татарский (0,2 — 0,8).

Травяной покров относительно небогат видами (около 60), в нем доминируют лесные виды: ландыш майский, осока волосистая, сныть обыкновенная, подмаренник душистый, фиалка удивительная, купена лекарственная и др.

На плакорах наиболее распространены дубравы волосистоосоковая и ландышевая; на теневых склонах — дубравы ландышевая и снытевая, на световых склонах — дубравы приземистоосоковая, вейниковая и коротконожковая.

Дубравы на каменистых бескарбонатных почвах (литосолях бескарбонатных, дерновых лесных каменистых, чернозёмовидных лесных) формируются в основном на опоках и глинистых алевролитах и характеризуются значительным участием в древостое клёна остролистного. Лесная подстилка — модер-

гумусовая (A01 – A02 – A), мощностью 3 – 4, реже 6 – 8 см. Запасы ее колеблются от 59 до 220 ц/га. Наибольшими запасами подстилки характеризуются сообщества на плакорах, а наименьшими – на световых склонах. Кроме клёна в составе древостоя в качестве примеси могут присутствовать береза бородавчатая, осина, липа сердцелистная. Высота деревьев дуба при возрасте в 50 – 60 лет изменяется от 6 – 8 м на световых склонах до 11 – 14 м на плакорах и теневых склонах. Плотность стволов на плакорах колеблется от 1250 до 2065, на световых склонах – от 400 до 1165, на теневых склонах – от 615 до 640, в днищах балок – от 460 до 585 шт./га. Общая фитомасса древостоя варьирует на плакорах – от 1640 до 1840, на световых склонах – от 1020 до 1370, на теневых склонах – от 1380 до 1700, в тальвегах балок – от 1100 до 1300 ц/га.

Подрост в основном формирует клен остролистный, с наибольшей плотностью на плакорах (2,5 тыс.шт./га) и с наименьшей – на световых склонах и в тальвегах балок (менее 0,1 тыс. шт./га), участие других пород (липа, дуб, осина, вяз шершавый) – незначительно. Всходы деревьев присутствуют во всех изученных фитоценозах, но в недостаточном для лесовозобновления количестве (дуб – менее 0,1 тыс. шт./га, липа – от 0,1 до 7,2, клен татарский – от 0,1 до 7,2), лишь клен остролистный образует значительное число всходов (от 38,1 до 62,8). Кустарники в этих дубравах характеризуются наибольшим видовым разнообразием и значительной плотностью стволов (бересклет – от 0,1 до 31,2 тыс.шт./га, боярышник волжский – от 0,4 до 1,3, вишня степная – от 0,1 до 1,9, лещина – от 0,1 до 0,8, спирея городчатая – 0,1 до 0,3) по сравнению с предыдущими дубравами.

В травяном покрове обнаружено около 140 видов. Наибольшей видовой насыщенностью травяного яруса (от 38 до 76 видов) характеризуются пограничные со степью фитоценозы и дубравы световых склонов. В их составе присутствует значительная доля степных видов. Наименьшей видовой насыщенностью (от 8 до 16) характеризуются фитоценозы теневых склонов и днищ суходольных балок. Кроме лесных видов (сныти обыкновенной, ландыша майского, купены лекарственной и др.) в зависимости от конкретных лесорастительных условий в травяном покрове доминируют коротконожка перистая, вейник наземный, осока приземистая и др.

На плакорах наибольшее распространение получили дубравы ландышевая, коротконожковая и вейниковая, на световых склонах – дубрава остепненная, на теневых склонах и тальвегах суходольных балок – дубравы снытевая и подмаренниковая.

Дубравы на каменистых карбонатных почвах (литосолях карбонатных, дерново-карбонатных) на мелах и известняках чаще всего характеризуются чистыми древостоями с незначительной примесью клена остролистного, липы, березы или осины. Лесная подстилка модерроогумусовая, мощная (5 – 8 см, иногда 10 – 12), запасы ее колеблются от 125 до 340 ц/га. Высота деревьев дуба изменяется от 4–6 м на световых склонах до 7–9 м на плакорах и теневых склонах. Наибольшей плотностью стволов характеризуются дубравы плакоров и теневых склонов (от 680 до 700 шт./га), а наименьшей – световых склонов и тальвегов суходольных балок (от 420 до 560). Наименьшая стволовая фитомасса

характерна для световых склонов (от 200 до 870), а наибольшая – для плакоров, теневых склонов и тальвегов балок (от 1210 до 1720 ц/га).

Подрост древесных пород образуют в основном береза (0,1 – 0,4 тыс.шт./га), клен остролистный (0,1 – 0,3) и дуб(менее 0,1). Во всех исследованных фитоценозах всходы древесных пород присутствуют единично, что, вероятно, объясняется неблагоприятными условиями под пологом леса, такими как высокая сухость почвы, мощная лесная подстилка, конкуренция с травами и др.

Кустарники представлены в видовом отношении наиболее полно, по сравнению со всеми предыдущими дубравами. Однако их фитомасса довольно мала, а в фитоценозах световых склонов кустарники могут отсутствовать.

В травяном покрове обнаружено около 130 видов, среди которых доминируют, как правило, степные и лугово-степные виды (коротконожка перистая, вейник наземный, осока приземистая) и редко – лесные (мятлик дубравный). В особенно жестких условиях (световые склоны) в травяном покрове встречаются виды пустынно-степного увлажнения. В фитоценозах световых склонов число видов в фитоценозах колеблется от 5 до 52, плакоров от 18 до 39 и теневых склонов – от 25 до 43.

На плакорах наибольшее распространение получили дубравы вейниковая и коротконожковая, на световых склонах – дубравы остепнённая, коротконожковая и орляковая, на теневых склонах – дубрава коротконожковая.

Литература

Болдырев В.А., Невский С.А. Влияние орографических и эдафических факторов на жизненное состояние древостоев нагорных лесов Саратовского Правобережья // Доклады РАЕН, №2. 2000. С.62-65.

Цветков М.А. Первая карта лесов Европейской России и некоторые карты лесов 18 века // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1950. С. 222-248.

УДК 634.014 (470)

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПЕСЧАНЫХ ПОЧВАХ В САРАТОВСКОМ ПРАВОБЕРЕЖЬЕ

М.В. Степанов, В.А. Болдырев

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Собственные обследования лесных массивов южной части Приволжской возвышенности, а также анализ литературных источников (Фурсаев, 1952; Протоклитова, 1957; и др.) показали, что состав, структура, продуктивность и особенности антропогенной трансформации лесов в районе исследования в значительной степени определяются свойствами почв и почвообразующих пород и условиями рельефа.

Для выяснения современного состояния лесной растительности на песчаных почвах был детально изучен ряд наименее нарушенных лесных фитоцено-

зов (УНФ) в пригородной зоне Саратова и эталонных из различных лесных массивов Саратовского Правобережья общепринятыми методами и был проведен сравнительный анализ их параметров. Описание состояния сообществ приводится по элементам рельефа: плакоры, световые склоны и теневые склоны.

Плакоры. Было изучено 18 фитоценозов, охватывающих все разнообразие растительности. Приводим описание трех (кленовник подмаренниковый (КП), липняк ландышевый (ЛЛ), дубрава снытевая (ДС)), наиболее типичных для пригородной зоны города Саратова. В качестве эталона была выбрана и изучена плакорная дубрава вейниковая (ДВ) в окр. Алексеевки Базарно-Карабулакского района. Приводим сравнительный анализ компонентов ее и фитоценозов пригородной зоны.

Морфологические признаки почв, изученные на почвенных разрезах, заложенных в наиболее типичных местах фитоценозов подобны. В изученных сообществах мощность лесной подстилки и верхнего горизонта отличаются незначительно (табл. 1)

Таблица 1. Почвенные параметры

Параметры	Фитоценоз			
	КП	ЛЛ	ДС	ДВ (эталон)
Мощность лесной подстилки, см	$1,3 \pm 0,11$	$1,4 \pm 0,32$	$1,5 \pm 0,62$	$2,0 \pm 0,17$
Мощность гор. А, см	$4,5 \pm 1,27$	$6,0 \pm 0,56$	$5,5 \pm 0,15$	$6,0 \pm 0,13$
Твердость почвы, кг/см ²	$5,7 \pm 0,19$	$5,9 \pm 0,25$	$4,8 \pm 0,17$	$4,8 \pm 0,49$

Признаки почв эталонного участка и сообществ Кумысной поляны сходны. Явных признаков антропогенной трансформации почв КП, ЛЛ и ДС не выявлено, что свидетельствует об относительно высокой устойчивости лесных почв к рекреационным нагрузкам.

При сходном возрасте деревьев их жизненное состояние отличается: наилучшее отмечено в ДВ, наихудшее – в КП (табл. 2).

Наибольшей антропоотолерантностью и более высоким жизненным состоянием (ЖС) характеризуется клен платановидный. ЖС липы и дуба в окр. Саратова, несмотря на то, что исследования проводились в УНФ, оценивается как «поврежденное». На контрольном участке (ДВ), ЖС древостоя в целом и каждого вида деревьев оценивается как «здоровое». Таким образом, древостой, в отличие от почв, является менее консервативным компонентом лесного сообщества и быстрее реагирует на изменение экологических условий при рекреационной нагрузке.

Таблица 2. Характеристика древостоя

Фито- це- ноз	Формула дре- востоя	Воз- раст, лет	Вид	Ср. вы- сота, м	Ср. диа- метр, см	ЖС, %*
КП	6Кл.пл.3Лп. 1Б.ед.Д	80	Клен платанов.	18	8,4	82,3-з
			Липа мелколист.	16	10,8	73,2-п
			Береза повислая	18	11,9	84,1-з
			Дуб черешчатый	20	12,8	76,6-п
ЛЛ	6Л.2Кл.пл.2Д	80	Липа мелколист.	15	11,8	78,4-п
			Клен платанов.	18	8,7	83,1-з
			Дуб черешчатый	18	8,5	76,2-п
ДС	5Д.2Кл.пл.2Лп 1В	70	Дуб черешчатый	18	13,1	77,1-п
			Клен платанов.	16	7,7	84,3-з
			Липа мелколист.	16	9,0	74,2-п
			Вяз гладкий	10	6,3	93,6-з
ДВ (эта- лон)	10Д.ед Б.Ос.	70	Дуб черешчатый	18	21,8	87,6-з
			Береза повислая	16	13,7	89,3-з
			Осина	11	11,5	81,1-з

*в этой и подобных таблицах з – здоровое, п – поврежденное.

Подрост и всходы клена платановидного отмечены во всех сообществах, но в окр. Саратова их плотность значительно большая, чем на эталонном (таб. 3). Всходы и подрост дуба в окр. Саратова отмечены только в ДС в незначительных количествах в угнетенном состоянии. В эталонном же сообществе они в хорошем состоянии и обладают большей средней высотой.

Таблица 3. Характеристика всходов и подроста деревьев

Фито- ценоз	Вид	Средняя высота, см		Плотность, шт./м ²
		всходы	подрост	
КП	Клен платановидный	9,70	59,21	3,24
	Липа мелколистная	6,70	26,34	0,24
ЛЛ	Клен платановидный	8,29	67,50	4,60
	Липа мелколистная		33,00	0,40
ДС	Клен платановидный	9,20	14,80	2,40
	Липа мелколистная		13,20	0,36
	Вяз гладкий	8,58	46,3	0,16
	Дуб черешчатый		13,7	0,12
ДВ (эта- лон)	Дуб черешчатый	7,11	18,30	2,60
	Осина		34,60	1,30
	Береза повислая		23,50	0,60
	Клен платановидный	9,25	13,70	0,40

Наибольшее количество видов кустарников обнаружено в ДВ, что связано с низкой антропогенностью некоторых (роза собачья, дрог красильный),

не выдерживающих даже незначительного уровня рекреационной нагрузки (табл. 4).

Таблица 4. Характеристика кустарникового яруса

Фитоценоз	Вид	Ср. плотность, шт./м ²	Ср. высота, см
КП	Лещина обыкновенная	2,6	200,0
	Бересклет бородавчатый	1,1	100,2
	Слива колючая	0,3	120,4
ЛЛ	Бересклет бородавчатый	1,8	85,0
	Слива колючая	0,4	180,6
ДС	Бересклет бородавчатый	1,9	96,3
	Боярышник волжский	0,4	83,5
ДВ (эталон)	Бересклет бородавчатый	0,6	87,0
	Дрок красильный	0,6	43,0
	Ракитник русский	0,3	79,0
	Роза собачья	0,2	83,5
	Боярышник волжский	0,1	76,0

Наибольшая их плотность обнаружена в КП, что, по-видимому, связано с довольно сильной изреженностью древесного яруса.

В травостое исследованных фитоценозов обнаружено 42 вида растений, наибольшее число которых отмечено в ДВ, а наименьшее – в КП (Степанов, 2002). Это объясняется тем, что травяной ярус является наименее антропоотолерантным компонентом растительности и ряд видов, не выдерживая даже незначительной рекреационной нагрузки, выпадает из травостоя. На их месте расселяются более антропоотолерантные растения, входящие в состав фитоценоза. В данном случае экологические условия изменились незначительно и вселения новых видов не выявлено. Во флоре КП, ЛЛ и ДВ присутствует колокольчик персиколистный, занесенный в Красную книгу Саратовской области. Его статус – редкий вид Саратовской области, подвергающийся сильному антропогенному воздействию.

Коэффициент сходства Серенсона (Василевич, 1969) $K=2c(a+b)^{-1}$ (где c – число видов общих двум описаниям, a – число видов в первом описании, b – число видов во втором описании) следующий: между КП и ДВ – 0,33; между ЛЛ и ДВ – 0,46; между ДС и ДВ – 0,27. Невысокое сходство видового состава сообществ Кумысной поляны с эталонным подтверждает нарушенность первых.

Во всех изученных фитоценозах преобладают лесные (ландыш майский, купена лекарственная и др.) и отсутствуют сорные растения (табл. 5). Это связано с тем, что данные сообщества являются слабонарушенными. Наличие сорно-лесных видов свидетельствует о том, что хотя мы считаем эти сообщества относительно ненарушенными для Приволжской возвышенности, тем не менее они также изменены рекреационным воздействием.

Таблица 5. Распределение видов по ценоморфам*

Ценоморфа	Фитоценоз			
	КП	ЛЛ	ДС	ДВ (эталон)
Sil	9 / 69,22	9 / 60,00	11 / 73,33	10 / 34,48
PrSil				2 / 6,89
SilPr		1 / 6,67		2 / 6,89
Pr	2 / 15,39	2 / 13,33	1 / 6,67	7 / 24,14
SilSt				1 / 3,45
PrSt				1 / 3,45
St		1 / 6,67		3 / 10,35
SiRul	2 / 15,39	2 / 13,33	3 / 20,00	3 / 10,35

*В этой и таблицах 6 и 7 – в числителе – число видов, в знаменателе – процент от общего числа видов.

Преобладание мезотрофных видов в изученных сообществах объясняется тем, что в силу слабого промыва (каждые 2-3 года – сильная засуха) даже песчаные почвы, обладающие минимальным плодородием, накапливают в данных условиях достаточное количество питательных элементов, удовлетворяющих потребности не только мезотрофов, но и некоторых мегатрофов (табл. 6).

По значению экологического оптимума наибольшее участие в сложении флор всех изученных сообществ принимают мезофитные растения, к числу которых относятся луговые и лесные виды, являющиеся доминантными (табл. 7).

Таблица 6. Распределение видов по трофоморфам

	Фитоценоз			
	КП	ЛЛ	ДС	ДВ (эталон)
OlgTr		1 / 6,67		2 / 6,89
MsTr	8 / 61,54	10 / 66,67	10 / 66,67	20 / 68,97
MgTr	5 / 38,46	4 / 26,66	5 / 33,33	7 / 24,14

Таблица 7. Распределение видов по гигроморфам

Гигроморфа	Фитоценоз			
	КП	ЛЛ	ДС	ДВ (эталон)
Ks		1 / 6,67		1 / 3,45
Ms Ks	1 / 7,69			4 / 13,79
Ks Ms	4 / 30,78	6 / 40,00	4 / 26,66	10 / 34,49
Ms	8 / 61,53	8 / 53,33	11 / 73,34	14 / 48,37

Также преобладание мезофитов объясняется залеганием на небольшой глубине в песчаных почвах водоупорных слоев глины, являющихся дополнительным источником питательных веществ.

Рекреационная нагрузка в фитоценозах распределяется неравномерно: наибольшую испытывает КП (до 29 чел./день), наименьшую – ДВ (до 21 чел./день). Максимальную нагрузку сообщества Кумысной Поляны испытыва-

ют весной и осенью в комфортные выходные дни. Массовое посещение ДВ отмечено в летний период в комфортные выходные дни. Данная интенсивность рекреационной нагрузки привела к появлению троп и вытопанных участков, процентное отношение которых следующее: в КП – 10%, в ЛЛ – 7%, в ДС – 5%, в эталонном – 2%.

Как отмечалось ранее (Болдырев и др., 2001), оценка состояния всех компонентов сообществ в окр. Саратова позволяет сделать следующий вывод: несмотря на то, что для пригородной зоны изученные фитоценозы мы считаем относительно ненарушенными, все они функционируют на второй стадии рекреационной дигрессии.

Световые склоны. Были изучены два фитоценоза (дубо-кленовник ландышевый (ДКЛ) и кленовик ландышевый (КЛ), расположенные на световых склонах. В качестве эталонного был выбран и изучен бор приземистоосоковый (БПО) Сосновского лесного массива Саратовского района, местонахождение которого сходно со сравниваемыми.

Дерновые лесные песчаные почвы данных фитоценозов характеризуются чрезвычайно малой мощностью с плохо выраженной дифференциацией на горизонты (табл. 8).

Таблица 8. Почвенные параметры

Параметры	Фитоценоз		
	ДКЛ	КЛ	БПО (эталон)
Мощность лесной подстилки, см	$1,0 \pm 0,50$	$1,0 \pm 0,50$	$2,0 \pm 0,45$
Мощность гор. А, см	$7,0 \pm 0,17$	$6,5 \pm 0,63$	$4,0 \pm 0,15$
Твердость почвы, кг/см ²	$2,9 \pm 0,93$	$1,6 \pm 0,24$	$1,4 \pm 0,19$

В изученных сообществах, ЖС деревьев дуба и осины, несмотря на незначительные рекреационные нагрузки, оценивается как «поврежденное», у остальных лесообразующих пород – «здоровое» (табл. 9).

Таблица 9. Характеристика древостоя

Фито- ценоз	Формула древостоя	Возраст, лет	Вид	Ср.выс ота, м	Ср.диа- метр, см	ЖС, %
ДКЛ	4Кл.4Д.2Лп.	50 - 60	Клен платанов.	12	20	97,21-з
			Дуб черешчат.	12	30	64,42-п
			Липа мелкол.	10	30	81,50-з
КЛ	8Кл.2Лп.ед.Ос.	40 - 50	Клен платанов.	10	20	91,14-з
			Липа мелкол.	8	25	83,12-з
			Осина	6	16	59,33-п
БПО (эталон)	10С	90 - 100	Сосна обыкновенная	7	32	81,42 -з

В описанном типе местообитаний хорошее возобновление имеет клен платановидный (табл. 10). Подрост и всходы основных лесообразующих пород

(сосна и дуб) отсутствуют, или единичны. Подрост и всходы осины полностью порослевого происхождения, липы – более, чем на половину. Таким образом, дубравы и боры, являющиеся коренными для данных типов местообитаний, преобразуются в кленовники. На скорость трансформации большое влияние оказывает интенсивность антропогенной нагрузки.

Таблица 10. Характеристика подроста и всходов деревьев

Фитоценоз	Вид	Ср. высота, см		Ср. плотность, шт./м ²
		всходы	подрост	
ДКЛ	Клен платановидный	6,13	52,50	8,0
	Липа мелколистная		15,7	1,9
КЛ	Клен платановидный	8,25	31,7	5,2
	Липа мелколистная		25,5	2,5
	Осина		67,3	0,03
БПО (эталон)	Сосна обыкновенная		35,2	единично

Во всех изученных сообществах произрастает бересклет бородавчатый (табл. 11).

Таблица 11. Характеристика кустарникового яруса

Фитоценоз	Вид	Ср. плотность, шт./м ²	Средняя высота, см
ДКЛ	Бересклет бородавчатый	1,2	99,0
	Клен татарский	0,7	130,2
КЛ	Бересклет бородавчатый	2,3	120
БПО (эталон)	Бересклет бородавчатый	единично	115
	Дрок красильный	единично	37,5

Высота и плотность его в сравниваемых фитоценозах (ДКЛ и КЛ) значительно выше, чем на эталонном. Это можно связать с более изреженным древостоем фитоценозов окр. Саратова. Кроме того, в ДКЛ и КЛ состояние кустарников значительно хуже (больше обломанных и сухих веток).

Всего на изученных фитоценозах обнаружено 29 видов травянистых соудистых растений, относящихся к 13 семействам. Во всех сообществах доминируют многолетние виды, на долю малолетних (однолетних и двулетних) приходится незначительное количество видов. Это говорит о довольно устоявшемся состоянии флоры и незначительных антропогенных нагрузках. Коэффициент сходства травяного яруса таков: между ДКЛ и БПО – 0,46, между КЛ и БПО – 0,49, что свидетельствует о подобии флор сравниваемых фитоценозов.

Во всех фитоценозах преобладают лесные виды (табл. 12). В ДКЛ лидирующее место с лесными занимают лесо-луговые (ястребинка румяная и др.) и сорные (горец птичий, икотник серо-зеленый и др.), что связано с более интенсивной антропогенной нагрузкой, испытываемой фитоценозом. В КЛ и

эталонном сообществе за лесными следуют степные виды (коровяк Маршалла, цмин песчаный. и др.), что характерно для данных типов местообитаний.

Во всех исследованных сообществах в травяном покрове преобладают мезотрофные растения (табл. 13). Т.е. на световых склонах песчаных почв наблюдается та же тенденция, что и на плакорных участках: из-за слабого промыва данные почвы накапливают достаточное количество питательных веществ, удовлетворяющих потребность не только мезотрофов, но и некоторых мегатрофов. Кроме того, в данных почвах в зоне досягаемости корней залегают глинистые слои, являющиеся дополнительным источником питательных веществ.

Таблица 12. Распределение травяных видов по ценоморфам

Ценоморфа	Фитоценоз		
	ДКЛ	КЛ	БПО (эталон)
Sil	3 / 18,75	4 / 28,57	6 / 26,095
Sil Pr	3 / 18,75	2 / 14,29	3 / 13,04
Pr	1 / 6,25		3 / 13,04
Sil St	1 / 6,25	1 / 7,14	2 / 8,69
Pr St	1 / 6,25	1 / 7,14	
St	1 / 6,25	3 / 21,43	5 / 21,75
Ru	3 / 18,75	2 / 14,29	1 / 4,35
Sil Ru	2 / 12,50	1 / 7,14	
St Ru	1 / 6,25		2 / 8,69
Pr Ru			1 / 4,35

Таблица 13. Распределение видов по трофоморфам

Трофоморфа	Фитоценоз		
	ДКЛ	КЛ	БПО (эталон)
Olg Tr	1 / 6,25	2 / 14,29	5 / 21,74
Ms Tr	10 / 62,5	9 / 64,28	15 / 65,22
Mg Tr	5 / 31,25	3 / 21,43	3 / 13,04

Несмотря на то, что изученные фитоценозы расположены на световых склонах и песчаных почвах, в флористическом составе преобладают ксеромезотрофные и мезотрофные растения (табл. 14).

Таблица 14. Распределение по гигроморфам

Гигроморфа	Фитоценоз		
	ДКЛ	КЛ	БПО (эталон)
Ks	2 / 12,50	3 / 21,43	6 / 26,09
Ms Ks	3 / 18,75	2 / 14,29	3 / 13,04
Ks Ms	6 / 37,50	6 / 42,85	6 / 26,09
Ms	5 / 31,25	3 / 21,43	8 / 34,78

То есть в данном случае наблюдается та же тенденция, что и на плакорных сообществах. Это связано с тем, что данные почвы рыхлые и поверхностного стока не происходит, и на относительно небольшой глубине залегают водоупорные слои.

Как показали трамблеометрический метод учета посещаемости и визуальные наблюдения, фитоценозы данного типа испытывают меньшую рекреационную нагрузку по сравнению с плакорными участками. Но закономерности распределения отдыхающих в зависимости от времени года, дней недели и погоды – схожи с таковыми на плакорных фитоценозах.

Количество троп и вытоптанных участков следующее: в ДКЛ – 12%, в КЛ – 6%, в БПО – 2%. Несмотря на то, что изученные сообщества испытывают меньшую рекреационную нагрузку по сравнению с плакорными участками, доля вытоптанной территории примерно одинаковая. Это объясняется более значительным временем релаксации растительного покрова световых склонов по сравнению с плакорными, из-за крайне жестких экологических условий существования первых.

На основании вышесказанного можно заключить, что несмотря на то, что изученные сообщества пригорода Саратова на световых склонах испытывают меньшую рекреационную нагрузку, чем плакорные фитоценозы, и те и другие функционируют на второй стадии рекреационной дигрессии.

Теневые склоны. Были изучены два фитоценоза, расположенных на теневых склонах: клено-березняк ландышевый (КБЛ) и дубо-кленовник ландышевый (ДКЛ). В качестве эталонного был выбран и исследован бор дубравно-мятликовый (БДМ) Сосновского лесного массива, местонахождение которого сходно со сравниваемыми.

Почвы исследованных сообществ, так же как и почвы световых склонов, характеризуются малой мощностью с плохо выраженной дифференциацией на горизонты (табл. 15).

Таблица 15. Почвенные параметры

Параметры	Фитоценоз		
	КБЛ	ДКЛ	БДМ (эталон)
Мощность лесной подстилки, см	1,5 ± 0,50	2,0 ± 0,15	2,0 ± 0,72
Мощность гор. А, см	4,0 ± 1,12	5,5 ± 1,26	3,5 ± 0,23
Твердость почвы, кг / см ²	3,6 ± 1,64	2,7 ± 0,81	3,1 ± 0,25

ЖС дуба в окрестностях города Саратова оценивается как «поврежденное», остальных же лесообразующих пород – здоровое (табл. 16).

Возможно, коренными лесными сообществами на молодых песчаных землях являются сосновые боры (Болдырев, 1995).

Наиболее высокой способностью к возобновлению обладает клен платановидный и липа мелколистная (табл. 17). Всходы же и подрост дуба – основ-

ной лесообразующей породы в условиях Саратовского Правобережья – представлены единичными экземплярами, что далеко не достаточно для полноценного возобновления. Подрост и всходы древесных пород в эталонном сообществе практически отсутствуют, лишь в «окнах» встречено незначительное число всходов сосны.

Таблица 16. Характеристика древостоя

Фитоценоз	Формула древостоя	Возраст, лет	Вид	Ср.высота, м	Ср. диаметр, см	ЖЗ, %
КБЛ	5Б.4Кл.1Д.	60 – 70	Береза повислая	10	27	98,10-з
			Клен платановид.	10	26	90,70-з
			Дуб черешчатый	12	14	62,85-п
ДКЛ	6Д.4Кл.Лп.	50 – 60	Дубчерешчатый	9	12	76,53-п
			Клен платановид.	7	29	82,35-з
			Липа мелколист.	8	28	80,80-з
БДМ (эталон)	10 С	60 – 70	Сосна обыкновенная.	9	17	94,31-з

Таблица 17. Характеристика подроста и всходов деревьев

Фитоценоз	Вид	Средняя высота		Ср.плотность, шт./м ²
		всходы	подрост	
КБЛ	Клен платановидный	9,7	47,5	1,2
	Липа мелколистная		35,0	0,3
ДКЛ	Клен платановидный	8,4	32,6	1,8
	Липа мелколистная		27,3	0,6
	Дуб черешчатый		24,4	единично
БДМ (эталон)	Сосна обыкновенная		65,0	единично

Кустарниковый ярус в изученных лесных фитоценозах не выражен (табл. 18).

Таблица 18. Характеристика кустарникового яруса

Фитоценоз	Вид	Ср.плотность, шт./м ²	Ср. высота, см
КБЛ	Бересклет бородавчатый	0,7	112,4
ДКЛ	Бересклет бородавчатый	0,2	96,8
БДМ (эталон)	Бересклет бородавчатый	единично	142,6
	Дрок красильный	единично	60,3
	Ракитник русский	единично	180,2

Во всех сообществах присутствует бересклет бородавчатый, в окр. г. Саратова его плотность выше, чем в эталонном сообществе, что связано с большими разреженностью древесного яруса и рекреационной нагрузкой.

Травяной покров изученных фитоценозов относительно беден, всего отмечено 19 видов. Основное количество видов – это виды песчаных мест обитания как на эталонном участке, так и в сообществах Кумысной поляны. Коэффициент сходства Серенса следующий: между КБЛ и БДМ = 0,4; между ДКЛ и БДМ = 0,5; это свидетельствует об относительном подобии данных сообществ.

Во всех сообществах преобладают лесные виды – это мятлик дубравный, ландыш майский, сныть обыкновенная. Ценоморфный состав так же свидетельствует о сходстве данных фитоценозов (табл. 19).

Таблица 19. Распределение по ценоморфам

Ценоморфа	Фитоценоз		
	КБЛ	ДКЛ	БДМ (эталон)
1	2	3	4
Sil	4 / 36,37	4 / 33,35	3 / 33,34
Pr Sil	2 / 18,18	1 / 8,33	
Sil St		2 / 16,66	1 / 11,11
Pr St	1 / 9,09		
St		3 / 25,00	1 / 11,11
Sil Ru	3 / 27,27	1 / 8,33	1 / 11,11
Pr Ru			1 / 11,11
St Ru			1 / 11,11
Ru	1 / 9,09		1 / 11,11
Pr		1 / 8,33	

В изученных сообществах Кумысной поляны преобладают мезотрофные виды (табл. 20).

Таблица 20. Распределение по трофоморфам

Трофоморфа	Фитоценоз		
	КБЛ	ДКЛ	БДМ (эталон)
OlgTr	1 / 9,09	2 / 16,67	4 / 44,45
MsTr	8 / 72,73	7 / 58,33	3 / 33,33
MgTr	2 / 18,18	3 / 25,00	2 / 22,22

Это связано с водоупорами из глины и песчаника, которые залегают на относительно небольшой глубине, являющиеся дополнительными источниками питания и препятствуют промыву питательных веществ в более глубокие слои. На эталонном участке водоупорный слой из песчаника залегает значительно глубже (более 40 м), что является причиной преобладания олиготрофных видов.

В КБЛ и ДКЛ преобладают мезофиты, что свидетельствует о среднем увлажнении данных сообществ (табл.21). В БДМ доминируют ксерофитные растения, что говорит об относительно сухих условиях увлажнения данного фитоценоза.

Таблица 21. Распределение по гигроморфам

Гигроморфа	Фитоценоз		
	КБЛ	ДКЛ	БДМ (эталон)
Ks	3 / 27,27	4 / 33,33	4 / 44,45
MsKs	1 / 9,09	1 / 8,33	
KsMs	3 / 27,27	2 / 16,67	3 / 33,33
Ms	4 / 36,37	5 / 41,67	2 / 22,22

В изученных сообществах распределение посещаемости-неравномерное. Наименее посещаемым является эталонное сообщество (до 16 чел./час), наиболее – КБЛ (до 31 чел./час). Наибольшую рекреационную нагрузку эталонное сообщество испытывает в летний период. Посещаемость фитоценозов Кумысной поляны относительно стабильна. Наибольшая посещаемость всех сообществ установлена в выходные дни с комфортной погодой, наименьшая – в будни с дискомфортной погодой. Площадь вытопанных участков следующая: в КБЛ – 15%, в ДКЛ – 10%, в БДМ – 3%. Как видно, доля вытопанных участков схожа с таковой в сообществах на световых склонах, хотя КБЛ и ДКЛ испытывают антропогенную нагрузку более интенсивную. Это связано с тем, что они расположены на теневых склонах, в более благоприятных условиях произрастания, и восстановление их растительности происходит более ускоренными темпами.

Исходя из вышесказанного, можно заключить, что наиболее типичные УНФ окр. Саратова теневых склонов на песчаных почвах функционируют на второй стадии рекреационной дигрессии.

Таким образом, устойчивость фитоценозов в пределах каждой эдафической группы убывает в следующем порядке: плакоры – теневые склоны – световые склоны. Самым устойчивым компонентом сообществ к антропогенной нагрузке является почва. Среди растительных компонентов наиболее устойчивым является древостой. Среди древесных пород наиболее антропоотолерантный – клен платановидный, а наименее – осина и липа. Во всех изученных сообществах ЖС деревьев дуба, основного лесообразователя – ослабленное. Однако это результат не столько современных антропогенных воздействий, сколько прошлых. Наименее устойчивым компонентом сообществ является травостой. Ряд видов, не выдерживая даже незначительных рекреационных нагрузок, выпадает из него. На их место расселяются более антропоотолерантные растения, как правило, входящие в состав современного фитоценоза. Независимо от эдафического фактора, наибольшее количество травянистых видов обнаружено в плакорных сообществах, наименьшее – теневых склонов. Доминирующее положение во всех изученных фитоценозах занимают мезофитные растения, среди которых преобладают лесные виды.

Литература

Болдырев В.А. Лесные почвы и растительность южной части Приволжской возвышенности. Дисс. ... д-ра биол. наук. Саратов, 1995. 323 с.

Болдырев В.А., Далматов Н.Б., Степанов М.В. Экологическая оценка рекреационной нарушенности плакорных лесов пригородной зоны Саратова //Известия Саратовского государственного университета Саратов: Изд-во Саратов. Ун-та, 2001. Сер.Биол., вып. спец. С.24-27.

Протоклитова Т.Б. Леса южных районов Саратовского Правобережья, ботанико-географическая характеристика и возобновление их // Уч. зап. Саратов. пед. ин-та. 1957. Вып. 28. С. 248-278.

Степанов М.В. Рекреационная трансформация пригородных лесов Саратова. Дисс. ...канд. биол. наук. Саратов, 2002. 237 с.

Фурсаев А.Д. Естественные леса в пределах трассы государственной полосы Саратов – Камышин // Уч. зап. Саратов. ун-та. 1952. Т. 29. С. 129-182.

УДК 581.526.524

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ДУБОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ ПРАВОБЕРЕЖЬЯ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М.А. Ревякин

ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ»

Исследованию нагорных дубрав Саратовского Правобережья посвящены многие работы. Исследованы таксационные показатели дубовых древостоев, их жизненное состояние, возобновление. Изучались популяции дуба как эдификатора всего фитоценоза (Буланая, Исаева, 2001). Однако оценить состояние насаждения и спрогнозировать его дальнейшее развитие невозможно без учета роли популяций других видов, входящих в ценоз (Восточноевропейские ..., 1994).

Исследование проводилось в летние месяцы 2000-2002 гг. на территории Татищевского, Саратовского и Базарно – Карабулакского административных районах в дубравах на песчаных, супесчаных, суглинистых, каменистых бескарбонатных и каменистых карбонатных почвах. В общей сложности было заложено 46 пробных площадей. Для изучения популяционной организации дубовых древостоев определялось возрастное состояние деревьев по видам и выявлялась полнотенненность возрастного состава популяции (Уранов, 1975; Уиттекер, 1980). В соответствии с орографическими условиями выделялись три типа местообитаний: световые склоны, плакоры и теневые склоны.

Наиболее типичные онтоспектры популяций деревьев приведены на рис.

На территории исследования конкурентные виды представлены типичным конкурентом - дубом черешчатым (*Quercus robur* L.), однако ни в одном из изученных ценозов не было обнаружено полночленных популяций его.

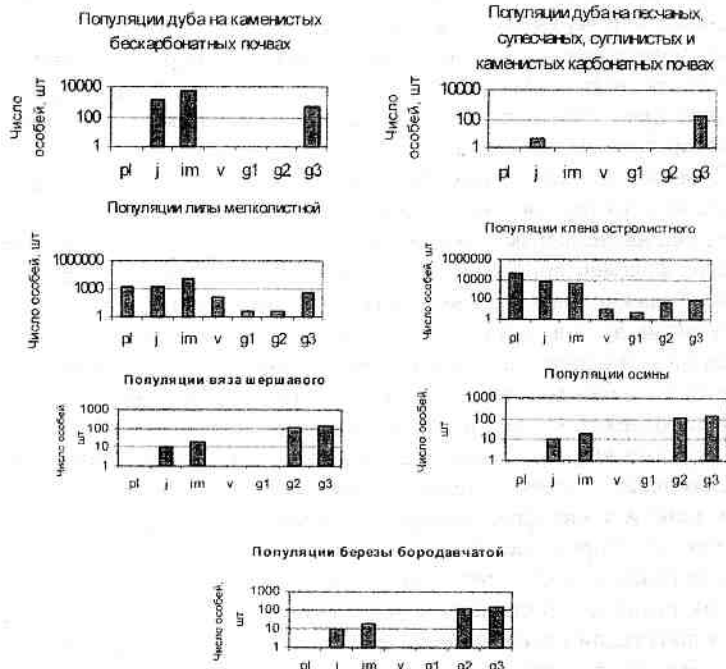
Практически на всех почвах (кроме каменистых бескарбонатных) дубравы расположены в верхних частях световых склонов, и их древостой представлен старым генеративным поколением с единичным подростом вегетативного происхождения вокруг усыхающих и усохших деревьев. На плакорах же доля дуба в составе древостоя значительно меньше, и популяция представлена только старым генеративным поколением.

Дубравы на каменистых бескарбонатных почвах встречаются на плакорах и в верхних частях световых склонов. Здесь отмечается порослевое возобновление дуба ювенильным и иматурным поколением и как следствие - популяции дуба фрагментарно неполночленные. Можно отметить, что с улучшением условий увлажнения на различных группах типов почв, отмечается уменьшение доли участия дуба в составе древостоя. В целом, в изученных популяциях дуб представлен, в основном, старым генеративным поколением и по мере отмирания старых особей популяции дуба необратимо регрессируют.

Тип толерантных видов в районе исследования представлен конкурентно-толерантными видами: липой мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) вегетативного происхождения и кленом остролистным (*Acer platanoides* L.) семенного. Популяции липы и клена фрагментарно неполночленны лишь в олигоксеротопных условиях местопроизрастания световых склонов. В более же благоприятных условиях (нижние части световых склонов, плакоры и теневые склоны) популяции, как правило, полночленны и образуют левосторонний онтоспектр. Причем, в популяции клена численность особей прегенеративной фракции значительно больше, чем липы.

Тип реактивных видов представлен собственно реактивными видами: осиной (*Populus tremula* L.) и вязом шершавым (*Ulmus glabra* Huds.) вегетативного происхождения, и также березой бородавчатой (*Betula pendula* Roth.) семенного. В изученных цепозах на всех группах типов почв, популяции осины и березы отмечены на плакорах и в особенности на участках теневых склонов с хорошими условиями увлажнения. Популяции фрагментарно неполночленны и характеризуются небольшой численностью как прегенеративной так и генеративной фракции. Популяции вяза, отмеченные на плакорах и склонах теневых экспозиций, как правило, полночленны и образуют центрированный онтоспектр с преобладанием генеративных особей. Небольшое количество проростков и, зачастую, ювенильных растений можно объяснить быстрыми темпами роста и развития особей, когда переход в иматурное состояние может происходить в первый вегетационный период (Евстигнеев, 1990).

Популяционный анализ древесных видов района исследования дает возможность заключить следующее. Наблюдается ярко выраженная тенденция к сокращению ценотической роли конкурентного вида - дуба черешчатого. Это происходит из-за образования в пологе древостоя малых по размеру окон, не обеспечивающих достаточной освещенности светолюбивым породам. В этих окнах возобновление происходит с доминированием толерантных видов, если их подрост появился еще до образования прорыва в пологе древостоя, или реактивных, если к моменту появления окна под пологом древостоя не было молодого поколения из толерантных видов. Следовательно, в изученных лесах



может произойти формирование полидоминантных ценозов состоящих из толерантных и (или) реактивных видов.

Литература

Булаева М.В., Исаева О.А. Структура ценопопуляций дуба обыкновенного в различных эколого-ценотических условиях Саратовской области // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Вып. 4. Саратов, 2001. С. 29-35.

Восточноевропейские широколиственные леса / Р.В. Попадюк, А.А. Чистякова, С.И. Чумаченко и др.; Под. ред. О.В. Смирновой. М., 1994. 364 с.

Евстигнеев О.И. Фитоценоотипы и отношение лиственных деревьев к свету: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 18 с.

Уиттекер Р.Х. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.

ОСОБЕННОСТИ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА И НА ВЫРУБКАХ В ДУБОВЫХ ЛЕСАХ ВЯЗОВСКОГО ЛЕСХОЗА САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М.А.Козаченко

Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова

Леса Саратовской лесостепи отнесены к I группе, которые выполняют широкий спектр защитных экологических функций. Насаждения Вязовского лесхоза играют противозерозивную, водоохранную, оздоровительную роль (Лебедев, 1974).

В последние десятилетия многие исследователи отмечают потерю однородности характера нового поколения лесов, а подчас внедрение в насаждения новых видов-лесообразователей, то есть неполной обеспеченности возобновления прежнего состава (Мелехов, 1980). Увеличение общего порядка вегетативных поколений дуба приводит к снижению его таксационных характеристик и показателей устойчивости, а также существенно влияет на процесс возобновления леса. В этих условиях есть необходимость изучения характерных особенностей естественного порослевого и семенного возобновления различных пород, представленных в Вязовском лесу.

Для выяснения этого вопроса в летне-осенний период 2002 года в насаждениях и на вырубках Вязовского лесхоза были заложены пробные площади. Определялись форма, размер вырубки, её окружение, рельеф. При определении состояния подростка под пологом леса растения подразделялись на 5 высотных групп: 1 - до 10 см (всходы), 2 - от 10 до 50 см (2 ... 5 лет), 3 - от 50 до 100 см (5 ... 10 лет), 4 - от 100 до 200 см (более 10 лет) и 5 - более 200 см. На каждой площадке подсчитывалось раздельно число особей семенного и вегетативного происхождения. Расположение каждой площадки полностью независимо от положения всех остальных. По схожей методике изучалось семенное возобновление на вырубках. Для определения состояния порослево-семенного возобновления различных пород после рубки были заложены пробные площади на вырубках, расположенных в этих насаждениях, на которых учитывались диаметр, высота, возраст пня, толщина коры, число побегов. Далее характеризовался господствующий побег (возраст, высота, диаметр, место прикрепления).

Исследование проводилось в насаждениях дуба с различным участием его спутников: клёна остролистного и липы мелколистной. Данные насаждения поступили в рубку в 1996-97 годах.

Рельеф исследованной территории выровненный с небольшими уклоном (1-2 град.). Форма всех вырубок прямоугольная, размер 100м x 1000 м. Окружением вырубок являются насаждения, оставленные для обсеменения площади лесосеки (в соответствии с технологией рубки), то есть они имеют такой же состав и таксационные показатели, что и вырубленное насаждение.

Почвы сходные на различных пробных площадях, и представлены чернозёмовидными лесными каменистыми. Подстилка и верхние горизонты почвы

отличались низкой влажностью в связи с продолжительным засушливым периодом. Данный факт сильно повлиял на состояние живого напочвенного покрова, подлеска и подроста.

Травяной ярус в исследуемых насаждениях был представлен в основном мятликом дубравным, снытью, ландышем. Площадь проективного покрытия в среднем составляла 30%. В связи с засушливым летом травяной покров находился в плохом состоянии, особенно в местах с преобладанием сныти и ландыша. Подлесок составляли в основном вяз (около 3.0 тыс. шт. га) и бересклет (4.5 - 5.0 тыс. шт. / га).

Данные по древостоям и по возобновлению представлены таблице 1.

Таблица 1. Порослево-семенное возобновление в различных лесах Вязовского лесхоза, распределённое по высотным группам

Состав насажд.	6ДЗЛп1Кл			5ДЗЛп2Кл			4ДЗЛп3Кл		
Подрост тыс. шт. / га 1	дуб 0/0.5	липа	клён 0/2.75	дуб 0/0.4	липа	клён 0/5.2	дуб 0/0.75	липа	клён 0/3.0
вет/сем 2	0/0.25	2.5/0	0/3.25	0.6/0.2	1.4/2.0	0/8.8	0/0.25	2.5/0.0	0/3.25
3		2.0/0.2	0/3.25		1.6/1.8	0/3.4		2.0/0.2	0/3.25
4		1.5/0	0/3.50		0.6/0.6	0/1.2		1.5/0.0	0/3.75
5		0.75/0	0/7.50			0/1.4			0/6.50
Состав подроста	ед.Д	ЗЛп	7Кл	ед.Д	ЗЛп	7Кл	ед.Д	ЗЛп	7Кл

Из таблицы видно, что вне зависимости от состава древостоя в подросте преобладает клён. При этом возобновление клёна представлено главным образом растениями семенного происхождения, в то время как молодое поколение дуба и липы в большей мере состоит из порослевых растений. Следует отметить, что если поросль липы достаточно многочисленна и хорошо развита, то поросль дуба находится в неудовлетворительном состоянии.

Возобновление клёна широко представлено во всех высотных группах; имеются достаточно обильные всходы, большое представительство растений среднего размера, а также растений пятой высотной группы. Подрост равномерно распределяется по всей территории пробной площади.

Подрост липы составляет меньшую часть, и представлен в основном растениями среднего размера (2,3,4 высотные группы). Распределение подроста по площадям - групповое.

Состояние подроста дуба можно признать неудовлетворительным, так как представленность его крайне низка и составляет около 2...3 % от общего количества подроста всех пород. Это в основном растения первой и второй высотных групп, то есть всходы и растения до 50 см в высоту. Неблагоприятные для прорастания желудей и нормального развития всходов дуба погодные усло-

вия этого года (подсыхание подстилки и почвы), вероятно, в будущем ещё более ослабят положение дубового подростка семенного происхождения.

Данные по порослевому возобновлению на вырубках представлены в табл. 2 (общая характеристика вырубки) и 3 (характеристика господствующего побега). В них представлены средние данные по каждой породе.

Таблица 2. Показатели порослевого возобновления на вырубках

Состав до рубки	6ДЗЛп1Кл			5ДЗЛп2Кл			4ДЗЛп3Кл		
Возраст вырубки, лет	5			6			5		
Данные по породам	Дуб	Липа	Клён	Дуб	Липа	Клён	Дуб	Липа	Клён
Диаметр пня, см	22.0	16.4	16.0	16.3	18.7	14.4	23.4	16.0	17.0
Высота пня, см	15	10	10	10	10	10	15	10	10
Толщина коры, см	1.31	0.76	0.70	1.00	1.00	0.68	1.06	1.00	0.62
Число побегов, шт.	2.5	11.0	5.0	7.4	16.3	8.2	6.3	8.0	15.6

Таблица 3. Характеристика господствующего побега и состояния поросли

Состав до рубки	6ДЗЛп1Кл			5ДЗЛп2Кл			4ДЗЛп3Кл		
Данные по породам	Дуб	Липа	Клён	Дуб	Липа	Клён	Дуб	Липа	Клён
Диаметр, см	3.0	5.0	6.0	3.4	5.0	3.6	2.9	6.0	3.3
Высота, м	3.4	4.7	5.0	3.3	4.7	4.4	3.0	5.0	3.4

Оценивая количественные показатели порослевого возобновления на вырубках, можно отметить, что спутники дуба превосходят его и по числу побегов у каждого пня и по параметрам господствующих побегов. Многие пни дуба не дали поросли.

Анализ результатов показывает, что просматривается зависимость между составом насаждения до рубки и показателями поросли у клёна: при увеличении в составе представительства клёна число побегов у каждого пня увеличилось, но при этом параметры его господствующих побегов уменьшаются.

Качественное состояние поросли дуба можно признать удовлетворительным, но многие растения имеют усохшую или повреждённую верхнюю часть

ствола, сам ствол зачастую сильно искривлён. Растения липы и клёна, напротив, отличаются хорошим или отличным состоянием.

Жизнеспособное семенное возобновление на данных вырубках - только у клёна, его расположение на вырубке - групповое и в основном приурочено к открытым местам. Представлены все высотные группы, кроме всходов, и по этому показателю семенные растения клёна не уступают порослевому возобновлению дуба, липы, и самого клёна.

По результатам исследования можно сделать вывод о неудовлетворительном состоянии семенного и порослевого возобновления дуба и прогнозировать возможную смену породного состава в данных насаждения. На первое место выходит клён и на второе - липа.

Литература

Лебедев В.А. Семенное и порослевое возобновление дуба в нагорных и пойменных дубравах Саратовского Правобережья. // Сборник научных работ: Повышение продуктивности и улучшение качества лесов. Саратов, 1974. С. 32-41.

Мелехов И.С. Лесоведение: Учебник для вузов.- М., 1980. 408 с.

УДК 581.524:634.0.114 (470.44)

АНТРОПОГЕННАЯ ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ НАГОРНЫХ ЛЕСОВ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ (НА ПРИМЕРЕ ЛЕСОВ ШИРОКОКАРАМЫШСКОГО ЛЕСХОЗА)

С. А. Невский

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

В настоящее время во всем мире появилось значительное число работ, посвященных различным вопросам антропогенной динамики растительных сообществ (Разумовский, 1981; Миркин, 1984; Рысин и др., 2000 и др.), что связано с все возрастающим воздействием человека на природные экосистемы. Однако динамика лесной растительности Саратовской области изучена далеко не полностью. Имеется лишь несколько публикаций, посвященных частным вопросам трансформации некоторых компонентов растительных сообществ (Лебедев, 1994; Майоров, 1983, 1994; Кабанов, 1994, 1995; Болдырев, 1996; Дервянко, 1999). В качестве модельного объекта для выявления процессов антропогенной динамики экосистем нами выбраны леса Ширококарамышского лесхоза, т. к. они являются наиболее типичными для исследуемого региона. Кроме того, в 1952-1954 гг. данный лесной массив был обследован Т. Б. Протоклитовой (1958).

Ширококарамышский лесхоз расположен в южной части Правобережья Саратовской области на территории Широко-Карамышского, Татишевского и Лысогорского административных районов. Территория лесхоза находится в южной половине верхней поверхности денудации (Усов, 1948), на западном

склоне Волго-Медведицкого водораздела в междуречье Идолги и Карамыша (Востряков, 1967). Нагорная часть лесхоза характеризуется значительными высотами (до 290 м над уровнем моря) и сильно изрезанным рельефом. Водораздельные пространства узкие, часто выпуклые, иногда в виде небольших плато. Склоны водоразделов обширные, пологие, с большим количеством балок и оврагов. Леса произрастают в настоящее время по склонам водоразделов и балкам. Плакоры водоразделов, а часто и верхние части их пологих склонов, обычно лишены лесной растительности. Рельеф оказывает значительное влияние на весь комплекс условий местообитания. В связи с рельефом изменяются почвенно-грунтовые и климатические условия: мощность, химический, физический состав и водный режим почв, температура и влажность воздуха и почвы, что, в свою очередь, отражается на характере и распределении растительности.

Леса нагорной части лесхоза не образуют сплошного массива, а представляют собой отдельные различные по размеру участки, чередующиеся обычно с пашнями. Лес находится во взаимодействии с травянистой растительностью лугового и лугово-степного характера, которая неширокой полосой (10-20 м) отделяют опушечную часть от полей. Реже пашни вплотную подходят к лесной опушке. Кроме этого, имеет место контакт леса с типичной степной растительностью.

Для более детального освещения антропогенных изменений лесов было выбрано урочище Малиновая Роща. Критерием для выбора послужили достаточно большой размер участка (около 20 км²), разнообразие форм рельефа, определяющее разные экологические условия произрастания лесной растительности, а также то, что северная часть его подвергалась неоднократным рубкам, а в южной части лесные массивы развивались естественным путем, при незначительном антропогенном воздействии.

На рис. 1 представлена геоботаническая карта-схема распределения лесных ассоциаций ур. Малиновая Роща, составленная Т. Б. Протоклитовой в 1952-1954 гг. Как следует из рисунка, преобладающая часть исследуемой территории была занята дубравами. Наибольшее распространение имели коротко-ножковая (ксерофитный и мезофитный вариант), дубравномятликовая и узколистомятликовая дубравы; в северной части лесного массива достаточно большие площади занимала также дубрава звездчатковая. Ассоциация «дубрава ландышевая» представлена небольшим по площади участком в северной части массива, а «липо-дубрава снытевая» — разрозненными участками, расположенными по тальвегам и нижним частям склонов наиболее крупных оврагов. Липняки и осинники занимают очень незначительные территории, также приуроченные к оврагам и балкам.

Современное состояние лесных сообществ урочища Малиновая Роща и пространственное распределение ассоциаций представлены на рис. 2. Как следует из рисунка, лесной массив претерпел значительные изменения. Преобладающая часть насаждений была в разное время вырублена, и ныне территория занята производными типами леса. Большие пространства покрыты осинниками и березняками, занимавшими здесь ранее лишь очень незначительные площади. Появились кленовики, не отмеченные в работах предыдущего автора.

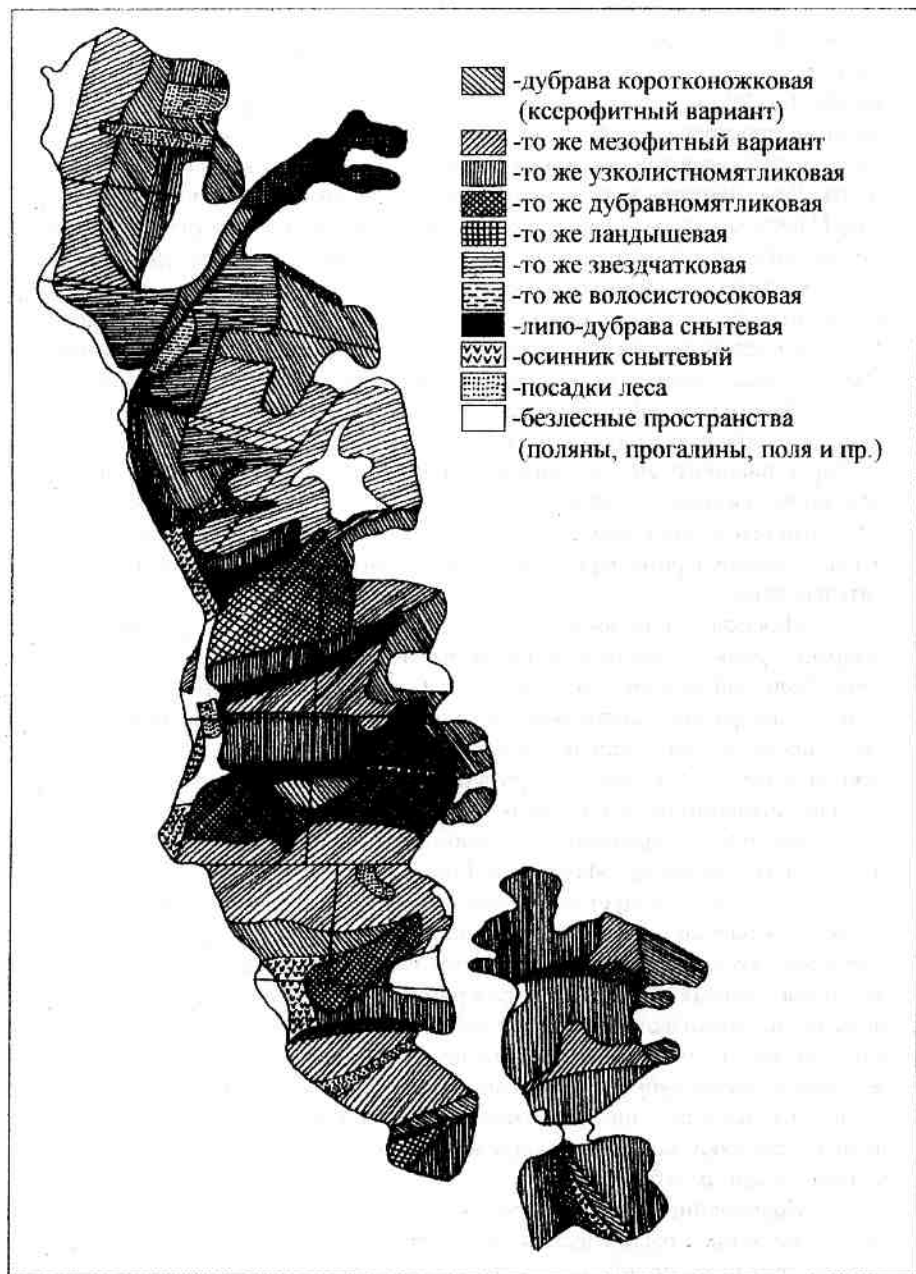


Рис. 1. Геоботаническая карта лесов ур. Малиновая Роща
(по материалам исследований Т. Б. Протоклитовой, 1952-1954 гг.)



Рис. 2. Геоботаническая карта лесов ур. Малиновая Роща
(современное состояние)

Дубравы, возобновившиеся порослевым путем на месте вырубленных, также претерпели значительные изменения видового состава.

Преобладающая часть светового склона занята дубравами ландышевой и дубравномятликовой. В нижней части значительные пространства занимает дубрава разнотравно-злаковая, а на границе леса и полей – дубрава остепненная. Верхний перегиб склона и плакорные участки покрыты сложными по составу фитоценозами, объединенными нами в ассоциацию «осино-березняк разнотравно-злаковый». Такое распределение ассоциаций вполне объяснимо. Внутренние, более увлажненные, части лесного массива заняты мезофитными ассоциациями; в нижней части склона, на границе с открытыми пространствами, наблюдается остепнение; плакорные, участки, также граничащие с открытыми пространствами (а потому наиболее иссушенные), занимают леса из наименее требовательных к трофности и влажности почвы древесных пород – березы и осины. Заметные отклонения от приведенной схемы пространственного распределения ассоциаций наблюдаются в северной части лесного массива. Из литературных источников (Пахучий, 1999; Речан и др., 1993; Рысин и др., 2000) известно, что при интенсивном антропогенном воздействии влияние природных экологических факторов на распределение лесных фитоценозов уменьшается, на первое место по значимости выступает антропогенный фактор. Это приводит к повышению мозаичности и изменению пространственного распределения лесных фитоценозов, что и наблюдается в северной части исследуемого лесного массива, подвергающейся наибольшему антропогенному воздействию, в непосредственной близости от пос. Гремячий.

В таблице приведено соотношение площадей, занятых различными формациями.

Относительные размеры площадей, занятых различными сообществами

Сообщества	Относительные размеры, % от общей площади лесного массива	
	1954 г.	2000 г.
1	2	3
Дубрава остепненная		3,99
то же разнотравно-злаковая		7,99
то же коротконожковая	43,65	3,98
то же узколистномятликовая	16,72	
то же дубравномятликовая	13,67	7,81
то же ландышевая	2,43	17,24
то же звездчатковая	6,08	
то же волосистоосоковая	0,74	
Липо-дубрава ландышевая		1,98
то же снытевая	3,06	2,09
Липняк снытевый		2,72
то же дубравномятликовый		2,65

в видовом составе. Если на вырубке производится сенокосение, возврат к коренному лесному сообществу невозможен. В наиболее ксерофитных местообитаниях наблюдается остепнение. В большинстве же случаев происходит восстановление лесного сообщества с изменением его видового состава. Дуб, как правило, замещается березой, осиной, кленом или липой (в зависимости от эдафических условий местообитания).

Кроме перечисленных выше, происходят изменения в видовом составе кустарникового и травяного ярусов лесных ассоциаций. При этом представляется возможным выделить следующие основные направления изменений:

1) во внутренних частях лесного массива при восстановлении после вырубки коренного лесного сообщества показатели последнего несколько изменяются. Происходит уменьшение высоты и сомкнутости крон древесного яруса, что часто приводит к усилению роли подлеска (в основном из клена татарского), захламлению леса. При этом наблюдается некоторое увеличение суммарной сомкнутости древесного и кустарникового ярусов, что приводит к затенению почвы и повышению ее влажности. В этом случае отмечается мезофитизация травяного яруса.

2) в опушечных же частях леса, наоборот, происходит снижение общей сомкнутости полога, иссушение и задержание почвы, что, в конечном итоге, приводит к ксерофитизации и остепнению.

3) наблюдается увеличение доли интродуцированных видов в составе древостоя. Более всего это относится к ясеню зеленому, посадки которого присутствуют в различных частях лесного массива. В последние годы эта порода стала распространяться далеко за пределы искусственных посадок, и в настоящее время отдельные деревья встречаются практически повсеместно.

Таким образом, исходя из всего вышеизложенного, можно сделать следующие выводы:

1) общая площадь лесного массива изменилась незначительно, площадь безлесных пространств возросла лишь на четыре процента;

2) произошло увеличение числа сообществ. Количество ассоциаций увеличилось вдвое (с восьми до шестнадцати), появилась новая формация – «кленовники» – не описанная предыдущим автором, однако исчезли три дубравных ассоциации (волосистоосоковая, звездчатковая и узколистномятликовая);

3) площади каждой отдельно взятой ассоциации уменьшились, лишь дубравы ландышевой и осинника снытевого – увеличились;

4) при восстановлении коренных лесных сообществ произошли изменения в их видовом составе. При этом выделяются три основных направления изменений: а) мезофитизация растительности во внутренних частях лесного массива, б) ксерофитизация опушечных участков леса, в) усиление роли некоторых интродуцированных видов в составе сообщества.

Литература

Болдырев В. А. Антропогенная деградация нагорных лесов Саратовско-

го Правобережья // Лесное хозяйство Поволжья: Межвуз. сб. науч. работ. Вып. 2. Саратов, 1996. С. 9-14.

Востряков А. В. Неогеновые и четвертичные отложения, рельеф и неотектоника юго-востока Русской платформы. Саратов, 1967. 270 с.

Деревянко А. А. Жизненное состояние древостоя байрачного леса на каменных бескарбонатных породах // Лесное хозяйство Поволжья. Вып. 3. Саратов, 1999. С. 48-53.

Динамика хвойных лесов Подмосквья / Рысин Л. П., Абатуров А. В., Савельева Л. И. и др. М.: Наука, 2000. 221 с.

Кабанов С. В. Динамика таксационных показателей модальных дубовых низкоствольников // Лесоводство и агролесомелиорация: Сб. науч. работ. Саратов, 1994. С. 11-19.

Кабанов С. В. Динамика состава модальных дубовых низкоствольников // Лесное хозяйство Поволжья: Межвуз. сб. науч. работ. Вып. 1. Саратов, 1995. С. 15-18.

Лебедев В. А. Формирование состава древостоев порослевого дуба в Саратовском Правобережье // Лесоводство и агролесомелиорация: Сб. науч. работ. Саратов, 1994. С. 20-23.

Леса Северного Подмосквья / Речан С.П., Малышева Т.В., Абатуров А.В., Меланхолин Н.П. М., 1993. 316 с.

Майоров Б. Н. К вопросу формирования молодых дубовых низкоствольников // Лесное хозяйство и защитное лесоразведение: Сб. науч. работ. Саратов, 1983. С. 93-95.

Майоров Б. Н. Влияние выборочного усыхания стволов дуба на таксационные показатели насаждений // Лесоводство и агролесомелиорация: Сб. науч. работ. Саратов, 1994. С. 4-10.

Миркин Б. М. Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 5. М., 1984. С. 139-232.

Пахучий В. В. Девственные леса Северного Приуралья. СПб, 1999. 136 с.

Протоклитова Т. Б. Леса южных районов Саратовского Правобережья, ботанико-географическая характеристика и возобновление их // Уч. зап. Саратов. пед. ин-та. 1958. Вып. 28. С. 248-278.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 232 с.

Рысин Л. П. Лесная типология в СССР. М., 1982. 217 с.

Усов Н. И. Почвы Саратовской области. Правобережье. Ч. 1. Саратов: ОГИЗ, 1948. 287 с.

СОСТОЯНИЕ СОСНЯКОВ БАЗАРНО-КАРАБУЛАКСКОГО ЛЕСХОЗА, ПОДВЕРГШИХСЯ ВОЗДЕЙСТВИЮ КОРНЕВОЙ ГУБКИ

С.В. Кабанов, И.А. Раздивилор
ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ»

В Базарно-Карабулакском лесхозе сосредоточены самые большие площади сосновых насаждений в Саратовской области. С 1961 года площадь сосновых насаждений увеличилась на 3355 га и составляет 5599 га или 18% от покрытой лесом площади. Это в первую очередь – лесные культуры сосны обыкновенной. Однако их состояние в последние годы вызывает серьезную тревогу. Устойчивость сосняков нарушена. Причин этому много, но последствия этому – поражение сосняков сосновым подкорным клопом и корневой губкой.

Защитить древостой от болезни можно либо путем ликвидации факторов, отрицательно влияющих на лес, либо (если первое не возможно) посредством перестройки насаждения из неустойчивого в устойчивое, учитывая условия произрастания.

Для оценки состояния сосняков Базарно-Карабулакского лесхоза нами было проведено рекогносцировочное обследование этих насаждений в Нселевском лесничестве на площади 236,8 га. Лесопатологическое состояние насаждений оценивалось по трем классам биологической устойчивости по шкале МЛТИ. Оценка степени зараженности сосновых насаждений корневой губкой проводилась на основе методических разработок «Рекомендаций по защите хвойных пород от корневой губки в европейской части России» (2001).

Из 236,8 га обследованных сосновых насаждений только треть (31,9%) не заражена корневой губкой (табл. 1). Остальные насаждения заражены этой болезнью в разной степени. В основном степень заражения средняя и слабая (54,6%), сильно поражены корневой губкой – 13,5% обследованных сосняков, т.е. доля ослабленных, усыхающих и усохших деревьев в таких насаждениях составляет более 30%.

Таблица 1. Распределение обследованной площади по степени зараженности корневой губкой

Степень зараженности корневой губкой	Площадь	
	га	%
Не заражена	75,8	31,9
Слабая	57,2	24,2
Средняя	71,8	30,4
Сильная	32,0	13,5
Всего	236,8	100

Как видно из табл. 2 преобладает куртинный характер распределения по площади поврежденных деревьев и сухостоя (42%), т.е. размер очага усыхания не превышает 0,25 га. Однако отмечается и сплошное усыхание, причем с таким характером усыхания оказалось 20% обследованных сосновых насаждений.

Таблица 2. Распределение обследованной площади по характеру размещения поврежденных деревьев

Характер распределения поврежденных деревьев	Площадь, га
Единичный	31,3
Групповой	29,5
Куртинный	67,5
Сплошной	32,7
Всего	161,0

Оценка обследованных насаждений по степени устойчивости на основе шкалы МЛТИ дала следующие результаты (табл. 3). В целом среди сосновых насаждений Нселовского лесничества Базарно-Карабулакского лесхоза преобладают древостои с нарушенной устойчивостью (на 2-ой класс устойчивости приходится 48%). Отпад в таких насаждениях в 2 и более раза превышает естественный, а общий размер усыхания, включая захламлиенность, составляет 6-40%. 14% сосняков отнесены к 3-му классу устойчивости как полностью ее утратившие. Размер усыхания здесь превышает 40% и только 38% сосняков можно считать устойчивыми.

Таблица 3. Распределение обследованной площади по классам устойчивости

Классы возраста	Площадь, га	Распределение площади обследованных насаждений по классам биологической устойчивости, га		
		1	2	3
1	1,7	1,7		
2	44,0	15,7	22,4	5,9
3	136,1	19,7	90,3	26,1
4	19,4	19,4		
5	1,6	1,6		
6	13,3	13,3		
7	19,6	18,1	1,5	
8	1,1	1,1		
Всего, га/%	236,8 / 100	90,6 / 38	114,2 / 48	32,0 / 14

Среди сосновых насаждений наименее устойчивыми оказались древостои 2 и 3 классов возраста, особенно 3-го класса возраста. 79% насаждений 2-го класса устойчивости и 84% насаждений 3-го класса устойчивости приходится на древостои 3-го класса возраста. Именно с 20-40 летнего возраста начинается усыхание сосновых насаждений из-за воздействия корневой губки. Насаждения более старшего возраста оказались более устойчивыми и в основном относятся к 1-му классу устойчивости.

Для более детального изучения жизненного и возрастного состояния ценопопуляций деревьев в сосновых фитоценозах, поврежденных корневой губкой, было заложено 2 пробных площади. Лесоводственно-таксационная характеристика пробных площадей приведена в таблице 4.

Таблица 4. - Лесоводственно-таксационные показатели пробных площадей

№ П П	ТЛРУ	Про- ис- хож- де- ние	Воз- рас т, лет	Со- ста в	Число деревьев, шт.		Средние		Полнота		Запас, м ³	
					жи- вых	су- хих	высо- та, м	диа- метр, см	абсо- лют- ная, м ²	отно- си- тель- ная		
1	В ₂	Л.к.	45	10	979	111	17,6	19,7	29,92	0,92	262	
				С								
				+ Б	124	0	4,9	5,2	0,26	0,02	1	
2	В ₂	Л.к.	49	10	457	189	19,7	23,9	20,49	0,94	263	
				С						0,59	191	
				+ Б	98	0	8,6	6,7	0,35	0,02	2	
5	С ₂	Ест.	150	10	194	0	17,5	46,2	32,53	1,00	278	
				С								
				35	+ С	903	0	3,7	3,8	1,02	0,08	4
					+	514	0	4,6	4,9	0,95	0,06	4
				Лп								
										1,14	286	

ПП 1 заложена в 13 выделе 23 квартала Алексеевского лесничества. Это чистые культуры сосны (*Pinus sylvestris* L.) с шириной междурядий 1,5 м. Почва супесчаная, сильно каменистая. После рубок ухода с порядной выборкой деревьев ширина междурядий составляет в некоторых местах 3 м. Подлесок очень редкий из акации желтой (*Caragana arborescens* Lam.), бузины красной (*Sambucus racemosa* L.), жимолости татарской (*Lonicera tatarica* L.). В травяном покрове преобладают мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), мятлик дубравный (*Poa nemoralis* L.), чистотел большой (*Chelidonium majus* L.), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea* L.). Проективное покрытие 60%.

ПП 2 заложена в 16 выделе 96 квартала Нееловского лесничества. Это чистые культуры сосны с акацией желтой. Почва супесчаная. Подлесок средней густоты из акации желтой (1,5-3 м), ракитника русского (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Vorosch.) Klask.) (1-1,5 м), единично встречается лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), дрок красильный (*Genista tinctoria* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.). Проективное покрытие напочвенного покрова 80-90% (мятлик луговой, чистотел малый, льянка обыкновенная (*Linaria vulgaris* Mill.), осока приземистая (*Carex supina* Willd. ex Wahlenb.)).

Состояние сосны на ПП 1 оценивается как ослабленное, а на ПП 2 как сильно ослабленное. Большая часть деревьев на ПП 1 является ослабленными, а на ПП 2 - ослабленными и сильно ослабленными. Здоровых деревьев очень мало (5-6)%. Выдел, в котором была заложена ПП 2, назначен лесхозом в сплошную санитарную рубку. У многих деревьев сосны нарушено соотношение меж-

ду размерами ствола и кроны. Протяженность кроны на ПП 1 составляет от 20 до 42 %, а на ПП 2 - 22 - 50 %.

Отмирание деревьев сосны носит очаговый характер. Площадь окон на ПП 1 достигает 110 м², а на ПП 2 - 370 м². В образующихся вследствие отмирания деревьев сосны обыкновенной прорывах верхнего полога происходит формирование и развитие молодых поколений различных древесных пород. Известно, что размер прорывов в верхнем пологе определяет состав и дальнейшую судьбу молодого поколения, состоящего из различных видов. Так в окнах на обеих пробках образовались биогруппы молодых особей с преобладанием березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth). Хотя на ПП 1 в них отмечены также ювенильные, иматурные особи дуба черешчатого и осины, виргинильные особи дуба и клена остролистного, а на ПП 2 - виргинильные особи липы. По своим размерам окна на пробках 1 и 2 являются малыми (до 200 м²) и средними (200-500 м²). По мнению А.А. Чистяковой (1994) для развития иматурных и виргинильных локусов березы бородавчатой требуются большие по размеру окна (600 м² и более). Возможно, в сосняках складываются иные условия освещенности в окнах одного размера, чем в широколиственных лесах. Возобновление сосны лучше всего идет по периферии окон. В самих окнах молодых особей сосны, как правило, не много, так как здесь они заглушаются березой.

Онтогенетические спектры древесных видов приведены на рис. 1,2,3. Ценопопуляция сосны представлена особями четырех возрастных состояний с явным преобладанием по численности молодых особей, что придает онтогенетическим спектрам черты инвазионности. В 2000 году (год проведения наблюдений) во многих обследованных фитоценозах отмечено большое количество всходов сосны обыкновенной. Так на ПП 1 количество всходов на 1 м² достигало 170 шт. Распределение всходов сосны по площади фактически не зависит от условий освещения.

Подтверждением возможности формирования в условиях Базарно-Карабулакского лесхоза вполне устойчивых, причем в течении длительного времени, сообществ с участием сосны обыкновенной является фитоценоз на ПП-5. Она заложена в Нееловском лесничестве в насаждении естественного происхождения. Формирование фитоценоза происходило в условиях периодически повторяющихся низовых пожаров, поэтому древесная сингузия характеризуется обедненным составом. Только в этом фитоценозе ценопопуляция сосны представлена практически всеми онтогенетическими состояниями (и прегенеративными и генеративными). Тип онтогенетического спектра - нормальный, полночленный с максимумом на виргинильных особях. Старые генеративные особи формируют верхний полог сомкнутостью 0,4-0,6. Молодые особи сосны и других древесных видов расположены куртинами в прорывах верхнего полога. Причем куртины сосны встречаются и чистые и смешанные с березой, осинкой (*Populus tremula* L.) и липой (*Tilia cordata* Mill.). В небольших по размерам окнах молодые особи сосны в достаточно угнетенном состоянии из-за нехватки света, в более крупных окнах состояние сосны лучше, в них отмечены даже средневозрастные генеративные особи. Малая численность ювенильных и им-

матурных особей является следствием отсутствия в последние годы прорывов верхнего полога древостоя.

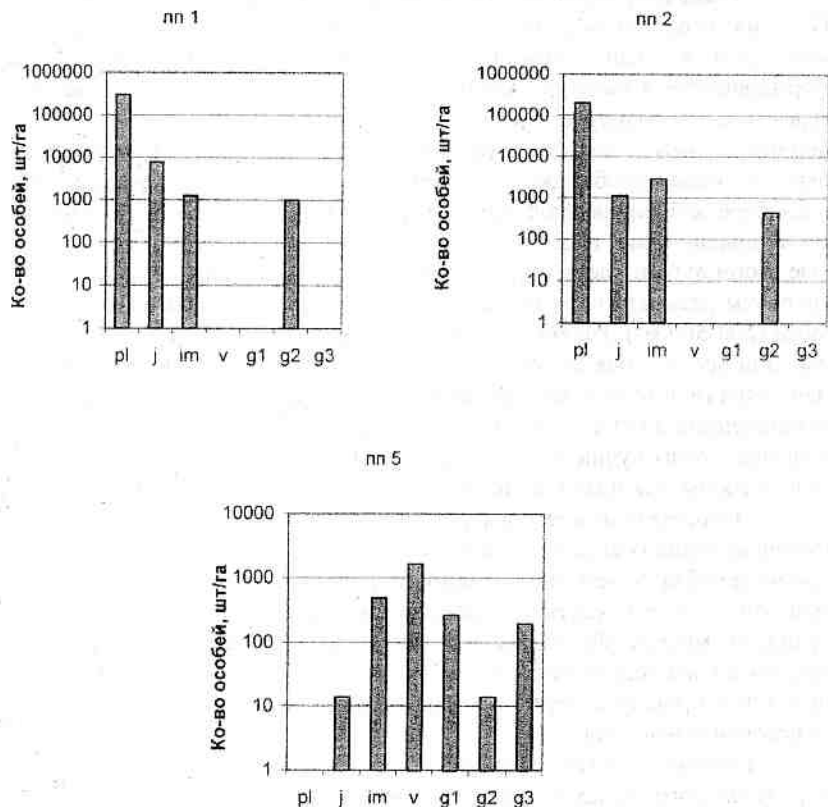


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций сосны обыкновенной
pl – проростки; j – ювенильные; im – имматурные; v – вергинильные; g₁ – молодые генеративные; g₂ – средневозрастные генеративные; g₃ – старые генеративные особи

Ценопопуляции других древесных видов на этой пробе (осины, березы бородавчатой, клена остролистного) отнесены к фрагментарному типу и представлены в основном виргинильными особями. Ценопопуляция липы мелколистная значительна по количеству особей и представлена большей частью онтогенетических групп (рис.3), хотя от характерного спектра отличается значительно (Попадюк, Чистякова, Чумаченко и др., 1994). Тип спектра - нормальный прерывистый. Отсутствие R-видов на этой пробе свидетельствует об устойчивости фитоценоза. Популяция сосны, имея полноценный онтогенетиче-

ский спектр, способна сохранить свои позиции в сообществе и в будущем при условии периодически повторяющихся низовых пожаров.

Сведения о существовании в Саратовской области старовозрастных устойчивых сосняков приводятся также М.А. Силкиным (2001). Самые старые из обследованных им естественных сосняков 120 - 150 - 180 лет: сосняк приземистоосоковый в районе с. Сосновка Саратовского района имеет возраст 120-180 лет (8С(120)2С(180)), в районе с. Тепловка Вольского района - сосняк ландышево-купеновый - 80-150 лет (9С(130)1С(150)), клено-сосняк костянично-орляковый - 130 лет (I 10С(130) II 10Кл ед. Ос, Б, Д), ландышево-орляковый - 90-130 лет (7С(90)3С(130) ед. Лп, Д, Кл), сосняк ластовнево-купеновый - 80-150 лет (9С(80)1С(150)).

В районе Базарного Карабулака — им описан (Силкин, 2001) липо-сосняк ландышево-мятликовый — 120 лет (I 6С(120)4С(50) II 10Лп ед. Б, Д). Такое же растительное сообщество (липо-сосняк ландышевый) описано нами на ПП-5. Оно относится к группе песчаных типов местообитаний, формирующихся на верхних и средних частях склонов. Почва дерновая лесная песчаная.

Выводы:

1. Состояние сосновых насаждений Базано-Крабулакского лесхоза Саратовской области, как показало рекогносцировочное обследование насаждений Неловского лесничества, неудовлетворительное: 68% сосняков повреждены корневой губкой, причем -44% в сильной и средней степени.
2. Усыхание сосны в связи с воздействием корневой губки в основном носит групповой и куртинный характер и сопровождается активной инвазией березы бородавчатой в образующиеся в пологе сосняков окна.
3. Анализ ценопопуляций сосны в фитоценозах, подвергшихся воздействию корневой губки, показывает, что имеется достаточно много сообществ, где существует и успешно развивается молодое поколение сосны обыкновенной.
4. При участии человека вполне возможно использовать это возобновление для формирования более устойчивых, в том числе к корневой губке, смешанных, сложных, разновозрастных сосновых фитоценозов.

Литература

Попадюк Р.В., Чистякова А.А., Чумаченко С.И. и др. Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. 360с.

Силкин М.А. Эколого-популяционная характеристика и динамика сосняков в южной части Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Тольятти, 2001. 18 с.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И РЕАЛИЗАЦИИ БАНКА СЕМЯН В ЛЕСАХ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ

О.Н. Торгашкова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Жизнеспособные семена – важнейший компонент каждого растительно-го сообщества (Альбицкая, 1968; Нагрег, 1977; Работнов, 1981). В семенной банк (СБ) входят семена различного происхождения: местные, заносные, реликтовые. Они составляют полный запас семян в почве, который в свою очередь разделяется на покаящийся семенной банк (ПСБ) и активный семенной банк (АСБ). Часто СБ состоит значительной своей частью из семян растений, произрастающих в данном месте в настоящее время, что обеспечивает устойчивость растительного покрова. В процессе изучения почвенных запасов семян различных лесных сообществ района исследования были выявлены различия в формировании их семенных банков.

Процесс формирования банка семян в любом лесном сообществе определяется поступлением, накоплением и оттоком семян. На основе модели Д. Харпера (Цит. по Маркову, 1986) образование СБ в нашем регионе подразделяется на несколько фаз (рис.).

I фаза представляет собой накопление семян, опавших с растений, которые произрастали ранее на данной территории. Эти семена реликтовые и могут входить, как в АСБ, так и в ПСБ, в зависимости от экологической приспособленности к новым условиям. **II фаза** представляет собой прорастание, рост, цветение и продуцирование семян растениями современного сообщества при постоянном влиянии среды. При этом различные семена в неодинаковой степени участвуют в формировании вклада в СБ. Часть из них входит в ПСБ, часть – в АСБ, т.е. практически сразу прорастает. **III фаза** отражает занос семян извне с других территорий. Эти семена, в зависимости от их приспособленности к условиям среды другого, нового для них, сообщества, входят либо в АСБ, либо в ПСБ. **IV фаза** представляет собой потерю семян, входящих в почвенный запас. Потеря может происходить на разных фазах формирования за счет старения и отмирания семян, за счет поедания их животными и распространения на другие территории различными способами. А также вследствие перехода некоторых растений преимущественно к вегетативному способу размножения, а, следовательно, и к отсутствию вклада в СБ. В таком случае реализация СБ происходит без последующей компенсации. Таким образом, насыщенность СБ в качественном и количественном отношении для разных сообществ неодинакова и зависит от ряда причин, основными из которых являются поступление, накопление и отток семян.

Предыдущие сообщества

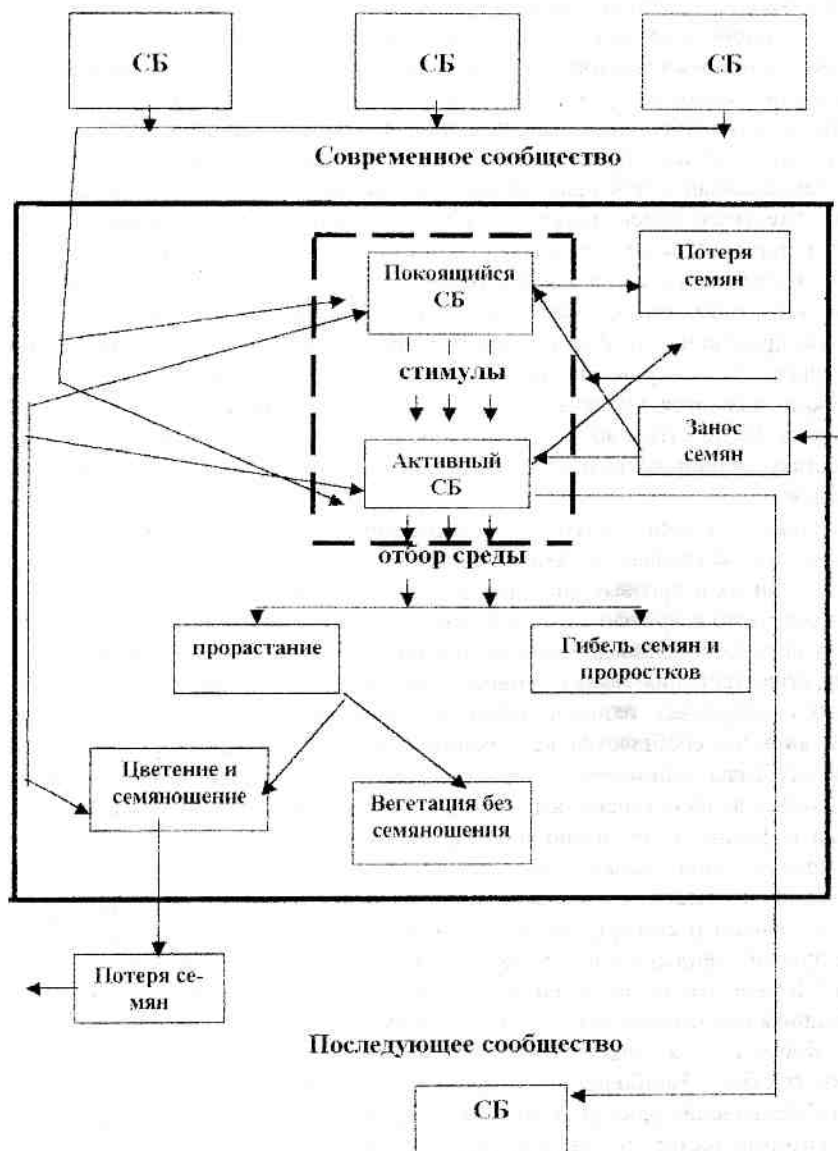


Рис. Схема формирования семенного банка в лесных сообществах

Поступление семян в почву происходит по различным каналам. Прежде всего оно связано с семенной продукцией растений фитоценоза. Семенная продукция растений различна во всех сообществах и определяется в значительной степени видовым составом растительности и условиями местообитания сообщества. Основными факторами, определяющими семенную продукцию лесного сообщества, являются почвенно-грунтовые условия и освещенность. Следует отметить, что наибольшей семенной продукцией характеризуются светлые леса на песчаных почвах (дубравы приземистоосоковая и вейниковая, сосняк дубравномятликовый и березняк дубравномятликовый). Эти сообщества отличаются значительным проективным покрытием травяного яруса, его богатым видовым составом. Причем подавляющая часть растений в данных сообществах цветет и семяносит. В отношении более затененных лесов на супесчаных, суглинистых и каменистых почвах следует отметить их недостаточно высокую семенную продукцию. В этих сообществах при низком уровне освещения растения перешли преимущественно к вегетативному размножению. Такими сообществами являются дубрава и липо-дубрава ландышевые, липняк волосистоосоковый. Следовательно, пути поступления аутохтонных семян в разных сообществах неодинаковы и определяются условиями, в которых произрастают растения.

Помимо семян растений, произрастающих в данных сообществах, довольно часто встречаются семена, занесенные с других участков леса, агроценозов, степных и луговых фитоценозов при их естественном распространении. Наиболее часто встречаются семена растений, относящихся к сорным, которые имеют приспособления для распространения, а также широкую амплитуду условий существования. Такие семена в значительном количестве встречаются в лесных сообществах, ранее и сейчас испытывающих антропогенные нагрузки. В основном это сообщества, находящиеся недалеко от лесных опушек, полей и дорог (дубравы вейниковая и приземистоосоковая, сосняк дубравномятликовый, липняк волосистоосоковый и др.). В меньшем количестве обнаруживаются семена в фитоценозах, расположенных в глубине лесных массивов (дубрава ландышевая, липо-дубрава ландышевая, липо-кленовник мертвопокровный и др.). Следует отметить, что на количество заносных семян незначительно, но все-таки влияет расположение фитоценозов в рельефе. Сообщества (дубрава и липо-дубрава ландышевые), расположенные в верхних частях склонов содержат в СБ меньшее число семян, чем сообщества, расположенные в нижних частях (липняк волосистоосоковый, березняк дубравномятликовый).

Кроме того, в почве лесных сообществ встречается разное количество реликтовых семян. Наибольшим запасом таких семян характеризуются искусственные насаждения (сосняк и березняк дубравно-мятликовые). А также участки леса, которые достаточно сильно затронуты деятельностью человека (вырубки, выпас скота, сенокосение и т.д.) (дубравы вейниковая и приземистоосоковая). Подавляющая часть из этого запаса представлена семенами растений открытых местообитаний (степных участков, полей, вырубок). Сообщества, которые можно отнести к коренным (дубравы ландышевые, липняк волосистоосоковый, липо-кленовник мертвопокровный) характеризуются незначительным запасом

реликтовых семян, причем основная их часть принадлежит к видам растений, типичным для лесных местообитаний.

Особо следует сказать об ольховнике крапивном, расположенном в пойме ручья. Этому сообществу присущ значительный запас жизнеспособных семян. Это связано, как с богатым видовым разнообразием его травяного яруса, а, следовательно, и достаточно высоким содержанием аутохтонных семян, так и с поступлением семян с других территорий при смывании грунта, содержащего семена, во время таяния снега и при дождях, с территорий расположенных вдоль ручья. Семенной банк практически полностью состоит из семян видов растений типичных для влажных местообитаний, что, очевидно, связано со способностью семян этих видов сохранять жизнеспособность в данных условиях увлажнения.

Анализ видового состава дает возможность определить и оценить современное состояние лесных сообществ, получить представление об их прошлом и судить в определенной степени об их будущем. В процессе изучения семенных банков, в почвах лесов Саратовского Правобережья обнаружены семена 96 видов растений, из них 54 отсутствует в ранее представленных сводках других авторов (Петров, Груздева, 1974; Петров, 1989), которые проводили исследование в других регионах. Анализ полученных данных позволяет сделать следующее заключение. Подавляющее большинство видов в семенном банке представлено травянистыми растениями. По ценоморфному составу они распределены следующим образом: Sil — 41,8; Pr — 14,8; SilPr-8,3; St- 5,2; SilSt-2,0; PrSt- 2,0; Ru- 10,4; PrStRu- 1,0; SilRu- 4,0; PrRu- 7,3; StRu- 1,2; SilSubHg- 2,0%. Для изученного региона характерно присутствие в почвенном банке довольно большого числа видов семян злаков — 14, малого числа осок — 5, что характеризует своеобразие семенного банка. Лишь некоторые деревья и кустарники (*Acer platanoides*, L., *Tilia cordata*, L., *Populus tremula*, L., *Quercus robur*, L., *Euonymus verrucosa*, L. и др.) формируют в изученных сообществах почвенный запас семян.

Необходимым условием формирования почвенного запаса семян является их способность сохраняться в жизнеспособном состоянии какое-либо время, что обеспечивает их накопление. Так как непосредственным местом обитания семян дикорастущих видов растений является почва, то, прежде всего, ее состав и свойства определяют качественный и количественный состав СБ. По богатству почвенного запаса семян можно составить следующий ряд почв по гранулометрическому составу (в порядке убывания): песчаные — супесчаные — суглинистые — каменистые бескарбонатные. Наибольшим видовым разнообразием и численностью семян характеризуются сообщества, расположенные на песчаных почвах. Почвенные условия этих фитоценозов, очевидно, являются оптимальными для длительного сохранения семян в жизнеспособном состоянии. В почвах супесчаных и суглинистых жизнеспособных семян значительно меньше. В сообществах на каменистых почвах СБ содержит малое количество семян.

Значительное влияние на накопление семян в почве оказывают экологические факторы, связанные с почвой: влажность, твердость, водопроницаемость и аэрация и т.д. Наиболее оптимальный комплекс условий, обеспечивающих

хранение семян в почве в жизнеспособном состоянии, сформировался в следующих сообществах: дубравы вейниковая и приземистоосоковая, сосняки дубравномятликовый и мертвопокровный, березняк дубравномятликовый.

Следует отметить, что во всех сообществах встречаются семена мятлика узколистного (*Poa angustifolia*, L.), зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum*, L.), мари белой (*Chenopodium album*, L.) и некоторых других, в большинстве фитоценозов – лапчатки серебристой (*Potentilla argentea*, L.), клевера среднего (*Trifolium medium*, L.), коровяка восточного (*Verbascum orientale*, L.) и др. Семена этих растений содержатся в почве в значительном количестве, практически во всех слоях почвы, даже на глубине – 23-25 см. Это свидетельствует о том, что они способны долго храниться в почве в силу своих внутренних причин, т.е. находиться в состоянии первичного покоя, а также вследствие неблагоприятных условий для их прорастания (вынужденный покой). Определяющее значение при этом имеет глубина расположения семян.

Следовательно, накопление семян в почве связано с почвенно-грунтовыми условиями сообществ, глубиной заделки семян, а также с некоторыми видовыми особенностями семян, обеспечивающими им длительную жизнеспособность.

Почвенный запас семян ежегодно уменьшается за счет их отмирания, поедания животными, прорастания и распространения различными способами. В стратегию жизни семян многих лесных растений, очевидно, не входит способность долго сохранять свою жизнеспособность. Вследствие этого, при отсутствии необходимых для прорастания условий, значительная часть семян лесных видов растений гибнет. Поэтому наибольшей потерей семян характеризуются коренные лесные участки (дубравы ландышевые, липняк волосистоосоковый и др.), травяной ярус которых практически полностью состоит из лесных трав. В других рассмотренных сообществах отток семян меньше, за счет прорастания, т.к. значительная часть семенного банка представлена семенами степных, сорных и луговых растений, которые выработали в процессе эволюции способность к накоплению семян в почве. Поэтому в этих сообществах отток семян за счет гибели невелик.

Для прорастания отдельного вида растений необходим определенный комплекс условий, одним из которых является условие погребения. При проведении экспериментов в природе было выявлено, что в сообществах, без хорошо выраженной подстилки и сформированного дернового слоя прорастание семян облегчено (дубрава ландышевая). Поэтому отток семян из этих сообществ происходит каждый год. В сообществах с плотным дерновым слоем и мощной лесной подстилкой (дубравы вейниковая и приземистоосоковая, сосняк дубравномятликовый) прорастание семян затруднено. Это связано как с механической преградой, так и с отсутствием необходимых для прорастания условий, созданных дерновым слоем, подстилкой (недостаток кислорода, влаги и т.д.). В связи с этим отток семян в этих сообществах невелик. Следует отметить, что и во время прорастания может произойти гибель семян, и позднее – гибель проростка. Необходимым условием для укоренения проростка является достаточная освещенность. Поэтому наибольшая потеря семян, связанная с гибелью пророст-

ков, происходящая без последующей семенной компенсации, характерна для затененных лесных участков с большой сомкнутостью крон или густым травяным ярусом (липо-кленовник мертвопокровный, липняк волосистоосоковый и др.). Потеря незначительного числа семян происходит также за счет их естественного распространения и поедания животными. Такой отток семян наблюдается в основном в сообществах, расположенных на крутых склонах и вблизи лесных дорог. Таким образом, отток из СБ в значительной степени связан с реализацией СБ или гибелью семян из-за несоответствия их экологических потенций условиями сообществ. Потеря семян может произойти на любой стадии формирования СБ.

Как отмечалось ранее, процесс формирования СБ складывается из поступления, сохранения, накопления и оттока семян различного происхождения (местных, заносных и реликтовых). Исходя из этого, все лесные сообщества нашего региона, по преобладающему способу поступления семян, можно разделить на несколько групп (см. таблицу).

Первая группа представляет собой сообщества, в которых при формировании СБ основную роль играют реликтовые семена. Примером таких сообществ являются березняк дубравномятликовый, дубрава приземистоосоковая, сосняк дубравномятликовый и др. Содержание реликтовых семян в их СБ значительно и основная их часть принадлежит видам растений, типичных для открытых местообитаний.

Характеристика СБ некоторых лесных сообществ по происхождению

Фитоценозы	Число видов	Количество семян, шт./м ²	Содержание, %			Группа
			реликтовые	местные	заносные	
1	2	3	4	5	6	7
Березняк дубравномятликовый	10	20900,0	81,3	6,8	11,9	I
Дубрава приземистоосоковая	39	8024,4	78,4	18,5	3,1	I
Дубрава вейниковая	16	4133	76,4	17,9	5,7	I
Сосняк дубравномятликовый	22	13800,0	74,6	19,6	5,8	I
Липо-дубрава ландышевая	31	1539,7	2,9	83,2	13,9	II
Липняк волосистоосоковый	222	3045,9	9,8	63,5	26,7	II
Дубрава ландышевая	8	9696,1	13,6	65,8	20,6	II
Ольховник крапивный		7800,0	16,2	28,4	55,4	III
Сосняк мертвопокровный	3	1400,0	100,0	не обнаружены		IV
Липо-кленовник мертвопокровный	1	100	не обнаружены		100	IV

Число заносных семян невелико и зависит от местоположения сообщества в лесном массиве. Местные семена представлены в довольно малом количестве, т.к. растения фитоценоза перешли преимущественно к вегетативному размножению. Вклад семяносеющих особей в СБ незначителен, их семена либо сразу прорастают, либо гибнут, попадая на плотный дерновый войлок, который не может обеспечить им благоприятные условия хранения. **Вторая группа** состоит из сообществ, СБ которых сформирован основной частью из семян местных растений. СБ данных фитоценозов характеризуются достаточно большим запасом семян, который образован в основном семенами растений, вегетирующих в современных лесных сообществах. Содержание заносных и реликтовых семян невелико, в значительной степени это семена лесных видов растений. Такие закономерности объясняются тем, что эти сообщества являются практически ненарушенными и представляют собой коренные участки леса. Формирование СБ в них определяется в значительной мере поступлением семян местных растений на протяжении многих лет входящих как в АСБ, так и в ПСБ. **Третья группа** представлена сообществом, в котором СБ образован в основном заносными семенами. Это ольховник крапивный. Фитоценоз характеризуется особыми условиями местоположения (пойма), чем объясняется наличие в нем в значительной мере заносных семян, которые поступают в большом количестве при таянии снега и дождях. В СБ ольховника входят также семена местные и реликтовые, но их число не велико, т.к. условия постоянного увлажнения выносят семена не всех видов растений. Большую роль играет при этом и постоянный занос семян почвой. **Четвертая группа** представлена сообществами, практически не содержащими покоящиеся семена. Это мертвопокровные липокленовник и сосняк. Местные семена в их СБ отсутствуют, т.к. вегетирующих особей в фитоценозах в настоящее время не обнаружено. СБ сосняка представлен реликтовыми семенами, которые располагаются на значительной глубине и представлены значительным числом, и принадлежат к видам, характерным для открытых местообитаний. В липо-кленовнике СБ образован заносными семенами. Их мало и они обнаружены лишь в подстилке. В условиях данных фитоценозов эти семена не прорастают и со временем погибают. Очевидно, экологический режим, сформировавшихся в данных сообществах, препятствует образованию СБ, что в значительной мере определяет устойчивость этих сообществ.

Таким образом, формирование СБ в лесных сообществах определяется в основном семяношением растений, вегетирующих в фитоценозе, экологическими условиями, местоположением фитоценоза, историей его развития, степенью нарушенности и влиянием антропогенного фактора. СБ изменяется с каждым годом, т.к. с течением времени меняется и само сообщество, поэтому формирование СБ зависит от трансформации фитоценозов. Но и изменения в составе СБ в значительной мере определяют смену растительных сообществ, будущее их состояние, т.к. СБ в большей степени влияет на состав последующих фитоценозов, особенно при различного рода воздействиях.

Альбицкая М.А. Сравнительные данные о содержании семян в почве природных травянистых сообществ и искусственных лесов степной зоны // Проблемы ботаники. Вопросы экспериментального изучения растительного покрова. Л., 1968. Т.10. С.114-119

Бартон Л.Х. Хранение семян и их долговечность. М., 1964. 240с.

Марков М.В. Популяционная биология растений. Казань, 1986. 109 с.

Петров В.В. Банк семян в почвах лесных фитоценозов Европейской части СССР. М. 1989. 175 с.

Петров В.В., Груздева Л.П. Почвенный запас семян в лесных фитоценозах (обзор литературы) // Экология и физиология растений. Калинин, 1974. Вып.1. С. 80-94

Работнов Т.А. Жизнеспособные семена в составе ценологических популяций как показатель стратегии жизни видов растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т.86. Вып.3. С. 68-78

Harper J.P. The seed bank population biology of plants // Academic Press. London. New-York. San-Francisco. 1977. 892 p.

УДК 581. 526. 52 (470. 44)

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СОЛОНЦОВ САРАТОВСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ

С.И.Гребенюк

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Солонцы в Саратовской области встречаются на водоразделах, пологих склонах водоразделов, в приозерных и припрудовых понижениях, в речных долинах на надпойменных террасах. На водоразделах солонцы обычно распространены пятнами среди черноземных и каштановых почв, образуя комплексы. Крупные массивы солонцы занимают лишь в Александрово-Гайском почвенном районе, где они составляют основной фон почвенного комплекса (Неганов, 1964), сочетаясь со светло-каштановыми и лугово-каштановыми почвами. Общая площадь комплексов почв с солонцами 16,3% от общей площади области. Количественное участие солонцов в комплексах очень различно: они могут занимать 10-15%, 25-50% и более 50% площади комплекса.

Физические свойства солонцов неблагоприятны для растений. Солонцовый горизонт в сухом состоянии очень плотный, во влажном – липкий, вязкий, разбухает и становится водонепроницаемым, т.е. является водоупором. Таким образом, на солонцах условия обеспечения растений влагой хуже, чем на расположенных рядом зональных почвах, что отражается на растительности солонцов.

Солонцовая растительность Саратовской области не была объектом чьих-либо специальных исследований, а изучалась попутно с зональной и интразональной. Сведения о растительности солонцов Правобережья (с.Бакуры, пгт Екатериновка) имеются в работе Б.А.Келлера (1903). О солонцовой раститель-

ности Левобережья сведений больше (Бегучев, 1928; Казакевич, 1930; Вазингер, 1934; Антипов-Каратаев и др., 1937; Усов, 1946; Тарасов, 1968, 1976; Гребенюк, 1998 и др.), но и они не дают полного представления о разнообразии сообществ, встречающихся на солонцах.

Материалом для статьи послужили результаты геоботанических обследований, проведенных в 1975-1987 гг. по изучению растительности засоленных почв Левобережья. Северной границей района исследования являлась р. Бол. Ирғиз. Одновременно с изучением растительности проводилось исследование почв.

Растительность солонцов складывается в основном сообществами трех формаций – *Artemisieta pauciflorae*, *Artemisieta lerchianae*, *Festuceta valesiacae*, менее распространены сообщества формации *Camphorosmeta monspeliaci*, *Camphorosmeta songoricae*, *Puccinellieta tenuissimae*, *Halimioneta verruciferae*.

Как отмечалось выше, растения на солонцах обеспечены влагой хуже, чем на соседних зональных почвах. В наихудших условиях оказываются растения на корковых солонцах. В связи с этим, на автоморфных корковых и мелких солонцах развиваются сообщества пустынного типа, основным ценозоообразователем которых является полынь малоцветковая, или черная – *Artemisia pauciflora* Web.

В чернополынниках часто встречаются полукустарнички *Camphorosma monspeliaca* L., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Artemisia lerchiana* Web., из многолетних трав – *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvel., *Limonium sareptanum* (A. Beck) Gams, *Tanacetum achilleifolium* (Bieb.) Sch. Bip. и др. Весной обильны *Poa bulbosa* L., менее обильны такие эфемероиды как *Ornithogalum fischerianum* Krasch., *Tulipa birbersteiniana* Schult & Schult. fil., *Gagea bulbifera* (Pall) Salisb., *G. pusilla* (F.W.Schmidt) Schult & Schult. fil. Из однолетников наиболее характерны *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers., *Ceratocarpus arenarius* L., *Polygonum patulum* Bieb., из эфемеров – *Alyssum turkestanicum* Regel & Schmalh., *Ceratocephala falcata* (L.) Pers., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Lepidium perfoliatum* L., *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski. Состав видов и их проективное покрытие на разных участках чернополынной ассоциации неодинаковы (табл.). На юго-востоке области в чернополынниках появляются *Anabasis salsa* (C.A.Mey) Benth. ex Volkens и *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch.

Для чернополынников характерен бедный флористический состав (12-20 видов на 100 кв.м, редко более 20; в среднем 12-15) и разреженность растительного покрова (общее проективное покрытие 30-50%). В промежутках между цветковыми растениями встречаются мох *Bryum caespitium* Hedv., лишайники *Parmelia vagans* Nyl., *Aspicillia* sp. и некоторые другие, из напочвенных водорослей – *Nostoc commune* Vauch. in sensu Elenk. Для этой группы растений благоприятным условием является не только изреженность, но и присутствие солонцового горизонта, который плохо пропускает влагу в глубь почвы и вместе с тем содействует более длительному увлажнению поверхностного слоя почвы.

Растительный покров низкорослый. Полынь черная не превышает 30 см, чаще всего имеет высоту 10-15 см. Очень миниатюрны эфемеры *Ceratocephala falcata*, *Eremopyrum triticeum* (2-5 см), а также длительновегетирующие одно-

Флористический состав и проективное покрытие видов (%) в сообществах чернопопынной ассоциации

Местонахождение	0,5 км восточнее пгт.Ровное	0,3 км сев.- вост. центр. усадьбы Дьяковского заказника	7 км севернее с.Борисо- глевовка Федор. р-на	1 км сев.-зап. с.Дмитриевка Ерш. р-на	0,3 км восточнее с.Непрякин Озинск. р-на	6 км севернее пгт Ал-Гай	3 км севернее пгт Ал-Гай
Дата описания	03.07.75	29.06.87	26.06.86	28.05.80	05.07.76	19.07.77	11.07.77
Общее проективное покрытие, %	35	45	40	40	45	30	30
1	2	3	4	5	6	7	8
Полукустарнички							
Anabasis salsa	-	-	-	-	-	0,1	0,1
Artemisia austriaca	0,4	-	-	-	0,1	0,1	-
A.lerchiana	-	0,5	3,5	3,5	0,1	0,9	0,2
A.rauciflora	19,0	30,0	22,0	16,5	32,0	18,0	18,0
Camphorosma monspeliaca	-	0,3	-	-	5,0	-	-
Kochia prostrata	-	0,5	0,2	3,0	-	1,5	3,0
Травянистые многолетники длительноvegetирующие							
Agropyron desertorum	-	-	-	0,1	-	0,2	0,7
A. pectinatum	-	-	0,2	-	-	-	-
Festuca rupicola	-	-	0,6	-	-	-	-
F. valesiaca	-	-	0,5	0,1	-	-	-
Galatella tatarica	-	-	-	-	-	-	0,9
G. villosa	-	-	-	0,1	-	-	-
Koeleria cristata	-	-	-	0,1	-	-	-
Leymus ramosus	-	-	-	0,1	0,1	0,9	0,5
Limonium sareptanum	0,1	-	0,7	1,0	0,3	0,2	-
Puccinellia tenuissima	-	-	-	0,6	-	-	-
Tanacetum achilleifolium	1,0	0,2	0,1	0,1	-	0,3	0,8
Эфемероиды							
Gagea bulbifera	-	-	-	0,25	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8
G. pusilla	-	-	-	0,1	-	-	-
Ornithogalum fischerianum	-	-	-	0,1	-	-	-
Poa bulbosa	11,0	2,0	0,6	6,0	-	11,5	5,0
Tulipa biebersteiniana	0,1	-	-	0,1	-	-	-
Однолетники							
Длительно-вегетирующие							
Atriplex tatarica	-	-	0,1	0,3	6,0	-	-
Bassia sedoides	3,0	1,0	1,5	0,2	0,1	0,5	0,3
Ceratocarpus arenarius	0,1	-	0,1	-	0,1	-	-
Chenopodium album	-	-	-	-	0,1	-	-
Climacoptera brachiata	-	-	-	-	-	-	0,8
Lappula patula	-	-	0,2	0,2	-	-	-
Lepidium ruderales	-	-	1,2	0,3	-	-	-
Petrosimonia litwinowii	-	-	-	6,5	-	-	-
P. triandra	-	0,1	-	-	-	-	-
Polygonum bellardii	0,4	-	-	-	-	-	0,6
P. patulum	-	-	0,2	-	0,9	-	-
Salsola foliosa	-	-	-	-	0,1	-	2,0
S. tamariscina	0,5	-	-	-	-	-	-
Эфемеры							
Alyssum turkestanicum	0,5	5,0	0,1	0,4	-	-	-
Androsace elongata	-	-	-	0,1	-	-	-
Ceratocephala falcata	-	-	1,2	0,2	0,7	-	-
Descurainia sophia	-	-	0,4	0,2	0,3	-	-
Eremopyrum orientale	-	0,1	-	-	-	-	-
E. triticeum	0,5	5,0	1,3	0,2	-	-	-
Lepidium perfoliatum	-	0,5	0,5	0,3	3,0	0,1	0,3
Всего видов:	12	12	20	27	15	12	14

летники *Ceratocarpus arenarius*, *Bassia sedoides* (2-6 см). На взрыхленной почве сусликовин они более высокие и кустистые.

Вблизи населенных пунктов в чернополынниках достаточно велик удельный вес сорных видов (*Lepidium ruderales* L., *L. perfoliatum*, *Descurainia sophia*, *Atriplex tatarica* L. и др.).

Одним из наиболее обычных содоминантов полыни черной является *Camphorosma monspeliaca*, реже — *Kochia prostrata*, т.е. помимо чернополынных сообществ на солонцах встречаются камфоросмово-чернополынные (*A. pauciflora* + *Camphorosma monspeliaca*) и прутняково-чернополынные (*A. pauciflora* + *Kochia prostrata*).

В подзоне пустынных степей разнообразие сообществ увеличивается за счет появления новых содоминантов. Здесь, помимо вышеперечисленных, встречаются ассоциации *A. pauciflora* + *Tanacetum achilleifolium*, реже — *A. pauciflora* + *Anabasis salsa*, *A. pauciflora* + *Atriplex cana*, *A. pauciflora* - *Climacoptera brachiata*.

Многие авторы отмечают, что в почвенно-растительных комплексах нашего региона чернополынники занимают микроповышения, в том числе и сусликовины (Вазингер, 1934; Антипов-Каратаев и др., 1937; Тарасов, 1968, 1971, 1976). По нашим наблюдениям, действительно, в большинстве случаев чернополынники приурочены к микроповышениям, но они также встречаются и в микропонижениях (с. Дьяковка Краснокутского р-на, с. Луговское Ровенского р-на, территория Степного заказника в Федоровском р-не) и на выровненных участках (с. Дьяковка, пгт Ровное).

На мелких солонцах развиваются также сообщества из полыни Лерха — белополынники (асс. *Artemisia lerchiana*, *A. lerchiana* - *Camphorosma monspeliaca*, *A. lerchiana* - *Festuca valesiaca*) и камфоросмы монпельской (асс. *Camphorosma monspeliaca*, *C. monspeliaca* + *Artemisia pauciflora*), но они менее характерны, чем чернополынники.

Сообщества названных ассоциаций так же, как и чернополынники, бедны флористически. На 100 кв. м в белополынниках выявляется 9-11 (23) видов, в сообществах камфоросмы — 7-12. Общее проективное покрытие 30-40%.

На средних солонцах условия существования для растений несколько лучше, чем на корковых и мелких, поэтому на них развиваются сообщества не пустынные, а пустынно-степные или степные. Здесь также встречаются сообщества чернополынной формации, но наиболее распространенными являются сизотипчаковые (*Festuca valesiaca* + *Artemisia austriaca*, *F. valesiaca* + *Artemisia lerchiana*, *F. valesiaca* + *Artemisia lerchiana* + *Limonium sareptanum*). И.Н. Антипов-Каратаев и др. (1937) на средних солонцах отмечают еще ассоциации *Festuca valesiaca* + *A. lerchiana* + *Tanacetum achilleifolium* и *F. valesiaca* + *Tanacetum achilleifolium* + *A. lerchiana*.

Основу травостоя создает *Festuca valesiaca* Gaudin. Разнотравье и полукустарнички представлены видами умеренно-ксерофильными и ксерофильными (*Artemisia lerchiana*, *A. austriaca* Jasq., *Tanacetum achilleifolium*, *Limonium sareptanum*, *Galatella villosa* (L.) Reichenb. fil. и др.). Набор этих видов и количе-

ственное соотношение между ними бывают различными. Можно выделить две основные группы ассоциаций. В одной из них *Artemisia austriaca* встречается в значительном количестве, а *A.lerchiana* заметной роли не играет, в другой, наоборот, более важную роль играет *A.lerchiana*. Первая группа распространена шире.

Кермек сарептский, как правило, лишь примешивается к типчаку и полыням, но встречаются и такие ассоциации, в которых он играет значительную роль в травостое. Эфемеры и эфемероиды представлены *Ceratocephala falcata*, *Erophila verna* (L.) Bess., *Veronica verna* L., *Gagea bulbifera*, *Poa bulbosa*, *Tulipa biebersteiniana*.

По сравнению с чернополынниками, в типчаковых сообществах богаче флористический состав (18-19 видов цветковых растений на 100 кв. м) и более сомкнутый травостой (общее проективное покрытие 50-80%), тем не менее, в них встречаются и споровые – *Bryum caespiticium*, *Parmelia ryssolea* (Ach.) Nyl., *P.vagans*, *Nostoc commune*.

На супесчаных почвах в окрестностях с.Дьяковка мы встречали сообщества сизотипчаковой формации и на корковых, и на мелких солонцах. В долинах рек Бол. и Мал. Узней А.В.Вазингер (1934) отмечает ромашниково-типчаковую ассоциацию на глубоких солонцах.

В речных долинах растительность надпойменных террас определяется влиянием грунтовых вод и степенью засоления субстрата. Первые надпойменные террасы заволжских рек часто сильно засолены, и здесь преобладает солонцовая растительность с весьма значительным участием чернополынников. Но в качестве доминантов могут выступать более галофильные виды, и тогда сообщества напоминают солончаковые.

На полугидроморфных корковых солончаковых солонцах надпойменных террас нами выявлены сообщества джунгарскокамфоросмовой (ass. *Camphorosma songorica*, *C.songorica* - *Puccinellia tenuissima*), бородавчатоголебедовой (*Halimione verrucifera* - *Puccinellia distans*, *H.verrucifera* - *Ofaiston monandrum*), тончайшеbesкильницевой (ass. *Puccinellia tenuissima*, *P. tenuissima* - *Camphorosma songorica*), расставленноbesкильницевой (*Puccinellia distans* + *Limonium gmelinii*) формаций.

Наиболее бедны по флористическому составу (3-4 вида) сообщества *Camphorosma songorica* Bunge, в которых кроме доминанта встречаются *Lepidium crassifolium* Waldst. & Kit. (sol-sp), *Puccinellia tenuissima* Litv. ex V.Krecz. (т-сол), *Crypsis aculeata* (L.) Ait. (sol). В бескильницево-камфоросмовых сообществах к вышеперечисленным видам прибавляются *Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell., *Atriplex tatarica*, *Limonium gmelinii* (Willd.) O.Kuntze. Проективное покрытие в сообществах 50-80%. В почвах под всеми сообществами с участием камфоросмы джунгарской высокое содержание соды (CO_3^{2-} , HCO_3^-), т.е. они могут служить индикаторами содового засоления.

В сообществах *Puccinellia tenuissima* довольно высок процент солончаковых видов: *Salicornia perennans* Willd., *Salsola mutica* C.A.Mey., *S.soda* L., *Suaeda corniculata* (C.A.Mey.) Bunge и др. Из злаков, кроме бескильницы, встречаются *Elytrigia repens* (L.) Nevski и однолетник *Crypsis aculeata*. Травостой

стравлен и выбит скотом. Проективное покрытие 40-50%. На 100 кв. м приходится 13-15 видов. Встречаются сообщества этой формации на выровненных участках.

На корковых столбчатых солонцах в микропонижениях (долина р. Бол. Чалыклы) встречаются небольшие участки ассоциации *Puccinellia distans* + *Limonium gmelinii*. Помимо доминантов, в сложении травостоя заметное участие принимают *Artemisia lerchiana*, *Halimione verticifera*, *Carex stenophylla* Wahlenb. В травостое присутствуют галофиты-однолетники – *Salicornia perennans*, *Suaeda acuminata* (C.A. Mey.) Moq., *S. corniculata*, *Petrosimonia litwinowii* Korsh.. Эфемеров мало (*Ceratocephala falcata*, *Descurainia sophia*) и встречаемость их ничтожна (4%).

Halimione verticifera – растение солончаков – в долинах наших рек образует сообщества и на солонцах. В качестве содоминантов выступают *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Ofaiston monandrum* (Pall.) Moq., *Camphorosma songorica*. Наиболее распространена ассоциация *H. verticifera* + *Puccinellia distans*. Лебеда бородавчатая во всех сообществах довольно низкорослая и не превышает 20 см. Видовой состав сообществ довольно бедный – 8-14 видов на 100 кв. м, общее проективное покрытие 40-60%.

Растительный покров солонцов сухих и пустынных степей саратовского Левобережья создают сообщества одних и тех же формаций, но состав ряда групп ассоциаций этих формаций в пределах разных подзон неодинаков. На территории пустынных степей увеличиваются площади, занятые солонцами, и возрастает разнообразие сообществ, приуроченных к ним.

Литература

Антипов-Каратаев И.Н., Н.И. Савинов, В.Н. Филиппова и др. Работы Малоузенского солонцового стационара в 1935 г. // Тр. комиссии по ирригации. 1937. Вып. 9. С. 11-256.

Бегучев П.П. Заволжье в ботанико-географическом отношении // Изв. Нижне-Волжск. областн. научн. об-ва краеведения. Саратов, 1928. Вып. 35. Ч. 4 (отд. оттиск). С. 3-22.

Вазингер А.В. Интразональная растительность речных долин Нижнего Заволжья // Тр. комиссии по ирригации. 1934. Вып. 2. С. 71-89.

Гребенюк С.И. Фрагменты галофильной растительности в приурусланских песках // Вопросы биоценологии. Саратов, 1998. С. 14-17.

Казакевич Л.И. Характеристика растительности Иргизско-Кушумского района (обследования 1929г.). Рукопись. Саратов, 1930. 15 с.

Келлер Б.А. Ботанико-географические исследования в Сердобском уезде Саратовской губернии // Тр. об-ва естествоиспытат. при Казан. ун-те. 1903. Т. 37. Вып. 1. С. 3-154.

Неганов А.Ф. Почвенные районы Саратовской области. Саратов, 1964. 20 с.

Тарасов А.О. Растительность, зоны, геоботанические районы // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов, 1968. С. 7-56.

Тарасов А.О. К вопросу о генезисе флоры и зональной растительности южного Заволжья. Саратов, 1971. 66 с.

Тарасов А.О. Чернополынные южного Заволжья //Вопросы ботаники Юго-Востока. Вып.2. Саратов, 1976. С. 100-107.

Усов Н.И. Растительность Саратовского Заволжья в связи с почвами и их культурным состоянием //Учен. зап. Сарат. ун-та. 1946. Вып.1, биологич. Т.16. С. 75-101.

УДК 581.526.52 (470.44)

ГАЛОФИЛЬНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ДОЛИНЫ РЕЛШАНКИ

О.Н.Давиденко, С.И.Гребенюк

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

На территории Саратовской области наибольшие площади засоленные почвы занимают в Заволжье, и галофильная растительность изучена полнее там же. Работ, посвященных флоре и растительности солонцов и солончаков Правобережья, немного, и они имеют, в основном, обзорный характер (Келлер, 1901, 1903; Петров, 1905; Усов, 1930; Кох, 1946; Петров, Поддубный, 1960; Радыгина, Богданова, 2000). Относительно растительности засоленных почв окрестностей г.Саратова имеется лишь указание Б.А.Келлера (1901), который описывает солонцеватую луговину за вокзалом, ныне не сохранившуюся.

И.М.Крашенинников (1922), Е.М.Лавренко (1940) и др. указывали на значительное распространение в степной зоне галофитных группировок, связанных с долинами рек. Здесь, благодаря близости грунтовых вод, наблюдается их капиллярное поднятие к поверхности почвы. В условиях засушливого климата степной области это вызывает накопление солей в почве, а последнее и служит причиной появления галофитных группировок. В травостое долинных степей также имеется примесь галофильных видов

Нами была описана галофитная растительность на надпойменной террасе р.Елшанки у д.Атамановки (северная окраина г.Саратова).

Река Елшанка имеет хорошо разработанную широкую долину с развитой поймой и одной надпойменной террасой (Востряков, 1977). По данным РОС-ГИПРОЗЕМа (Дело с ..., 1977), надпойменную террасу р.Елшанки слагают аллювиально-делювиальные суглинки, на разной глубине и в разной степени засоленные.

Растительный покров террасы имеет пестрый характер. Большая часть территории занята степными сообществами, а в понижениях луговая и болотная растительность. Галофитные группировки располагаются пятнами среди степных на более или менее выровненных участках или слагаются в экологические ряды на склонах, что связано с неравномерным распределением легкорастворимых солей и влаги в разных частях склона и различной толерантностью отдельных галофитов и целых сообществ по отношению к этим факторам.

На засоленных почвах надпойменной террасы было выделено 14 ассоциаций двух классов формаций: солончаковая растительность (Salsa) и солон-

цовая растительность (*Salsuginosa*). Имеются и засоленные луга (*Prata salina*), растительности которых мы не будем касаться.

Класс формаций солончаковая растительность включает 4 формации, образованные травянистыми растениями из семейств *Chenopodiaceae* и *Рoассае*: формации солероса (*Salicornia perennans* Willd.), сведы простертой (*Suaeda prostrata* Pall.), петросимонии Литвинова (*Petrosimonia litwinowii* Korsh.) и бескильницы расставленной (*Puccinellia distans* (Jacq.) Parl.). Растительные сообщества с доминированием *Salicornia perennans* и *Suaeda prostrata* приурочены к солончакам с наибольшим содержанием легкорастворимых солей (в слое 0-10 см под солеросовым сообществом 11% солей, под сведовым — 8,4%). Высокое содержание солей в почве значительно затрудняет поселение здесь многих менее солевыносливых видов, поэтому наиболее характерны монодоминантные сообщества солероса и сведы, отличающиеся бедностью флористического состава (3-5 видов). Помимо доминантов в состав травостоя входят *Puccinellia distans*, *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobroc., *Atriplex littoralis* L.

Сообщества с доминированием *Petrosimonia litwinowii* более распространены, чем сведовые и солеросовые, но приурочены они к менее засоленным почвам (плотный остаток 1,5-3,9%) и отличаются большим видовым богатством (до 14 видов цветковых растений). В долине р.Елшанки были описаны как монодоминантные сообщества *Petrosimonia litwinowii*, так и сообщества, где в качестве содоминанта выступает горец солончаковый (*Polygonum salsugineum* Bieb.). В сложении травостоя заметное участие принимают *Puccinellia distans*, *Atriplex micrantha* C.A.Mey, *A. littoralis*, *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers., *Suaeda prostrata*.

В формации бескильницы выделено 4 ассоциации: бескильницевая (ass. *Puccinellia distans*), солеросово-бескильницевая (*P. distans*- *Salicornia perennans*), астрово-бескильницевая (*P. distans*- *Tripolium pannonicum*) и кермеково-бескильницевая (*P. distans*+*Limonium bungei*). Наибольшие площади занимают сообщества бескильницевой ассоциации. Всего в формации 15 видов цветковых растений, в отдельных ценозах — 6-12. постоянно присутствуют в сообществах *Artemisia santonica* L., *Atriplex littoralis*. Проективное покрытие довольно высокое — 60-100%.

Бескильница выдерживает наиболее широкий диапазон засоления почв — от 0,3 до 7,6%, т.е. произрастает на почвах слабо-, средне-, сильнозасоленных и очень сильнозасоленных, но доминирует на почвах с засолением 1,2-4,3%. Наиболее засолена почва под солеросово-бескильницевым сообществом.

Таким образом, солончаковая растительность в районе исследования складывается только травами, в отличие от Левобережья, где доминантами являются и полукустарнички из сем. *Chenopodiaceae*.

Солонцовая растительность складывается сообществами пяти формаций. Они образованы как полукустарничками (*Artemisia santonica*, *A. lerchiana*), так и травянистыми многолетниками (*Galatella villosa* (L.) Reichenb. fil.) и однолетниками (*Polygonum salsugineum*, *Bassia sedoides*). Растительные сообщества на солонцах характеризуются большим флористическим богатством (до 35 видов цветковых растений) и более сложной вертикальной структурой по сравнению с сообще-

ствами солончаков, хотя общее проективное покрытие растениями почвы здесь меньше (40-80%).

Наибольшие площади заняты белополынными (*A. lerchiana*) и типчаково-грудницевыми (*Galatella villosa* + *Festuca valesiaca*) сообществами. Почвы под типчаково-грудницевыми сообществами засолены с 50-60 см. Незасоленные верхние горизонты благоприятны для весенней группы растений – эфемеров и эфемероидов, из которых наиболее обильна *Valeriana tuberosa*.

Сообщества бассиевой формации мы считаем вторичными. Участки с доминированием бассии встречаются в основном у опор ЛЭП, т.е. в местах с разрушенными ценозами. В районе исследования бассия встречается почти во всех сообществах, но ее участие в составе травостоя незначительно и высота особей 3-6 (10) см. На взрыхленной почве у опор она достигает 40 см и выше, сильно ветвится. Проективное покрытие 50-60%.

Химизм засоления почвы под всеми изученными сообществами однотипный – сульфатно-магниево-натриевый.

Таким образом, на надпойменной террасе р.Елшанки основными факторами, влияющими на распределение растительных сообществ, состав сопутствующих видов и флористическое богатство, являются степень засоления почвы и водный режим, которые в свою очередь зависят от микро- и мезорельефа местности.

Литература

Востряков А.В. Геология Саратовского района и геологические процессы в окрестностях города. Саратов, 1977. 112 с.

Дело с материалами почвенного обследования откормсовхоза "Ленинский путь" Саратовского района Саратовской области. Саратов, 1977. Т. 2.

Келлер Б.А. Ботанико-географические исследования в Саратовской губернии // Тр. об-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. 1901. Т. 35. вып. 4. С. 3-180.

Келлер Б.А. Ботанико-географические исследования в Сердобском уезде Саратовской губернии // Тр. об-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. 1903. Т. 37. вып. 1. С. 3-154.

Кох Е.К. Характер растительности поймы реки Курдюм // Флора и растительность Юго-Востока. Саратов, 1946. С. 45-50.

Крашенинников И.М. Цикл развития растительности долин степных зон Евразии // Изв. географ. ин-та. 1922. Вып. 3. С. 44-61.

Лавренко Е.М. Степи СССР // Растительность СССР. Т. 2. М.; Л. 1940. С. 203-273.

Петров В.В., Поддубный Н.Н. К характеристике почвенных условий произрастания глаукса морского (*Glaux maritime*) // Изв. ТСХА. 1960. Вып. 2 (33). – С. 235-236.

Петров С. Растительность Аткарского и южной части Саратовского уездов Саратовской губернии (по наблюдениям за лето 1901 г. и лето 1902 г.) // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи, отд. биолог. 1905. № 5. С. 1-104.

Радыгина В.И., Богданова Е.Ю. Засоленный луг у с.Большой Мелик Балашовского района – уникальное местообитание редких видов Саратовского Правобережья //Флористические и геоботанические исследования в Европейской России. Материалы Всерос. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рожд. проф. А.Д.Фурсаева. Саратов, 2000. С. 106-107.

Усов Н.И. Почвы и растительность правобережной части Республики немцев Поволжья Н.-В. края. Саратов, 1930. 106 с.

УДК 581.524:636.6

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА УЧАСТКАХ ГНЕЗДОВАНИЯ ОБЫКНОВЕННОГО СОЛОВЬЯ В ЛЕСОПАРКОВОЙ ЗОНЕ г. САРАТОВА

В.В. Пискунов, Т.Н. Давиденко

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

В настоящее время в связи с увеличением давления антропогенных факторов на естественные экосистемы необходимым становится разработка мер по сохранению биоразнообразия преобразованных ландшафтов. Одним из возможных путей этого является изучение оптимальности занимаемых местообитаний, создание и сохранение наиболее благоприятных для существования видов условий. Особое значение это имеет для птиц, быстро реагирующих на изменение среды. Среди них наиболее уязвимой оказывается группа наземногнездящихся птиц. Обыкновенный соловей – вид, ценный и с эстетической точки зрения, представляет в этом отношении особый интерес.

В районе исследования, на территории лесопарка "Кумысная поляна", соловьи появляются в конце апреля – первых числах мая. К середине мая большинство участков гнездования заняты постоянными парами, и лишь на некоторых территориях еще остаются холостые самцы. В конце мая – начале июня у большей части пар появляются птенцы, которые в течение 12 дней остаются в гнезде, а затем держатся на гнездовом участке родителей или в непосредственной близости от него, постепенно откочевывая из района размножения взрослых птиц. Осенний отлет начинается в середине августа. В последующие гнездовые сезоны самцы стремятся вернуться в оптимальные местообитания, сохраняя за собой участки, обеспечившие необходимые условия для успешного гнездования.

Для выявления основных типов местообитаний, пригодных для гнездования вида, и выделения экологически наиболее значимых параметров среды обитания, на территории лесопарка "Кумысная поляна" были изучены структурные особенности заселяемых соловьями участков. Исследования проводились в полевые сезоны 2000-2002 гг. Для фиксирования территориальных пар был использован метод картографирования (Tomialojc, 1980) с последующим установлением границ гнездовых участков (Симкин, Штейнбах, 1984). На картированных территориях описывались фитоценоотические параметры с использованием многофакторного подхода (James, Shugart, 1970; Anderson, Shugart,

1974), апробированного и в нашем регионе (Подольский, 1988). При этом оценивались параметры растительных сообществ, которые позволяют наиболее полно охарактеризовать особенности гнездовых территорий соловьев: густота, высота и диаметр стволов древостоя, подроста и подлеска; сомкнутость крон; высота и проективное покрытие травостоя.

Результаты проведенных исследований показали, что в пределах гнездовых участков вертикальная и горизонтальная структура растительных сообществ разнообразна. Соловьи выбирают индивидуальные территории как в структурно простых растительных сообществах, где ярусность слабо выражена, так и в сложных многоярусных сообществах. Даже в пределах одного местобитания два соседних участка гнездования характеризуются разной структурой. Например, в вязовнике крапивном на одном индивидуальном участке соловья имелись хорошо выраженный ярус подроста, густой подлесок и высокий травостой, а поселившийся рядом самец выбрал территорию без подлеска, но с более высоким и густым подростом.

По обобщенным данным со всех участков было рассчитано среднее значение фитоценологических параметров и определен размах варьирования. Наиболее сильно варьируют показатели густоты древостоя, подроста и подлеска. Менее изменчивы высота подлеска и высота травостоя (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика фитоценологических параметров на гнездовых участках соловьев

Параметры	Средняя, X	Ошибка сред- ней, S	Размах варьирования, lim
Густота древостоя, экз./га	488,20	13,73	177,0 – 1020,0
Диаметр стволов древостоя, см	20,63	0,44	9,9 – 50,2
Высота древостоя, м	15,48	0,27	7,5 – 25,50
Сомкнутость крон, %	51,62	1,37	10,0 – 80,0
Густота подроста, экз/га	546,9	97,91	120,0 – 1925,0
Диаметр стволов подроста, см	1,80	0,09	0,1 – 8,6
Высота подроста, м	2,54	0,10	0,5 – 10,0
Густота подлеска, экз/га	1400	231,50	222,0 – 3335,0
Диаметр подлеска, см	0,83	0,04	0,1 – 3,8
Высота подлеска, м	1,53	0,06	1,0 – 2,5
Высота травостоя, м	0,54	0,02	0,1 – 1,3
Количество видов травостоя	10,31	0,32	4,0 – 28,0
Проективное покрытие травостоя, %	64,54	1,56	10,1 – 100,0

По данным этих измерений явно прослеживается неоднородность структуры растительных сообществ на гнездовых территориях соловьев. Для выделения групп участков, сходных по значению фитоценологических параметров, был использован кластерный анализ. Он позволяет построить дерево классификации объектов посредством их иерархического объединения в группы или кластеры возрастающей общности. На рис. 1 представлена дендрограмма, по-

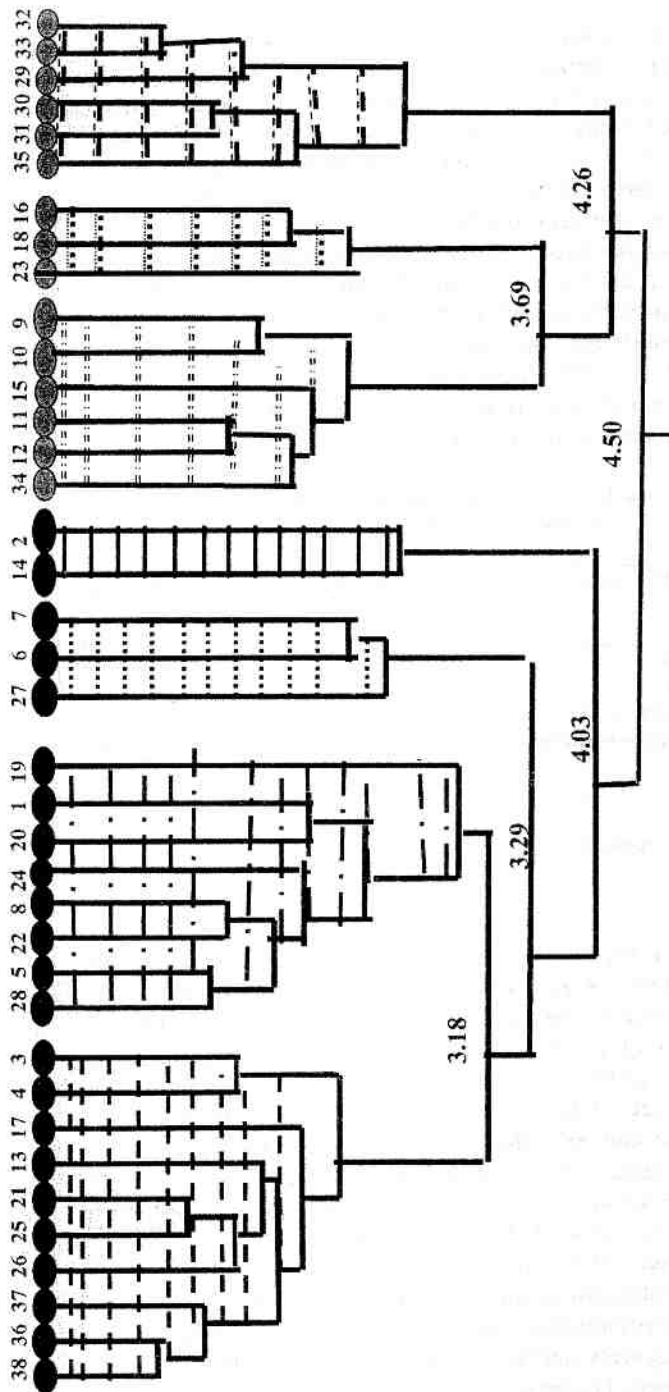


Рис. 1. Дендрограмма, объединяющая в группы участки гнездования соловьев (1 – 38) по сходству параметров растительности. Окраской разной интенсивности показана принадлежность участков к двум крупным группам. Различные типы штриховки – более мелкие группы внутри основных. Цифрами обозначены межкластерные расстояния между группами (чем больше межкластерное расстояние, тем меньшим сходством обладают объекты).

лученная путем последовательного формирования кластеров методом группового соседа, объединяющим участки со сходной структурой растительности. Анализ результатов кластеризации показывает, что все участки соловьев распределяются в две крупные группы, каждая из которых может быть рассмотрена как отдельный тип местообитаний, значительно отличающийся по составу и структуре растительных сообществ от другого типа. Условно их можно назвать лесные и кустарниковые местообитания.

Из 38 закартированных индивидуальных территорий соловьев к лесному типу местообитаний относятся 22 участка. Они расположены в пределах лесного биотопа и обязательно имеют в структуре растительных сообществ древесный ярус. По процентному участию в ярусе древостоя на участках преобладают *Acer platanoides* L. (30%), *Tilia cordata* L. (30 %) и *Ulmus laevis* Pall. (20 %). Всего было выделено десять различных фитоценозов, в пределах которых соловьи выбирали участки для гнездования (табл. 2).

Таблица 2. Распределение участков гнездования соловьев по различным фитоценозам на территории лесопарка "Кумысная поляна"

Название фитоценоза	Процент гнездовых участков	Участия фитоценоза в сложении лесного массива лесопарка, %
Кленовник снытевый	23,2	1,4
Липняк ландышевый	23,2	15,9
Липо-кленовник снытевый	9,5	20,8
Липо-дубрава разнотравно-злаковая	9,5	30,2
Вязовник крапивный	9,5	0,3
Вязовник снытевый	9,5	0,3
Осинник снытевый	9,5	2,5
Оси́тник разнотравно- злаковый	4,5	2,5
Ольшаник крапивный	4,5	0,2
Ольшаник снытевый	4,5	0,2

Большая часть территорий располагается в пределах кленовника снытевого и липняка ландышевого, которые, однако, не являются доминирующими фитоценозами на территории лесопарка. Возможно, это обусловлено тем, что данные фитоценозы приурочены, в основном, к нижним частям склонов балок, в тальвеге которых протекает ручей. Именно такие достаточно влажные участки, являются наиболее предпочитаемыми местами гнездования обыкновенного соловья (Симкин, Штейнбах, 1984; Симкин, 1990). Доминирующим видом подраста на всех гнездовых участках в лесном типе местообитаний является *Acer platanoides* L.; встречается *Ulmus laevis* Pall., *Ulmus glabra* Huds. и *Padus avium* Mill. Из кустарников отмечены *Euonymus verrucosa* Scop., *Corylus avellana* L., *Frangula alnus* L. и *Acer tataricum* L.

Живой напочвенный покров образуют 26 видов травянистых растений, всходы деревьев и кустарников. Наибольшим количеством видов травянистых растений характеризуются лесные фитоценозы, граничащие с луговыми полянами – от 13 до 21 вида. Наиболее бедный видовой состав трав (менее 10 видов)

отмечен в фитоценозах мезофитных местообитаний. Полный видовой состав травянистых растений лесных местообитаний представлен в табл. 3.

Таблица 3. Встречаемость видов травяного яруса на участках гнездования соловьев в лесных местообитаниях

Виды	Встречаемость, %	Виды	Встречаемость, %
<i>Urtica dioica</i> L.	100	<i>Milium effusum</i> L.	38
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	92	<i>Rubus idaeus</i> L.	38
<i>Stellaria holostea</i> L.	92	<i>Ajuga genevensis</i> L.	23
<i>Melica nutans</i> L.	80	<i>Galium odoratum</i> Scop	23
<i>Viola mirabilis</i> L.	80	<i>Fragaria viridis</i> (Duch.) Weston	23
<i>Convallaria majalis</i> L.	76	<i>Brachypodium pinnatum</i> L.	11
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh	69	<i>Carex praecox</i> Schreb.	11
<i>Galium aparine</i> L.	61	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	
<i>Poa nemoralis</i> L.	61	Weston.	7
<i>Dactylis glomerata</i> L.	57	<i>Campanula bononiensis</i> L.	7
<i>Asarum europaeum</i> L.	42	<i>Campanula trachelium</i> L.	3
<i>Polygonatum officinale</i> L.	38	<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trevis.	3

На 60 % участков в пределах лесного биотопа преобладают растения мезофиты, из которых наиболее обильны *Aegopodium podagraria* L., *Urtica dioica* L. и *Convallaria majalis* L.. Доминирующим видом на большинстве участков является сныть обыкновенная. Довольно обильны, но со значительно меньшим покрытием встречаются *Viola mirabilis* L. и *Stellaria holostea* L. На 30 % участков в сложении травостоя преобладают ксеромезофиты. Из них доминантами являются *Melica nutans* L. и *Fragaria viridis* (Duch.) Weston. Доля мезоксерофитов очень мала; наиболее часто встречается *Agrimonia eupatoria* L.

К кустарниковому типу местообитаний обыкновенного соловья относятся участки с очень низким древостоем и подростом, хорошо выраженным кустарниковым ярусом, относительно негустым, но богатым в видовом отношении травостоем. Из кустарников встречаются *Caragana arborescens* Lam., *Cerasus fruticosa* Pall., *Prunus spinosa* L. Травостой слагают типичные луговые и лугово-опушечные виды, среди которых наибольший процент участия приходится на долю мезоксерофитов (56 %). Доминируют *Fragaria viridis* (Duch.) Mill., *Tanacetum vulgare* L., *Bronopsis inermis* (Leyess) Holub., *Poa bulbosa* L. и *Poa pratensis* L. Из мезофитов отмечена только *Urtica dioica* (табл. 4).

Таблица 4. Встречаемость видов травяного яруса на участках гнездования соловьев в кустарниковых местообитаниях

Виды	Встречаемость, %	Виды	Встречаемость, %
<i>Fragaria viridis</i> (Duch.) Mill.	41	<i>Anemonodes ranunculoides</i> (L.)	
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyess.)		Holub	8
Holub.	33	<i>Ranunculus repens</i> L.	8
<i>Poa bulbosa</i> L.	33	<i>Galium aparine</i> L.	8
<i>P. pratensis</i> L.	33	<i>G. articulatum</i> Lam.	8
<i>Potentilla anserina</i> L.	33	<i>Melampyrum arvense</i> L.	8
<i>Centaurea cyanus</i> L.	25	<i>Veronica chamaedrus</i> L.	8
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC	25	<i>V. dentata</i> F.W.Schmidt.L.	8
<i>Fragaria vesca</i> L.	25	<i>V. serpyllifolia</i> L.	8
<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Schult.	25	<i>Artemisia dracunculus</i> L.	8
<i>S. viridis</i> (L.) Beauv.	25	<i>A. vulgaris</i> L.	8
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	25	<i>Carduus acantoides</i> L.	8
<i>Lotus corniculatus</i> L.	25	<i>Centaurea jacea</i> L.	8
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	25	<i>Echinops meyeri</i> (DC) Ilgin.	8
<i>Potentilla argentea</i> L.	25	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	8
<i>P. bifurca</i> L.	25	<i>Picris hieracioides</i> L.	8
<i>Achillea millefolium</i> L.	16	<i>Senecio jacobaea</i> L.	8
<i>Artemisia absinthium</i> L.	16	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	8
<i>Centaurea apiculata</i> Ledeb	16	<i>Echium vulgare</i> L.	8
<i>Inula britannica</i> L.	16	<i>Buglossoides arvensis</i> (L.)	
<i>Myosotis sparsiflora</i> Pohl.	16	Johnst.	8
<i>Cannabis sativa</i> L.	16	<i>Nonea pulla</i> L.	8
<i>Lathyrus pisiformis</i> L.	16	<i>Silene nutans</i> L.	8
<i>Trifolium pratense</i> L.	16	<i>Trifolium arvense</i> L.	8
<i>Glechoma hederaceae</i> L.	16	<i>Amoria montana</i> (L.) Sojac.	8
<i>Galium verum</i> L.	16	<i>Silaum silaus</i> (L.) Schinz.	8
<i>Veronica spuria</i> L.	16	<i>Vicia cracca</i> L.	8
<i>Salvia tesquicola</i> Klok.	8		
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	8		
<i>Phleum pratense</i> L.	8		

В пределах каждого типа местообитаний выявлены более мелкие группы, объединяющие участки гнездования с менее ярко выраженными отличиями в структуре растительных сообществ (см. рис.1). Дальнейшее рассмотрение построенной классификации позволяет выделить среди всей совокупности участков в пределах лесного типа четыре группы (рис. 2).

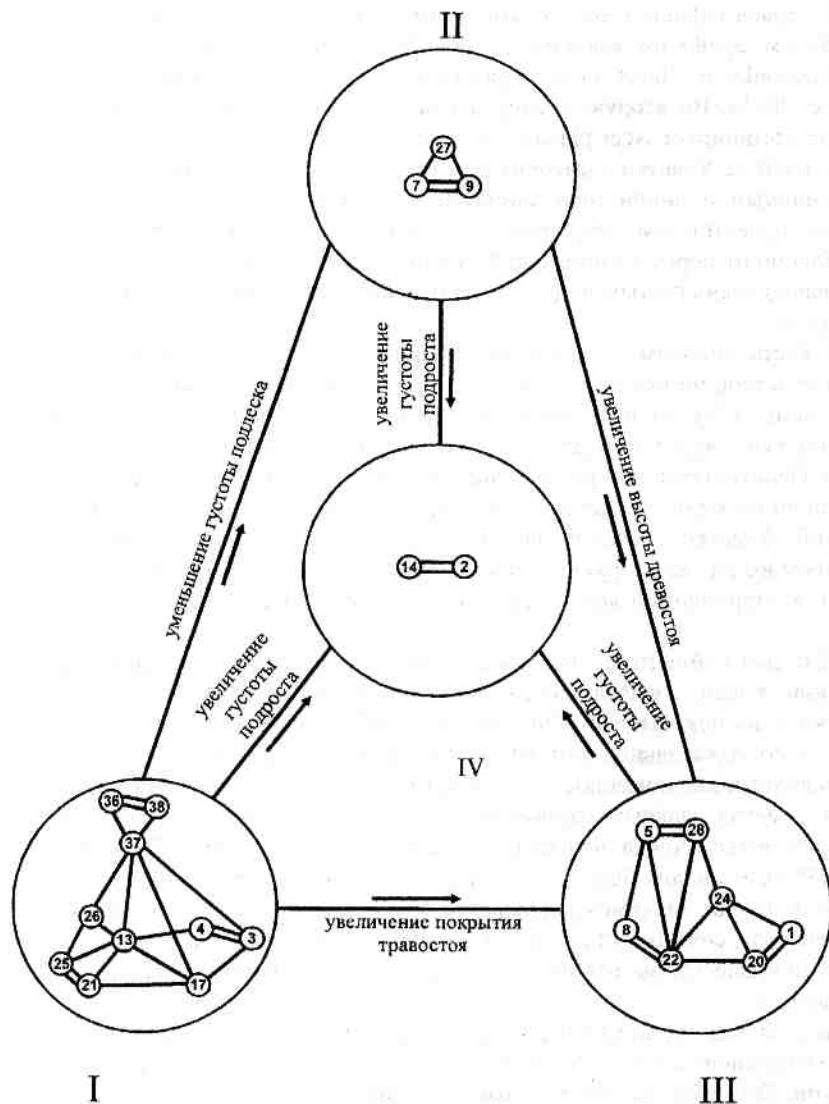


Рис. 2. Схема взаимного пространственного расположения участков гнездования соловьев в лесном типе местообитаний в зависимости от степени сходства фитоценологических параметров: Z = межкластерное расстояние меньше 0,2; расстояние 0,1 – 1,5; — межкластерное расстояние больше 1,5. Стрелками показано направление изменения параметров.

К первой группе относятся гнездовые участки без кустарникового яруса. Доминантом древостоя является *Tilia cordata*. Подрост представлен деревьями *Acer platanoides* и *Ulmus laevis*. Травостой густой, проективное покрытие его достигает 80 %. Во вторую группу входят участки с негустым древостоем, в подросте доминирует *Acer platanoides*. Подлесок образуют *Euonymus verrucosa* и *Corylus avellana*. Участки с высоким ярусом древостоя, представленным кленом платановидным и липой мелколистной, с высоким подростом и подлеском, большим проективным покрытием травостоя объединены в третью группу. Обособленно от перечисленных трех групп стоят участки 14 и 2. Это вероятно обусловлено очень густым подростом и относительно невысоким травостоем в их пределах.

В кустарниковом типе местообитаний выделяется три самостоятельных группы участков по сходству структуры растительных сообществ. Основными параметрами, обуславливающими разделение на группы, являются густота кустарникового яруса и подроста, а также проективное покрытие травостоя (рис. 3). Первую группу образуют гнездовые участки, имеющие в своих пределах одиночные взрослые деревья, густой, но невысокий кустарниковый ярус и травостой. Участки с густым высоким кустарником, разреженным высоким травостоем входят во вторую группу. На участках в третьей группе отсутствует подрост, кустарниковый ярус очень густой, низкое проективное покрытие травостоя.

Для дальнейшего анализа данных мы использовали факторный анализ. Его основная цель — выявление гипотетических факторов по большому числу статистических показателей (Kim, Mueller, 1987). В результате появляется возможность содержательной интерпретации данных, акцентирования внимания на неочевидных закономерностях. Был применен один из вариантов факторного анализа — метод главных компонент. При таком анализе число выделяемых компонент меньше числа исходных переменных (Харман, 1968, Джонгман, Тер Браак, 1999). В анализ были включены девять фитоценологических параметров, которые не имеют значимой корреляции друг с другом: густота древостоя, высота древостоя, сомкнутость крон древостоя, густота подроста, высота подроста, густота подлеска, высота подлеска, высота травостоя и проективное покрытие травостоя.

Анализ данных методом главных компонент позволил выделить три основных компоненты (табл. 5), объясняющие наибольший процент дисперсии признаков. Компоненты, собственные значения которых составляют менее 2 % от накопленной дисперсии, были исключены из рассмотрения как незначимые.

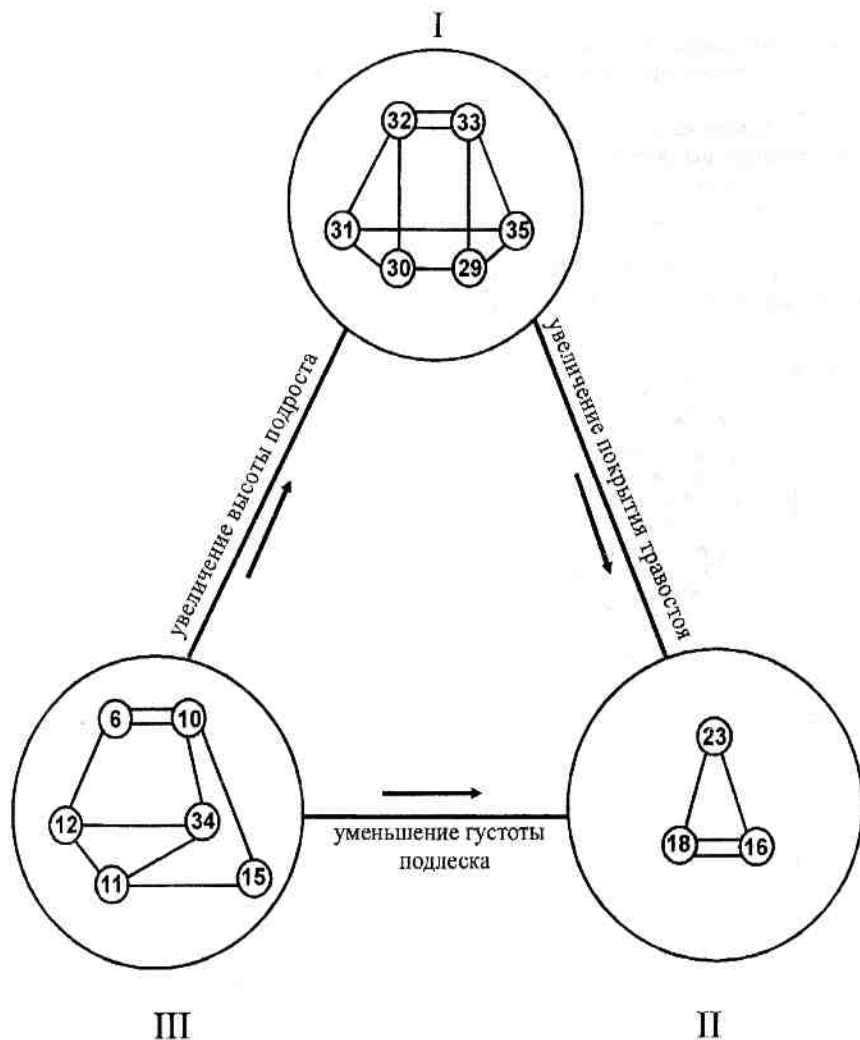


Рис. 3. Схема пространственного расположения участков гнездования соловьев в кустарниковом типе местообитаний: Z = межкластерное расстояние меньше 0,2; — межкластерное расстояние 0,1 – 1,5; — межкластерное расстояние больше 1,5. Стрелками показано направление изменения параметров

Таблица 5. Собственные значения компонент и процент объясняемой ими дисперсии, полученные при обработке данных методом факторного анализа

Компонента	1	2	3
Собственное значение компоненты	19,15	15,96	2,83
Дисперсия, %	50,40	42,01	7,44

На рис. 4 представлены проекции участков на плоскость компонент, объясняющих 50,4 % и 42,01 % дисперсии.

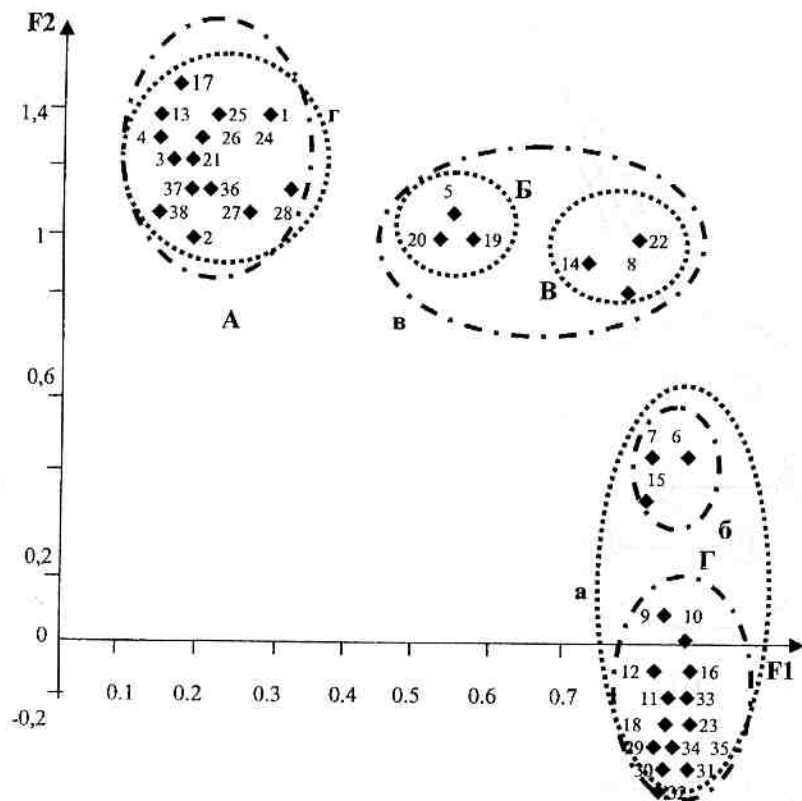


Рис. 4. Проекция участков гнездования соловьев (1-38) на плоскость двух факторов (F1 и F2); - - - границы групп (А - Г), полученные при рассмотрении положения участков по оси фактора F1; - - - границы групп (а - г), полученные при рассмотрении положения участков по оси фактора F2.

По полученным данным первую компоненту (F1) можно интерпретировать как горизонтальную структуру растительности, а вторую (F2) – как вертикальную структуру. Так, в расположении групп участков в пространстве первой компоненты отчетливо прослеживается увеличение как густоты отдельных ярусов, так и суммарной густоты растительности на участках от группы А к группе Г. Напротив, по оси второй компоненты наблюдается усложнение вертикальной структуры растительности. Группа *а* включает участки, на которых имеется подрост, кустарниковый ярус и травостой, но высота подроста и кустарников примерно одинакова, а травостой не образует сплошного покрова, т.е. можно говорить о наличии только двух высотных подразделений – подрост + подлесок и травостой. В группе *б* на участках выделяется еще и древостой, который имеет одинаковую высоту с подростом. Таким образом, здесь имеется три высотных уровня: травостой, подлесок, древостой + подрост. В группу *в* входят гнездовые участки, на которых отмечено усиление пространственного разделения за счет увеличения высоты деревьев и подроста. На участках в группе *г* полностью отсутствует кустарниковый ярус, но вертикальная структура растительности здесь наиболее сложная за счет разделения древостоя и подроста по высоте на два подъяруса.

Помимо двух основных существует еще и третья компонента (F3), определяющая 7,4 % дисперсии. Результаты проекции участков обитания соловьев на плоскость компонент F2 и F3 дают четкую картину разделения всех участков на две большие группы (рис. 5). Такое разделение совпадает с выделенными кластерным анализом лесными и кустарниковыми типами местообитаний. Можно предположить, что третьим фактором (F3) служит видовой состав растений на гнездовых участках. Для подтверждения этого предположения был проведен анализ сходства видового состава растительности в пределах изученных типов местообитаний соловья с использованием коэффициента Жаккара. В ярусе древостоя и подлеска общих видов для двух выделенных типов местообитаний не оказалось. В подросте и в лесных, и в кустарниковых местообитаниях встречается клен платановидный. Анализ видового состава травостоя позволил выделить две группы сходства. В первую группу вошли 8 участков в пределах лесного биотопа, видовой состав которых беден (5 – 10 видов). Коэффициент сходства здесь составляет 0,7 – 0,8. Вторая группа включает три участка, два из которых относятся к кустарниковому типу, а один – к лесному. Коэффициент сходства здесь низок (0,5). Общими видами травостоя для выделенных типов являются крапива двудомная, репешок обыкновенный, земляника зеленая и земляника лесная. Проведенный анализ показывает, что основные типы местообитаний соловья характеризуются также определенным видовым составом растений.

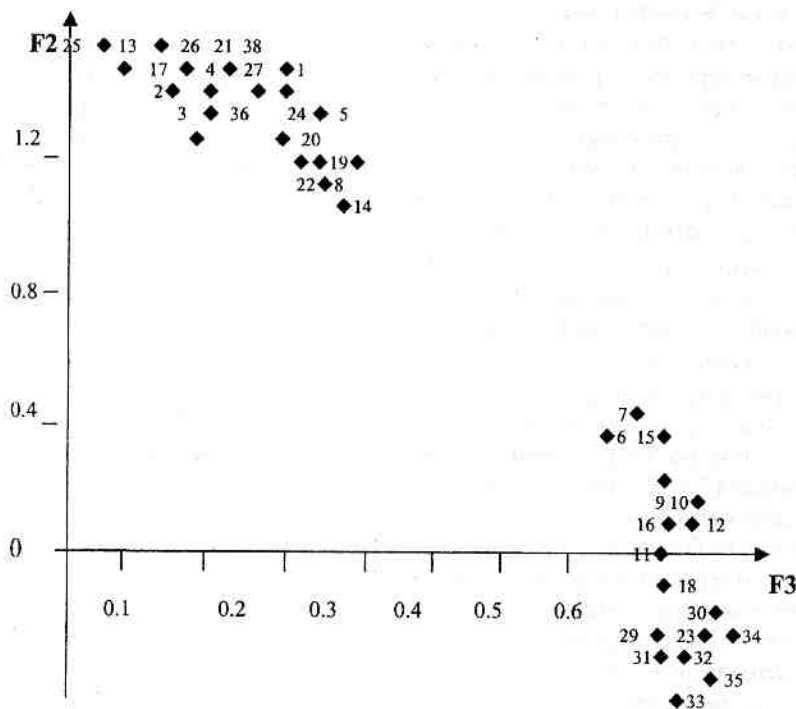


Рис. 5. Проекция участков гнездования соловьев (1 – 38) на плоскость двух факторов (F2 и F3).

Таким образом, на территории лесопарка "Кумысная поляна" в гнездовой период обыкновенным соловьем занимаются два основных типа местообитаний – лесной и кустарниковый, которые значительно отличаются по составу и структуре растительных сообществ. В пределах каждого типа существуют микрогации, наиболее благоприятные для гнездования вида. В кустарниковом типе местообитаний регулярно соловьи занимают участки среди густых зарослей вишни и терна с относительно негустым травостоем, в составе которого значительное участие имеет крапива. В лесных местообитаниях наиболее подходящими для поселения соловьев являются участки с невысоким подростом из черемухи, под пологом которой развит густой травостой из влаголюбивых трав – крапивы двудомной и сныти обыкновенной.

Литература

Джонгман Р. Г., Тер Браак С.Д. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М., 1999. 330 с.

Подольский А. Л. К методике описания среды обитания в количественных экологических исследованиях птиц лесных биогеоценозов. Саратов, 1988. 59 с. Деп. в ВИНТИ 17.06.88, № 4789-B88.

Симкин Г.Н. Певчие птицы. М., 1990. 339 с.

Симкин Г.Н., Штейнбах М.В. Акустическое поведение и пространственно-экологическая структура поселений восточного соловья // Орнитология. М., 1984. Вып. 19. С. 135-145.

Харман Г. Современный факторный анализ. М., Статистика. 1972.

Anderson S.H., Shugart H.H. Habitat selection of breeding birds in an east Tennessee deciduous forest // Ecology. 1974. Vol. 55. P. 828-837.

James F.C., Shugart H.H. A quantitative method of habitat description // Aud. Field Notes. 1970. Vol. 24. P. 727-736.

Kim J.O., Mueller C.W. Factor analysis: Statistical Methods and Practical Issues. N.Y. Sage Publication Inc., 1987. 144 p.

Tomialojc L. The combined version of the mapping method // Bird census work and nature conservation / Ed. by H.Oelke. Gottingen. 1980. P. 92-106.

УДК 581. 524: 636. 6

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА ИНДИВИДУАЛЬНЫХ УЧАСТКАХ САМЦОВ ПРОСЯНКИ В ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

В.В. Пискунов, О.Н. Давиденко

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Основным негативным последствием воздействия антропогенных факторов на естественные экосистемы является упрощение их состава и структуры. Поэтому большое значение для сохранения видового разнообразия преобразованных ландшафтов имеет изучение экологических потребностей видов, способных осваивать антропогенноизмененные территории и успешно существовать в этих условиях. Среди птиц к категории пластичных видов можно отнести просянку (*Emberiza calandra* L.), которая помимо степей и лугов населяет также поля, сады, залежные земли и бурьянистые пустоши по окраинам населенных пунктов.

В Саратовской области поющий самец просянки впервые был отмечен у с. Новотулка Питерского района 12 июля 1968 г. (Варшавский и др., 1994). В дальнейшем, несмотря на интенсивные орнитофаунистические исследования более 30 лет вид в регионе не регистрировался, вплоть до лета 1999 г., когда длительное время самец просянки держался на окраине с. Дьяковка Краснокутского р-на (устное сообщение Х. Вацке). В последующие три года

просянка неоднократно отмечалась в Саратовской области (табл.1). Обычно наблюдались одиночные поющие самцы, и только в июне 2002 года в 4 км южнее с.Белогорское Красноармейского района на залежных землях было обнаружено поселение вида с относительно высокой плотностью (до 36,4 ос./100га), которое и послужило объектом исследования. При этом, как и в других случаях не было зарегистрировано ни одной самки, отсутствовали и характерные поведенческие признаки самцов, указывающие на гнездование вида. Поэтому размножение просянки в Саратовской области оценивается как предположительное. Тем не менее, данные по структуре растительного покрова, полученные с индивидуальных территорий самцов, могут служить для оценки экологических потребностей вида в данном районе.

Описание растительности проводилось с использованием методики фитоценологических исследований (Полевая геоботаника, 1964; Воронов, 1973; Тарасов, Гребенюк, 1981). В пределах индивидуальных территорий самцов структура растительности измерялась в 25 случайно выбранных точках с последующим вычислением индекса горизонтальной гетерогенности ($CVMAXHGT=100\sigma/x\%$, где σ и x – среднее квадратическое отклонение и средняя арифметическая высот растений), значение которого при характеристике местообитаний птиц открытых ландшафтов было показано в ряде работ (Wiens, 1969; Rotenberry, Wiens, 1980; Wiens, Rotenberry, 1981).

Границы индивидуальных территорий самцов просянки определялись методом последовательного вслугивания (Wiens, 1969), который используется для установления размера индивидуальных участков птиц степей, лугов и других открытых пространств. Суть метода заключается в том, что наблюдатель приближается к поющему самцу до тех пор, пока тот не взлетит, и отмечает на карте его изначальное положение, траекторию полета и пункт, в который переместилась птица. Двадцати последовательных вслугиваний бывает достаточно, чтобы, соединив полученные точки на карте, иметь представление о границах и размерах участка (Verner, 1985). В нашем случае, после десяти регистраций расположение картируемых точек не менялось: как правило, самец перемещался между тремя-четырьмя определенными точками, в число которых входили и места наиболее активного пения. Поющий самец обычно подпускал к себе на расстояние до 10-15 м, после чего перелетал на 100м и более. Из одиннадцати зарегистрированных самцов просянки у трех было отмечено лишь по одной точке вокальной активности, и вслугивание приводило к тому, что птица улетала из поля видимости. В этом случае за индивидуальный участок принималась территория 100х100м с центром в точке вокальной активности.

Девять участков самцов просянки располагались на залежи с преобладанием двулетних и многолетних сорных растений ("бурьянистая" стадия демутации), два - на пырейной залежи (рис.), отличия между которыми заключаются во флористическом богатстве (табл.2) и степени неоднородности растительного покрова. На пырейной залежи было отмечено 15 видов цветковых растений при абсолютном доминировании пырея ползучего (*Elytrigia repens* (L.) Nevski). "Бурьянистая" залежь включает отдельные

Таблица 1. Данные по регистрации просянки в Саратовской области в 2000-2002 гг.

№	Дата	Место регистрации	Количество поющих самцов	Примечание
1	2	3	4	5
1	8.05.2000	хутор Новый Жданов, Алтайский р-н	5	Бурьянистая пустошь на заброшенном хуторе
2	8.05.2000	с. Канавка, Алтайский р-н	1	Бурьянистая пустошь на окраине села
3	8.05.2000	окр. хутора Морозов, Алтайский р-н	1-2	Бурьянистая залежь
4	19.06.2001	с. Гвардейское, Красноармейский р-н	2	Бурьянистая пустошь у фермы
5	1.05.2002	с. Луговое, Ровенский р-н	1	Бурьянистая пустошь у фермы
6	26.05.2002	8 км западнее с. Зеленый Дол, Энгельсский р-н	1	Понижение с ракитником в ковыльно-типчаковой степи
7	1-7.06.2002	4 км южнее с. Белогорское, Красноармейский р-н		В течение всего времени наблюдений придерживались определенных территорий на пырейной (2 самца) и бурьянистой (9 самцов) залежах
8	4-7.06.2002	с. Белогорское, Красноармейский р-н	1	На проводах в населенном пункте

Продолжение таблицы

1		2	3	4	5
9	6.06.2002	5 км южнее с. Нижняя Банновка, Красноармейский р-н		3	Выгоревший участок типчаковой степи с куртинами мышиного горошка, пырея, зарослями кустарников и деревьями
10	15.06.2002	окр. с. Широкий Буерак, Саратовский р-н		1	Бураянистая пустошь у заброшенной фермы
11	24.06.2002	4 км севернее с. Нижняя Банновка у овра. Пустой Меловой, Красноармейский р-н		1	Пырейный луг с низкими обгоревшими сосенками
12	25.06.2002	4 км южнее с. Белогорское, Красноармейский р-н		3	Самцы, отмеченные 2-7.06.2002 на бураянистой залежи, остались на своих участках (№4, 5, 6)
13	25.06.2002	д. Верхняя Банновка, Красноармейский р-н		1	Бураянистая пустошь в заброшенной деревне
14	26.06.2002	5 км южнее с. Нижняя Банновка, Красноармейский р-н		3	Самцы, отмеченные 6.06.2002 в типчаковой степи, обнаружены в районе своих участков

группировки полыни горькой (*Artemisia absinthium* L.), латука татарского (*Lactuca tatarica* (L.) C.A.Mey), татарника колючего (*Onopordum acanthium* L.), трехреберника непахучего (*Tripleurospermum perforatum* (Merat) M.Lainz) и молочая прутьевидного (*Euphorbia virgata* Waldst&Kit). Общее количество встреченных здесь видов – 22. Индивидуальные территории самцов охватывали все представленные на залежах растительные группировки в разных сочетаниях. Не было отмечено предпочтения низкотравных или высокотравных участков. Наибольшие площади в пределах участков просянки занимали ползучепырейная (45,4% территорий), латуковая (18,1%), прутьевидномолочайная (18,1%) и горькопольная (9,0%) группировки. На одном участке площади, занятые полынью и латуком, примерно равны.

В таблице 3 приведены характеристики индивидуальных территорий самцов.

Таблица 2. Список видов цветковых растений, отмеченных на индивидуальных участках самцов просянки

Виды	Пырейная залежь	Бурьянистая залежь
1	2	3
сем. Asteraceae	+	+
<i>Achillea millefolium</i> L.	+	+
<i>Artemisia absinthium</i> L.	+	-
<i>Artemisia austriaca</i> Jacq.	-	+
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	+	+
<i>Lactuca tatarica</i> (L.) C.A.Mey	+	+
<i>Onopordum acanthium</i> L.	+	+
<i>Scorzonera</i> sp.	-	+
<i>Tripleurospermum perforatum</i> (Merat) M.Lainz	-	+
Сем. Apiaceae		
<i>Falcaria vulgaris</i> L.	+	-
Сем. Boraginaceae		
<i>Nonea lutea</i> (Desr.) DC	-	+
Сем. Brassicaceae		
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC	+	-
<i>Syrenia montana</i> (Pall.) Klok.	+	+
<i>Thlaspi arvense</i> L.	-	+
Сем. Convolvulaceae		
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	+	+
Сем. Chenopodiaceae		
<i>Bassia sedoides</i> (Pall.) Aschers	-	+
Сем. Euphorbiaceae		
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst&Kit	+	+
Сем. Lamiaceae		
<i>Lamium paczoskianum</i> Worosch.	-	+

Продолжение таблицы

1	2	3
Сем. Poaceae		
<i>Bromus squarrosus</i> L.	-	+
<i>Bromus wolgensis</i> Fisch.ex Jacq.fil	-	+
<i>Elytrogia repens</i> (L.) Nevski	+	+
<i>Poa angustifolia</i> L.	+	+
<i>Poa bulbosa</i> L.	-	+
Сем. Polygonaceae		
<i>Polygonum</i> sp.	-	+
Сем. Primulaceae		
<i>Androsace elongata</i> L.	+	-
Сем. Ranunculaceae		
<i>Ceratocephala falcata</i> (L.) Pers	-	+
+Сем. Fabaceae		
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	+	+

Таблица 3. Некоторые характеристики индивидуальных участков самцов просянки

№ участка	Индекс горизонтальной гетерогенности, %	Средняя высота травостоя, см	Количество	Количество входящих в состав группировок	Преобладающая группировка	Наличие деревьев или кустарников
1	26,3	39,6	1	1	пырейная	+
2	27,7	33,3	1	1	пырейная	+
3	42,8	67,8	2	3	полынная	-
4	43,1	62,7	1	4	молочайная	+
5	42,7	25,0	1	3	латуковая	+
6	31,6	52,3	1	3	пырейная	-
7	83,3*	55,1	2	5	латуковая, полынная	+
8	29,6	65,1	1	4	молочайная	+
9	63,3	37,9	1	5	латуковая	-
10	23,5	54,4	1	1	пырейная	+
11	23,5	54,4	1	1	пырейная	+

* - средняя высота растений латуковой группировки 20,8 см; полынной - 89,5 см

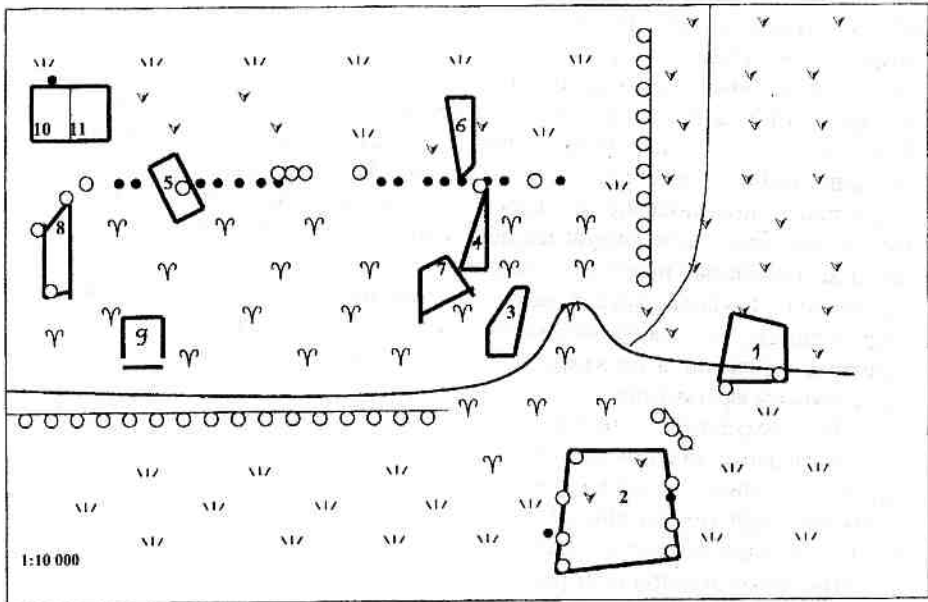


Рисунок. Схема расположения индивидуальных территорий самцов просянки на залежах в окрестностях с.Белогорское (1-7.06.2002)

— - типчаковая степь;

▽ - пырейная залежь;

γ - бурьянистая залежь;

— — лесополоса;

○ - отдельностоящие деревья;

● - кустарники;

— - границы территорий самцов просянки

Наименьшей степенью горизонтальной неоднородности отличаются участки самцов, где преобладает *Elytrigia repens* или *Euphorbia virgata* (CV

MAXHGT=23,5-31,6%). Наибольшая гетерогенность (CV MAXHGT=63,3-83,3%) отмечена на индивидуальных территориях, включающих целый комплекс растительных группировок: латуковую, полынную, молочайную и трехреберниковую. На большинстве (63,6%) участков самцов просянки находятся отдельностоящие деревья (*Acer tataricum* L., *Elaeagnus angustifolia* L., *Malus* sp.) и кустарники (*Rosa canina* L.), вершины крон которых являются местами наиболее активного пения самцов. На остальных индивидуальных территориях просянки представлены группировки *Artemisia absinthium*, по высоте превосходящие окружающие растения и, вероятно, поэтому наиболее часто используемые поющими самцами в качестве присад. По вертикальному разделению, на уровне ярусов, не было выявлено значительных отличий между территориями, т.к. набор входящих в их состав растительных группировок примерно одинаков, а двухъярусность четко проявляется лишь в полынном и татарниковом фрагментах.

В результате проведенных исследований установлено, что индивидуальные участки самцов просянки отличаются долей участия разных видов растений, наличием или отсутствием деревьев и кустарников, горизонтальной гетерогенностью травостоя. Просянка занимает как участки с высокой неоднородностью травяного яруса, так и территории со структурно простым низкогетерогенным растительным покровом, при условии наличия на них отдельностоящих деревьев или кустарников.

Литература

Варшавский С.Н., Тучин А.В., Щепотьев Н.В. Птицы Саратовской области //Орнитофауна Саратовской области. Саратов, 1994. С. 14-62.

Воронов А.Г. Геоботаника. М., 1973. 384 с.

Полевая геоботаника. М.-Л., 1964. Т.3. 530 с.

Тарасов А.О., Гребенюк С.И. Методы изучения растительности // Полевая практика по экологической ботанике. Саратов, 1981. С. 65-87.

Rotenberry J.T., Wiens J.A. Habitat structure, patchiness and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis //Ecology. 1980. V. 61(5). P. 1228-1250.

Verner J. Assessment of counting techniques /Current Ornithology. 1985. №2. P. 247-302.

Wiens J.A. An approach to the study of ecological relationships among grassland birds //Ornithological Monographs. 1969. №8. P. 1-93.

Wiens J.A., Rotenberry J.T. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments //Ecological Monographs. 1981. №51 (1). P. 21-41.

ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ МОЛЕЙ ЧЕХЛОНОСОК (*LEPIDOPTERA*,
COLEOPHORIDAE) В СЕМЕЙСТВАХ ГРЕЧИШНЫХ (*POLYGONACEAE*),
 СВИНЧАТКОВЫХ (*PLUMBAGINACEAE*), ТАМАРИСКОВЫХ
 (*TAMARICACEAE*), КРЕСТОЦВЕТНЫХ (*BRASSICACEAE*), ЗЛАКОВЫХ
 (*POACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ НИЖНЕЙ ВОЛГИ

В.В. Аникин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Данная статья продолжает цикл работ (Аникин, Фалькович, 1997; Аникин, 2002а, 2002б), посвященных выявлению пищевых связей молей чехлоносок в спектре ведущих семейств сосудистых растений степной и полупустынной природных зон в пределах региона Нижней Волги.

На основе выводного материала с кормовых растений дается анализ распределения чехлоносок по экологическим группировкам внутри семейств и указывается степень пищевой специализации. Материал собирался с 1986 по 2002гг. в различных степных и пустынных биотопах на территории Калмыкии, Астраханской, Волгоградской и Саратовской областей. Выражаю благодарность ботаникам Саратовского государственного университета М.А.Березуцкому и Е.А.Кирееву за идентификацию растений. Всего было собрано и выведено 18 видов молей чехлоносок с растений из 5-ти семейств, которые распределились следующим образом: Гречишные – 11 видов чехлоносок, Свинчатковых – 1, Тамарисковых – 1, Крестоцветных – 2, Злаковых – 3. В таблице приводятся данные по каждому из этих семейств.

Семейство Гречишных

Представители семейства *Polygonaceae* и развивающиеся на них виды
Coleophoridae

Наименование таксона растений	Питающие части растений	Наименование вида молей чехлоносок
1	2	3
<i>Polygonaceae</i>		
<i>Polygonoideae</i>		
<i>Rumicidae</i>		
<i>Rumex hydrolapathum</i> Huds.	Генеративные органы	<i>Dumitrescumia hydrolapathella</i>
<i>Atraphaxideae</i>		
<i>Atraphaxis spinosa</i> L.	Листья	<i>Papyrosipha trivalvis</i>
	Луб ветвей	<i>Papyrosipha ichthyura</i>
	Цветковый или побеговый галл	<i>Augasma atraphaxidellum</i> , <i>Augasma uljanovi</i>

1	2	3
<i>Calligonum aphyllum</i> (Pall.) Guerke	Листья	<i>Papyrosipha zhusguni</i>
	Генеративные органы	<i>Polystrophia calligoni</i>
<i>Polygonaceae</i>		
<i>Polygonum aviculare</i> L., <i>P. arenarium</i> Waldst. & Kit., <i>P. lapathifolium</i> L.	Цветковый галл	<i>Augasma aeratella</i>
	Генеративные органы	<i>Ecebalia pratella</i> , <i>Ecebalia therinella</i>
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Löve, <i>F. dumetorum</i> (L.) Holub	Плодовый галл	<i>Dumitrescumia</i> <i>cecidophorella</i>
	Генеративные органы	<i>Ecebalia pratella</i>

Как видно из таблицы, чехлоноски известны только в пределах одного подсемейства гречишных. Спектр видов чехлоносок представлен специализированными биологическими типами: антофагами, карпофагами, галлообразователями и даже уникальным среди чешуекрылых (Фалькович, 1996), потребителем луба ветвей (*Papyrosipha ichthyura*). Только один представитель из 11-ти отмеченных чехлоносок для этого семейства-*Papyrosipha zhusguni* развивается как филлофаг. При этом все виды являются узкими олигофагами. В таксономическом плане это тоже своеобразная фауна *Coleophoridae*. Роды *Augasma*, *Papyrosipha* и *Polystrophia* имеют явное туранское происхождение и ареалы почти всех их видов не выходят за пределы сетийской пустынной области за исключением - *Augasma aeratella*, который хорошо освоил скифскую степную область. Представители рода *Dumitrescumia* - *Dumitrescumia hydrolapathella* и *D. cecidophorella* тяготеют к мезофильным и мезофильно-ксерофильным станциям обитания в лесостепных интразональных или экстразональных биотопах изученного региона. Ареалы этих видов имеют северную границу по южной границе таежной зоны Западной Палеарктики. Виды из рода *Ecebalia* можно отнести к широким олигофагам, т.к. они отмечаются как карпофаги и для других растений из семейства *Asteraceae*, но для других природных зон. Для гречишных эти представители явно вторичны. В целом, немногочисленность специализированных олигофагов чехлоносок для *Polygonaceae* свидетельствует о древности пищевых связей внутри семейств.

Семейство Свинчатковых

Только одно подсемейство в семействе *Plumbaginaceae* (которое иногда рассматривают как отдельное семейство *Limoniaceae*) заселено одним представителем из чехлоносок. На *Limonium gmelini* (Willd.) развивается антофаг *Goniodoma limoniella*, который встречается спорадически в степных биотопах несмотря на сплошное распределение кормового растения. По

происхождению этот узкий олигофаг является средиземноморско-степным видом.

Семейство Тамарисковых

Для хорошо приспособленных к жизни в полупустынных и пустынных сообществах тамарисках, развивается только несколько видов чехлоносок - узких олигофагов из монотипной трибы *Tolleophorini* - *Tolleophora asthenella* и *T. sp.n.* Кормовым растением для них служит *Tamarix laxa* Willd. Наличие филлофагии может свидетельствовать в пользу того, что пищевые связи возникли давно. Однако возникает вопрос, почему, наряду с большим числом видов рода *Tamarix* нет других видов чехлоносок со специализированными биологическими типами питания, что в полной мере просматривается у представителей другого близкого семейства - гелехиид? На это можно ответить тем, что чехлоноски заселили тамариск еще давно - в конце миоцена, но радиационная эволюция по неизвестным нам причинам "не пошла" у них в пределах этого рода и семейства изначально или заселение тамариска вторично и произошло это в сравнительно недалеком прошлом - плиоцене-плейстоцене.

Семейство Крестоцветных

Это одно из крупных семейств, которое разделено на 12 триб, но очень слабо заселено чехлоносками и четкому объяснению это пока не поддается. На *Alyssum turkestanicum* Regel & Schmalh. развиваются *Argyractinia necessaria* и *A. kautzi*, меняющие тип питания в раннем возрасте: филлофагия, а с 3-4-го года - карпофагия.

Семейство Злаковых

Для одного из крупнейших семейств однодольных растений и одного из ведущих семейств степной растительности специализированных видов чехлоносок нет! Пищевые связи установлены лишь для трех видов из одного рода *Eupista* - *Eupista ornatipennella*, *E. lixella* и *E. samarensis*. Гусеницы только старших возрастов питаются листьями *Anthoxanthum*, *Holcus*, *Alopecurus*, *Avena*, *Koeleria*, *Briza* и *Bromus*. Гусеницы младших возрастов до зимовки питаются плодами растений из семейства губоцветных, а весной продолжают свое развитие уже на злаках. С одной стороны мы наблюдаем переход с карпофагии на филлофагию, а с другой стороны - наличие двудомности - смене кормовых растений после зимовки гусениц в пределах одного поколения. Факт двудомности - наглядное подтверждение возможности освоения чехлоносками не только ранее несвойственных им ботанических семейств, но и органов растений (Фалькович, 1996), что может свидетельствовать об эволюционной пластичности отдельных «молодых» родов у чехлоносок.

Таким образом, показатели пищевых связей чехлоносок в пяти представленных семействах позволяют констатировать, что наибольшая специализация у чехлоносок, как в таксономическом плане, так и в спектре типов питания свойственна для *Polygonaceae*, что свидетельствует о древности пищевых связей внутри этого семейства растений. Для тамарисковых отмечается одна монотипная триба узких олигофагов

чехлоносок. О времени установления этих связей говорить пока рано. Вторично были заселены семейства свинчатковых, крестоцветных и злаковых.

Литература

Аникин В.В. Пищевые связи молей чехлоносок (*Lepidoptera, Coleophoridae*) в семействе Маревых (*Chenopodiaceae*) на территории региона Нижней Волги // Бюл. Бот. Сада Саратов. Гос. Университета. Саратов, 2002а. Вып. 1. С. 38-42.

Аникин В.В. К пищевым связям чешуекрылых (*Insecta, Lepidoptera*) Нижнего Поволжья // Поволжский экологический журнал. Саратов, 2002б. № 1. С. 66-68.

Фалькович М.И. Пищевые связи чехлоносок (*Lepidoptera, Coleophoridae*). I. // Энтомол. обозрение. 1996. Т.75. Вып.4. С. 732-755.

Anikin V. V., Falkovitsh M.I. On the casebearer fauna of the Lower Volga region (*Lepidoptera: Coleophoridae*). Zoosyst. Rossica. 1997. Vol. 5. № 2. P. 303-308.

ОХРАНА РАСТЕНИЙ

УДК 581.9 (470.44)

О НАХОДКАХ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ, ЗА- НЕСЕННЫХ В КРАСНУЮ КНИГУ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ, НА ТЕРРИТО- РИИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА "ХВАЛЫНСКИЙ"

Е.А. Архипова, М.А. Березуцкий, А.П. Забалуев, Ю.В. Матусевич, Л.А. Серова
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Одной из форм охраны уникальных природно-климатических комплексов являются национальные парки, представляющие пример совмещения различных форм природно-охранных мероприятий, просветительской и хозяйственной деятельности, а также рекреации.

Существование на территории национальных парков функциональных зон, отличающихся как по режиму охраны, так и по характеру использования, обеспечивает возможность создания наиболее оптимальных условий для сохранения биотопов охраняемых видов и их популяций.

Национальный парк "Хвалынский" – единственный в Нижнем Поволжье. Он представляет собой своеобразный природно-геоморфологический комплекс со своеобразной флорой, в котором имеются все условия для сохранения редких и исчезающих видов, занесенных в Красную Книгу Саратовской области (1996).

Заповедники и национальные парки являются на сегодняшний день наиболее реальной формой охраны редких и исчезающих видов. Поэтому становится очевидным, что каждая популяция этих видов, встречающихся в национальном парке, должна быть закартирована и детально изучена.

Далее приводятся данные о находках на территории национального парка "Хвалынский" популяций сосудистых растений, занесенных в Красную книгу Саратовской области.

Ephedra distachya L. – Эфедра двуколосковая

Варваринский заказник. Известняковый склон холма. 10.05.02. Л.А. Серова, Ю.В. Матусевич. Урочище "Таши". Мергелистый склон, заповедная зона. Ю.В. Матусевич (!). Редкий в Саратовской области вид с сокращающейся численностью. Отмечен в ряде районов Право- и Левобережья. Вид опушечных или открытых (реже) местообитаний; супесчаного, щебнистого, мергелистого субстрата. Кустарничек. Лимитирующие факторы: сбор побегов как лекарственного сырья.

Antennaria dioica (L.) Gaertn. – Кошачья лапка двудомная

Арменские горы. Окрестности с. Апалиха. Сосновые посадки. 21.06.02. Е.А. Архипова, М.А. Березуцкий, А.П. Забалуев. Окрестности с. Сосновая Маза. Сосновые посадки. 06.05.02. М.А. Березуцкий, Ю.В. Матусевич. Редкий вид. Отмечается спорадически в нескольких районах Правобережья (Базарно-Карабулакский, Вольский, Хвалынский, Новобурасский, Саратовский, Тати-

щевский, Аткарский). Сосновые леса на песчаной почве – местообитание вида. Двудомный многолетник. Лимитирующие факторы: сбор лекарственного сырья, нарушение мест обитания

***Artemisia salsoloides* Willd. – Полынь солянковидная**

Окрестности с. Сосновая Маза. Южный склон холма (мел). 19.06.02. Л.А. Серова, Е.А. Архипова, М.А. Березуцкий. Урочище “Таши”. Меловая сопка, заповедная зона. Ю.В. Матусевич (!). Редкий вид. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988). Найден в Вольском, Хвалынском, Саратовском и некоторых других районах. Полукустарничек меловых обнажений, выходов мергеля. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания

***Centaurea marschalliana* Spreng. – Василек Маршалла**

Окрестности с. Сосновая Маза. Меловой склон холма. 19.06.02. Л.А. Серова, М.А. Березуцкий. Редкий вид специфических местообитаний. Найден популяции в Красноармейском, Саратовском, Вольском, Хвалынском районах. Травянистый многолетник, обитает на карбонатных почвах и выходах мела. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

***Centaurea ruthenica* Lam. – Василек русский**

Окрестности с. Сосновая Маза. Меловой (южный) склон холма. 19.06.02. Л.А. Серова, Е.А. Архипова. Урочище “Таши”. Крутой меловой склон, заповедная зона. Ю.В. Матусевич (!). Редкий вид. Изредка встречается в степных и лесостепных районах на опушках, известняковых и меловых склонах. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор декоративных соцветий, нарушение местообитаний.

***Cirsium heterophyllum* (L.) Hill – Бодяк разнолистный**

Луг по пути к болоту около трассы. 18.06.02. Е.А. Архипова, М.А. Березуцкий. Редкий вид. Известны единичные местонахождения на севере и западе Правобережья. Обитает по сырым лугам, влажным лесным полянам, разреженным влажным лесам. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор лекарственного сырья, уничтожение мест обитания.

***Leucanthemum vulgare* Lam. – Нивяник обыкновенный**

Территория лагеря “Лесная поляна”. 17.06.02. М.А. Березуцкий. Сильно сокращающийся в области вид. Отмечен для всех правобережных районов на лугах, склонах, лесных полянах. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор лекарственного сырья, сбор декоративных соцветий.

***Myosotis popovii* Dobrocz. – Незабудка Попова**

Опушка соснового леса. Окрестности с. Апалыха. 7.05.02. Е.А. Архипова, Л.А. Серова. Урочище “Таши”. Лесная поляна, рекреационная зона. Ю. В. Матусевич (!). Вид с сокращающейся численностью. Встречается по полянам, опушкам, степным участкам в ряде районов Право- и на севере Левобережья. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор декоративных соцветий, нарушение мест обитания.

***Onosma simplicissima* L. (incl. *Onosma vogensis* Dobrocz.) – Оносма простейшая**

Окрестности с. Апалыха. Южный склон холма. Степь. 7.05.02. Л.А. Серова. Окрестности лагеря “Сосновый бор”. Степной склон. 8.05.02. Е.А. Архипо-

ва, М.А. Березуцкий. Редкий вид. Известны популяции в северных, южных и центральных районах (Еленевский, 2000) на мелах. Полукустарничек. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

***Mattiola fragrans* Bunge – Левкой душистый**

Окрестности с. Сосновая Маза. Южный склон. 19.06.02. Е.А. Архипова. Урочище “Таши”. Меловая сопка, заповедная зона. Ю. В. Матусевич (!). Редкий вид. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988). Отмечены популяции в Хвалынском, Вольском, Красноармейском районах, реже в Аткарском, Саратовском, Озинском и Пугачевском районах на обнажениях твердого коренного мела. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: облигатная приуроченность вида к меловым местообитаниям, эрозия склонов в результате выпаса скота.

***Adenophora lilifolia* (L.) Bess. – Бубенчик лилиелистный**

Урочище “Таши”. Лесная опушка, рекреационная зона. Ю. В. Матусевич (!). Редкий вид. Во влажных лесах и кустарниках западных, северо-западных и центральных районов. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: уничтожение мест обитания, сбор на букеты.

***Campanula persicifolia* L. – Колокольчик персиколистный**

Урочище “Таши”. Лесостепной склон, рекреационная зона. Ю. В. Матусевич (!). Редкий вид. Встречается по разреженным лиственным лесам, опушкам в районах, имеющих плакорные леса. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор букетов, уничтожение мест обитания.

***Helianthemum rupifragum* A.Kerner. – Солнцецвет скалоломный**

Урочище “Таши”. Меловой (южный) склон холма. 20.06.02. М.А. Березуцкий, Е.А. Архипова. Редкий вид. Встречается в Хвалынском районе на меловых склонах. Полукустарник. Облигатный кальцефил. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

***Astragalus cornutus* Pall. – Астрагал рогоплодный**

Выезд на трассу. Полоса отчуждения. 19.06.02. Е.А. Архипова. Редкий вид. Найден в Хвалынском, Аткарском, Саратовском и Ершовском районах. На известняках, по каменистым местам, по холмам. Полукустарник. Лимитирующие факторы: нарушение местообитаний, выпас скота.

***Astragalus zingeri* Korsh. – Астрагал Цингера**

Окрестности с. Сосновая Маза. Южный склон холма. 19.06.02. Л.А. Серова, М.А. Березуцкий. Урочище “Таши”. Известняковый степной склон, буферная зона. Ю.В. Матусевич (!). Уязвимый вид (в Саратовской области - редкий вид). Отмечен в Хвалынском, Вольском, Саратовском, Лысогорском районах на известняках, меловых обнажениях, степных склонах. Полукустарник. Лимитирующие факторы: карьерные разработки мела, выпас скота.

***Hedysarum grandiflorum* Pall. – Копеечник крупноцветковый**

Окрестности с. Сосновая Маза. Южный меловой склон. 19.06.02. Е.А. Архипова. Окрестности с. Алексеевка. Мордовая Шишка. Меловой склон. 20.06.02. М.А. Березуцкий, А.П. Забалуев, Л.А. Серова. Урочище “Таши”. Меловая гора, заповедная зона. Ю. В. Матусевич (!). Редкий вид. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988). Отмечен в нескольких районах Правобере-

жья на меловых склонах, мергелистых и известняковых почвах. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор декоративных соцветий.

***Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch. — Остролодочник колосистый**

Арменские горы. Меловой склон. 21.06.02. М.А. Березуцкий, Л.А. Серова, Ю.В. Матусевич, А.П. Забалуев. Редкий вид. Отмечается в Саратовском, Вольском, Хвалынском районах на карбонатной почве, по опушкам соснового леса. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор населением на букеты, нарушение мест обитания.

***Gentiana cruciata* L. — Горечавка перекрестнолистная**

Урочище "Таши". Травянистый склон, заповедная зона. Ю. В. Матусевич (!). Редкий вид. Обнаружен в Аткарском, Вольском и некоторых других районах, в Хвалынском районе не указан. По опушкам, сухим склонам и полянам. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор лекарственного сырья и букетов.

***Globularia punctata* Lapeyr. — Шаровница точечная**

Варваринский заказник. Степь. 10.05.02. Л.А. Серова (!). Окрестности с. Сосновая Маза. Степь. 19.06.02. Л.А. Серова, А.П. Забалуев. Окрестности лагеря "Сосновый бор". Склон холма (степной). 8.05.02. Е.А. Архипова. Урочище "Таши". Известняковый склон, заповедная и рекреационная зона. Ю. В. Матусевич (!). Очень редкий вид (реликт). Внесен в Красную книгу РСФСР (1988) и Красную книгу СССР (1984). Обнаружен в Хвалынском и Вольском районах на известняковых и меловых обнажениях. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: выпас скота, нарушение мест обитания.

***Gladiolus tenuis* Bieb. — Шпажник тонкий**

Окрестности с. Алексеевка. Мордовая Шишка. Опушка леса. 20.06.02. А.П. Забалуев, Л.А. Серова. Окрестности Плотины, влажный луг. 21.06.02. Л.А. Серова. Урочище "Таши". Влажный луг, рекреационная зона. Ю. В. Матусевич (!). Очень редкий вид. Отмечается в районах Право- и Левобережья. Влажные луга, лесные поляны, дубравы, кустарники - местообитания вида. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор населением на букеты.

***Iris halophila* Pall. — Касатик солончаковый**

Полоса отчуждения. Выезд на трассу. 19.06.02. Л.А. Серова, М.А. Березуцкий, А.П. Забалуев, Е.А. Архипова. Вид, подвергающийся опасности исчезновения. Отмечается в Татищевском, Красноармейском, Аткарском, Балашовском, Хвалынском районах по влажным степным местам, на дне балок, вдоль рек. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор букетов.

***Iris pumila* L. — Касатик низкий**

Березовая роща на тропе "По Дну Древнего Моря". 4.05.02. Л.А. Серова (!). Степной склон урочища "Таши". 10.05.02. М.А. Березуцкий. Урочище "Таши". Южный меловой склон, рекреационная зона. Ю. В. Матусевич (!). Уязвимый вид. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988). Указывается для Аткарского, Вольского, Красноармейского и других районов. Приурочен к карбонатным почвам. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор на букеты.

***Iris sibirica* L. – Касатик сибирский**

Болото справа от трассы Хвалынский – Саратов. 18.06.02. М.А. Березуцкий, Л.А. Серова, Ю.В. Матусевич. Редкий вид. Известен в Хвалынском, Вольском районах на сырых пойменных и лесных лугах, по опушкам. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор населением.

***Ajuga glabra* C. Presl – Живучка ложнохвощовая (голая)**

Окрестности с. Сосновая Маза. Южный склон. 19.06.02. Л.А. Серова.

Окрестности лагеря “Сосновый бор”. Степной склон. 8.05.02. Е.А. Архипова. Урочище “Таши”. Меловой склон, заповедная зона. Ю.В. Матусевич (!). Редкий вид. Отмечен в Хвалынском, Вольском, Красноармейском, Саратовском районах на степных склонах с чернозёмно-карбонатной почвой, меловых обнажениях. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

***Hyssopus cretaceus* Dubjan. – Иссоп меловой**

Урочище “Таши”. Южный склон меловой сопки, заповедная зона. Ю. В. Матусевич (!). Уязвимый вид. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988) и Красную книгу СССР (1984). Отмечен в Красноармейском, Вольском, Хвалынском районах на меловых, мергелистых субстратах. Полукустарник. Лимитирующие факторы: сбор лекарственного сырья.

***Nepeta ucranica* L. – Котовник украинский**

Арменские горы. Лес. 21.06.02. Л.А. Серова, Е.А. Архипова. Редкий вид. Отмечен изредка в Право- и Левобережье. Встречается на глинистых, реже карбонатных почвах. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

***Salvia nutans* L. – Шалфей поникающий**

При выезде на трассу. Полоса отчуждения. 19.06.02. Л.А. Серова. Урочище “Таши”. Известняковый степной склон, рекреационная зона. Ю. В. Матусевич (!). Редкий вид. Отмечен в Хвалынском, Вольском, Саратовском и некоторых других районах Правобережья на степных склонах, меловых обнажениях, опушках. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор на букеты, выпас скота, нарушение мест обитания.

***Fritillaria ruthenica* Wikstr. – Рябчик русский**

Лес по тропе “По Дну Древнего моря”. 4.05.02. Л.А. Серова (!).

Окрестности с. Апалиха. Опушка леса. 7.05.02. Е.А. Архипова (!).

Окрестности с. Сосновая Маза. Опушка леса. 7.05.02. М.А. Березуцкий. Урочище “Таши”. Лесная поляна, заповедная зона. Ю.В. Матусевич (!). Редкий вид. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988). Отмечается на остепнённых лугах, среди кустарников, на опушках и полянах, по каменистым и меловым склонам почти во всех Правобережных районах. Луковичный многолетник. Лимитирующие факторы: сбор на букеты.

***Paris quadrifolia* L. – Вороний глаз четырёхлиственный**

Овраг по пути к “Пещере Монаха” (1-й родник) 18.07.01. Л.А. Серова. Окрестности лагеря “Сосновый бор”. Лесной овраг. 8.05.02. Е.А. Архипова, М.А. Березуцкий. Редкий вид. Отмечается в северных и западных районах Пра-

вобережья по тенистым влажным лесам. Корневищный многолетник. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

***Tulipa Scherenkii* Rgl – Тюльпан Шренка**

Урочища “Таши”, “Бичева”. Степной склон, буферная зона. Ю. В. Матусевич (!!). Уязвимый вид. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988). Отмечается в ряде районов области на глинистых и карбонатных почвах. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор цветков и луковиц.

***Linum uscatanicum* Czern. – Лён украинский**

Окрестности с. Сосновая Маза. Южный склон холма. 19.06.02. Л.А. Серова. Арменские горы. Южный склон холма. Мел. 21.06.02. Л.А. Серова. Урочище “Таши”. Меловая гора, заповедная зона. Ю.В. Матусевич (!!). Редкий в Саратовской области вид. Отмечен в Хвалынском, Вольском и Красноармейском районах по меловым и известняковым склонам. Полукустарничек. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания, сбор на букеты.

***Cephalanthera rubra* (L.) Rich. – Пыльцеголовник красный**

Трасса Хвалынский – Саратов. Лес у дороги. 21.06.02. Л.А. Серова, А.П. Забалуев. Урочище “Таши”. Меловая гора, заповедная зона. Ю. В. Матусевич (!!). Редкий вид с дизъюнктивным ареалом. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988) и Красную книгу СССР (1984). Отмечается в Хвалынском, Вольском и Саратовском районах на карбонатной почве в хвойных, смешанных и лиственных лесах. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания, сбор на букеты.

***Cypripedium calceolus* L. – Венерин башмачок настоящий**

Лиственный лес в районе 10 квартала Сосново-Мазинского лесничества, зона лесохозяйственного значения. Ю.В Матусевич (!!). Редкий вид. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988) и Красную книгу СССР (1984). Встречается в Хвалынском, Вольском, Саратовском, Базарно-Карабулакском районах в лесах малочисленными группами. Корневищный многолетник. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания, сбор на букеты.

***Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess. – Дремлик темно-красный**

Урочище г. Богданиха. Сосновый лес, известняковый склон, рекреационная зона. Ю. В. Матусевич (!!). Редкий вид. Отмечается в Вольском, Хвалынском, Базарно-Карабулакском и Красноармейском районах в лесах. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: уничтожение мест обитания, сбор на букеты.

***Epipactis helleborine* (L.) Crantz – Дремлик зимовниковый**

Урочище “Таши”. Березовая роща, заповедная зона. Ю. В. Матусевич (!!). Редкий вид. Отмечен в Новобурасском, Аткарском, Хвалынском, Вольском, Базарно-Карабулакском районах в широколиственных лесах. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: уничтожение мест обитания.

***Paeonia tenuifolia* L. – Пион тонколиственный**

Окрестности с. Апалиха. Опушка в сосновых посадках. 7.05.02. Е.А. Архипова, Л.А. Серова. Редкий вид. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988) и Красную книгу СССР (1984). Отмечается в Вольском, Хвалынском, Калинин-

ском и других районах на лугах, опушках светлых лесов. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор на букеты, нарушение мест обитания.

***Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski – Овсец пустынный**

Барваринский заказник. Степной склон. 10.05. 02. Л.А. Серова. Редкий вид. Встречается спорадически в Правобережье. Для Хвалынского района в Красной Книге не указан. Обитает на каменистых и супесчаных почвах на склонах. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

***Koeleria sclerophylla* P. Smirn. – Тонконог (Келерия) жестколистный**

Урочища “Таши”, “Бичева”. Степной склон, буферная зона. Ю.В. Матусевич (!). Уязвимый вид. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988) и Красную книгу СССР (1984). Указывается для Хвалынского и Лысогорского районов на известняке. Плотнoderновинный многолетник. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

***Stipa pennata* L. – Ковыль перистый**

Окрестности лагеря “Сосновый бор”. Степной склон. 8.05.02. Е.А. Архипова. Окрестности лагеря “Сосновый бор”. Обочина дороги. 8.05.02. Е.А. Архипова. Окрестности с. Сосновая Маза. Степь. 19.06. 02. Е.А. Архипова. Окрестности с. Сосновая Маза. Полоса отчуждения. 19.06.02. Л.А. Серова. Арменские горы. Песчаный склон. 21.06.02. Л.А. Серова. Уязвимый вид. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988). Встречается в степных районах. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: выпас скота, нарушение мест обитания.

***Stipa pulcherrima* C. Koch. – Ковыль красивейший**

Окрестности с. Сосновая Маза. Южный склон. 19.06.02. Е.А. Архипова. Уязвимый вид. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988). Отмечается в Балашовском, Татищевском, Саратовском и некоторых других районах. Для Хвалынского района не указан. Луговые степи. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: выпас скота, нарушение мест обитания.

***Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch – Курчавка кустарниковая**

Урочище “Таши”. Глинистый овраг, буферная зона. Ю.В. Матусевич (!). Редкий вид. Отмечен в Хвалынском районе на мелах. Полукустарничек. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

***Orthilia secunda* (L.) House – Ортилия однобокая**

Окрестности с. Елховка. Сосновый лес. 7.05.02. М.А. Березуцкий. Редкий вид. Отмечается в Аткарском, Базарно-Карабулакском, Вольском, Хвалынском и других районах в хвойных, смешанных, широколиственных лесах. Вечнозеленый многолетник. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

***Adonis vernalis* L. – Адонис весенний**

Окрестности с. Апалиха. Степь. 7.05.02. Е.А. Архипова.

Окрестности с. Сосновая Маза. Степь. 19.06.02. Л.А. Серова. Урочище “Таши”. Задернованный лесостепной холм, рекреационная зона. Ю. В. Матусевич (!). Вид, подвергающийся опасности исчезновения. Отмечается в Вольском, Хвалынском, Аткарском и других районах на сухих склонах, опушках и полянах, на известняках. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор на букеты, сбор лекарственного сырья.

***Adonis wolgensis* Stev. – Адонис волжский**

Урочище "Таши". Стенной склон, буферная зона. Ю.В. Матусевич (!!). Вид с сокращающейся численностью. Встречается в Хвалынском, Вольском, Красноармейском, Саратовском и некоторых других районах в степях. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания, сбор на букеты.

***Pulsatilla patens* (L.) Mill. – Прострел раскрытый**

Окрестности с. Елховка. Сосновый лес. 7.05.02. М.А. Березуцкий. Урочище "Таши". Сосновый лес, рекреационная зона. Ю.В. Матусевич (!!). Редкий вид с сокращающейся численностью. Отмечается в Хвалынском, Аткарском, Саратовском и других районах в степях, на песках, на опушках, на известняковых склонах. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор на букеты, сбор лекарственного сырья.

***Ranunculus polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd. – Лютик многолистный**

Влажный луг по пути к болоту. 18.06.02. Е.А. Архипова, М.А. Березуцкий. Исчезающий вид. Указания на нахождение в Аткарском, Татищевском и других районах. На заболоченных лугах, на илистом субстрате. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

***Potentilla vulgarica* Juz. – Лапчатка волжская**

Окрестности с. Новая Яблонка. Склон холма. 21.06.02. А.П. Забалуев, Л.А. Серова. Урочище "Таши". Меловой склон среди реликтовых сосен, рекреационная зона. Ю.В. Матусевич (!!). Указан в Красной Книге РСФСР (1988) как исчезнувший вид. Обнаружен Л.П. Худяковой (1986) в Вольском и Хвалынском районах. Обитает на маломощной черноземно-карбонатной почве и меловых обнажениях. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

***Valeriana rossica* P. Smirn. – Валериана русская**

Урочище "Таши". Поляна в сосновом лесу, заповедная зона. Ю.В. Матусевич (!!). Отмечается в западных и центральных районах Правобережья на лесных полянах и опушках, в сильно разреженных остепненных лесах и на остепненных лугах. Для Хвалынского района не указывался. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор лекарственного сырья.

Литература

- Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.
 Красная книга Саратовской области. Растения, грибы, лишайники. Животные. Саратов, 1996. 264 с.
 Красная книга СССР. Т. 2. Растения. М., 1984. 480 с.
 Худякова Л.П. К характеристике фитоценозов с лапчаткой волжской – *Potentilla vulgarica* Juz. в Саратовской области // Интродукция, акклиматизация, охрана и рациональное использование растений. Куйбышев, 1986. С. 72-78.

УДК 581.9 (470.44)

ПРИУРОЧЕННОСТЬ ОХРАНЯЕМЫХ РАСТЕНИЙ ЗОНАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ БАЗАРНО-КАРАБУЛАКСКОГО И БАЛТАЙСКОГО РАЙОНОВ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ К МЕСТООБИТАНИЯМ

И.В. Шилова, В.И. Горин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Природа Саратовской области претерпевает существенные изменения под давлением хозяйственной деятельности человека. В интенсивном хозяйственном использовании находятся 82% территории области. От всей площади, ранее занятой степями, лишь 15-20% остались нераспаханными, но и их видовой состав изменяется под влиянием выпаса. Более сохранившимися являются сообщества лесов, но и они подвергаются нарастающей антропогенной нагрузке (Саратовские леса, 1998; Состояние..., 2001).

Поскольку исключить влияние хозяйственной деятельности человека на растительный мир не представляется возможным, необходима инвентаризация современного состояния растительности, основательное исследование флоры для оптимизации отношений человека и природы, сохранения природных ресурсов путем их научно обоснованного рационального использования (Тихомиров, 1997).

Нами проведено исследование флоры и зональной растительности двух административных районов Саратовской области – Базарно-Карабулакского и Балтайского, расположенных на Приволжской возвышенности в лесостепной и частично в степной зонах (Тарасов, 1977).

После сплошного обследования территории были выделены участки с наиболее сохранившейся зональной растительностью, где были проведены фитоценоотические описания согласно рекомендациям А.О. Тарасова (Полевая..., 1981). При этом учитывалось положение сообществ на рельефе, экспозиция, характер субстрата. Гранулометрический состав почв определялся общепринятым методом для полевых исследований (Полевая..., 1981). Общие для каждого сообщества ступени увлажнения определяли по методике Л.Г. Раменского (1956) с использованием компьютерной программы (Горин, 1997). Всего выполнено 140 описаний. Из них 92 – в лесных сообществах и 48 – в степных. Названия ассоциаций даны согласно доминантной классификации (Алехин, 1931).

Анализ флоры исследуемых сообществ с использованием «Красных книг»: СССР (1984), РСФСР (1988) и Саратовской области (1996) показал, что в ее состав входят 34 вида охраняемых растений (см. табл. 1). Всего же на исследуемой территории выявлено 79 подлежащих охране видов растений (Шилова, 2002).

Таблица 1. Перечень охраняемых растений зональных сообществ на территории
Базарно-Карабулакского и Балтайского районов

№	Виды	Территория, на которой вид охраняется	Кол-во описаний с видом	Тип растительности, к которому приурочен вид
1	2	3	4	5
1	<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	Сарат. обл.	6	степь
2	<i>Viola ambigua</i> Waldst. et Kit.	Сарат. обл.	5	степь
3	<i>Ephedra distachya</i> L.	Сарат. обл.	3	степь
4	<i>Gentiana pneumonanthe</i> L.	Сарат. обл.	2	степь
5	<i>Stipa dasyphylla</i> (Lindem.) Trautv.	Сарат. обл., РФ	1	степь
6	<i>Senecio schwetzwii</i> Korsh.	Сарат. обл.	1	степь
7	<i>Pulsatilla pratensis</i> (L.) Mill.	Сарат. обл., РФ, бывш. СССР	1	степь
8	<i>Hedysarum grandiflorum</i> Pall.	Сарат. обл., РФ	1	степь
9	<i>Dianthus volgicus</i> Juz.	Сарат. обл.	1	степь
10	<i>Cephalaria uralensis</i> (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult.	Сарат. обл.	1	степь
11	<i>Campanula persicifolia</i> L.	Сарат. обл.	54	лес
12	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	Сарат. обл.	15	лес
13	<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	Сарат. обл.	8	лес
14	<i>Primula macrocalyx</i> Bunge	Сарат. обл.	5	лес
15	<i>Paris quadrifolia</i> L.	Сарат. обл.	2	лес
16	<i>Campanula rapunculoides</i> L.	Сарат. обл.	2	лес
17	<i>Valeriana rossica</i> P.Smirn.	Сарат. обл.	2	лес
18	<i>Artemisia sericea</i> Web.	Сарат. обл.	2	лес
19	<i>Adenophora lilifolia</i> (L.) A.DC.	Сарат. обл.	2	лес
20	<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	Сарат. обл.	2	лес
21	<i>Gentiana cruciata</i> L.	Сарат. обл.	1	лес
22	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	Сарат. обл.	1	лес
23	<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	Сарат. обл.	1	лес
24	<i>Adonis wolgensis</i> Stev.	Сарат. обл.	1	лес
25	<i>Thymus marshallianus</i> Willd.	Сарат. обл.	48	степь, лес
26	<i>Stipa pennata</i> L.	Сарат. обл., РФ	37	степь, лес
27	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	Сарат. обл.	19	степь, лес
28	<i>Iris aphylla</i> L.	Сарат. обл.	14	степь, лес
29	<i>Myosotis popovii</i> Dobroc. z.	Сарат. обл.	11	степь, лес
30	<i>Artemisia armeniaca</i> Lam.	Сарат. обл.	11	степь, лес
31	<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	Сарат. обл.	11	степь, лес
32	<i>Poa transbaicalica</i> Roshev.	Сарат. обл.	10	степь, лес
33	<i>Adonis vernalis</i> L.	Сарат. обл.	9	степь, лес
34	<i>Inula oculus-christi</i> L.	Сарат. обл.	4	степь, лес

Сведения о частоте встречаемости видов охраняемых растений в зональных сообществах и приуроченности их к типам растительности приведены в таблице 1. Как видно из таблицы, больше половины (24) из них встречены в двух и более сообществах, что делает их сохранность более обнадеживающей. Остальные же приурочены к одному какому-то местообитанию. Это в условиях современного природопользования делает их весьма уязвимыми. Кроме того, одни виды имеют более или менее широкую экологическую амплитуду (их можно встретить как в степных, так и лесных фитоценозах), другие же, произрастающие либо в степных, либо в лесных ценозах - довольно узкую. Такие виды нуждаются в особо тщательной охране.

В таблице 2 приведена характеристика местообитаний, на которых отмечены виды охраняемых растений.

Из таблиц 1 и 2 видно, что одну группу составляют виды, встреченные лишь в степных сообществах. Их насчитывается 10. Все они обитают на световых и теневых склонах, причем в сообществах на теневых склонах охраняемых растений несколько больше. В плакорных сообществах таких видов не отмечено.

Перечень сообществ, в которых встречаются исследуемые растения, шире на световых склонах. В нашем случае он составил 7 против 4-х на теневых склонах. Это соотношение пропорционально числу ассоциаций на различных элементах рельефа. Так, на световых склонах отмечено 8 степных ассоциаций, на теневых - 6, на плакорах - лишь 3. Малое число степных сообществ на плакорах в первую очередь вызвано почти сплошной распашкой этих местообитаний, сопровождающейся уничтожением большей части площадей с естественной растительностью и обеднением оставшихся. Следствием этого является полное отсутствие в плакорных ассоциациях охраняемых растений как наиболее уязвимых.

Виды рассматриваемой группы предпочитают селиться в сообществах, имеющих общие ступени увлажнения местообитаний в пределах среднестепного. Почвы по гранулометрическому составу - супесчаные и песчаные.

Вторую группу составляют 14 видов охраняемых растений, встреченных лишь в лесных сообществах. К этой группе явно тяготеет *Iris aphylla*, отмеченный в 13 лесных и лишь в одном степном сообществе, примыкающем к лесу.

Виды этой группы обитают в ценозах на всех элементах рельефа: плакорных - 10, на склонах южной экспозиции - 8 и северной - 5 видов.

Лесные ассоциации более многочисленны на плакорах (17) и теневых склонах (15), а на световых они представлены меньшим числом (11). Соответственно этому число сообществ с видами охраняемых растений, приуроченных исключительно к лесным сообществам, больше на плакорах (16) и теневых склонах (15), а на световых их примерно в два раза меньше (7).

Общие ступени увлажнения местообитаний лесных сообществ на всех элементах рельефа находятся примерно в одних пределах: сухо- и свежелуговое - влажнолуговое. Почвы имеют гранулометрический состав от песчаного до суглинистого. Виды этой группы не зарегистрированы лишь на мергеле.

В третью группу охраняемых растений вошло 10 видов, встречающихся как в степных, так и в лесных фитоценозах. Тем не менее, одни из видов чаще встречаются в лесных, а другие в степных сообществах. Так, *Stipa pennata*, *Thymus marschallianus*, *Poa transbaicalica* имеют большую встречаемость в степных сообществах, а *Iris aphylla*, *Pulsatilla patens* и *Adonis vernalis* – в лесных. Виды третьей группы отмечены в сообществах на всех элементах рельефа: на световых склонах – 10, теневых – 7 и плакоре – 8 видов. Исключение составили вид *Inula oculus-christi*, найденный только на склонах южной экспозиции, *Pulsatilla patens* и *Iris aphylla*, зарегистрированные на плакоре и световых склонах, *Poa transbaicalica*, встреченный лишь на склонах.

Изменение количества редких видов третьей группы происходит параллельно изменению количества сообществ, приуроченных к разным элементам рельефа. Соответственно 17, 11 и 15 ассоциаций.

В сообществах с охраняемыми растениями третьей группы общие степени увлажнения местообитаний на склонах находятся в пределах среднестепное – сухо- и свежелуговое. На плакоре они «сдвинуты» в сторону более влажных: сухо- и свежелуговое – влажнолуговое. Гранулометрический состав почв охватывает весь спектр ступеней, зарегистрированных под зональными сообществами исследуемой территории.

Таблица 2. Распределение охраняемых растений по местообитаниям

Ассоциации	Гранулометрический состав почвы	Общие для ценозов ступени увлажнения	Перечень охраняемых растений*
1	2	3	4
Световой склон			
<i>Stipa capillata</i> + <i>Festuca rupicola</i>	Супесч.	44.	3-25-26-32-33-34
<i>Stipa capillata</i> + <i>Festuca rupicola</i>	Супесч.	45.	3-25-26-32-34
<i>Stipa capillata</i> + mh	Супесч.	43	25-26
<i>Stipa capillata</i> + mh	Супесч.	45.	1-2-3-25-26-32
<i>Stipa capillata</i> + mh	Супесч.	51.	2-25-26-28 -32-33-34
<i>Festuca beckeri</i> + <i>Koeleria sabuletorum</i>	Песч.	35.	7-26-31
<i>Festuca beckeri</i> + <i>Koeleria sabuletorum</i>	Песч.	45.	25-26
<i>Festuca rupicola</i>	Супесч.	45.	1-2-25-26-27
<i>Festuca rupicola</i>	Супесч.	48	26-27
<i>Festuca rupicola</i>	Супесч.	52.	25
<i>Festuca rupicola</i> + <i>Poa angustifolia</i>	Супесч.	44.	1-25
<i>Festuca rupicola</i> + <i>Poa angustifolia</i>	Супесч.	45	25

1	2	3	4
<i>Festuca rupicola</i> + <i>Poa angustifolia</i>	Камен. (Опока)	48.	25
<i>Festuca rupicola</i> + <i>Poa angustifolia</i>	Камен. (Опока)	51.	25
<i>Festuca valesiaca</i>	Камен. (Опока)	41.	5-25-26
<i>Festuca valesiaca</i>	Камен. (Опока)	44.	25-26
<i>Festuca valesiaca</i>	Суглин.	46.	25
<i>Festuca valesiaca</i>	Суглин.	49.	2-25-26
<i>Elytrigia repens</i>	Песч.	50.	1-25
<i>Poa angustifolia</i>	Камен. (Опока)	60.	27
<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Calamagrostis epigeios</i>	Песч.	63.	11-12-22-31
<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Carex supina</i>	Песч.	45.	26-31
<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Poa nemoralis</i>	Песч.	45.	26-28-31-32
<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Polygonum odoratum</i>	Песч.	59.	31
<i>Quercus robur</i> – <i>Brachypodium pinnatum</i>	Камен. (Опока)	58.	11-30
<i>Quercus robur</i> – <i>Bromopsis inermis</i>	Камен. (Опока)	58.	11-24-26-30-34
<i>Quercus robur</i> – <i>Calamagrostis epigeios</i>	Камен. (Опока)	58	11
<i>Quercus robur</i> – <i>Calamagrostis epigeios</i>	Супесч.	58.	11-12-16-25-26-28-29-30-31-33
<i>Quercus robur</i> – <i>Calamagrostis epigeios</i>	Суглин.	59	11-28-29-33
<i>Quercus robur</i> – <i>Calamagrostis epigeios</i>	Камен. (Опока)	59.	11-16-28-30
<i>Quercus robur</i> – <i>Calamagrostis epigeios</i>	Супесч.	65	10-14-18-25-27-30-32
<i>Quercus robur</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Суглин.	59.	11-28
<i>Quercus robur</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Суглин.	61	11-30-31
<i>Quercus robur</i> + <i>Acer platanoides</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Суглин.	62.	11

1	2	3	4
<i>Tilia cordata</i> + <i>Acer platanoides</i> – <i>Aegopodium podagraria</i>	Суглин.	58	27
<i>Tilia cordata</i> – <i>Carex pilosa</i>	Супесч.	71.	13
Плакор			
<i>Festuca beckeri</i> + <i>Koeleria sabuletorum</i>	Песч.	35.	26
<i>Festuca rupicola</i>	Камен. (Опока)	42.	25-26
<i>Festuca rupicola</i> + <i>Poa angustifolia</i>	Камен. (Опока)	49.	25
<i>Festuca rupicola</i> + <i>Poa angustifolia</i>	Суглин.	51.	25
<i>Festuca rupicola</i> + <i>Poa angustifolia</i>	Камен. (Опока)	52.	25
<i>Betula pendula</i> – <i>Brachypodium pinnatum</i>	Суглин.	58.	11-21-27
<i>Betula pendula</i> – <i>Poa pratensis</i>	Суглин.	64	29-30
<i>Betula pendula</i> – <i>Calamagrostis epigeios</i>	Камен. (Опока)	65	11-15-27
<i>Betula pendula</i> – <i>Poa pratensis</i>	Суглин.	69.	11-27-33
<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Carex supina</i>	Супесч.	45.	11-12-20-26-31
<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Calamagrostis epigeios</i>	Песч.	52	11-20-31
<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Супесч.	63.	11-12-28-31
<i>Populus tremula</i> – <i>Aegopodium podagraria</i>	Суглин.	65.	11
<i>Populus tremula</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Суглин.	63.	11
<i>Populus tremula</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Суглин.	63.	12
<i>Populus tremula</i> – <i>Poa pratensis</i>	Супесч.	63.	11
<i>Populus tremula</i> – <i>Poa pratensis</i>	Суглин.	65.	11-28
<i>Quercus robur</i> – <i>Brachypodium pinnatum</i>	Супесч.	65.	11-12

1	2	3	4
<i>Quercus robur</i> – <i>Brachypodium pinnatum</i>	Камен. (Опока)	65.	11-28
<i>Quercus robur</i> – <i>Calamagrostis epigeios</i>	Суглин.	49.	11-12-28
<i>Quercus robur</i> – <i>Calamagrostis epigeios</i>	Супесч.	58.	11-13-17-19-26-27-28-29-30-33
<i>Quercus robur</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Суглин.	59.	11-13
<i>Quercus robur</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Камен. (Опока)	63.	11-30
<i>Quercus robur</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Суглин.	65.	11-18-28-33
<i>Quercus robur</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Супесч.	69.	11-12-13-17-19-23-27-28-29
<i>Quercus robur</i> – <i>Poa pratensis</i>	Супесч.	63.	11
<i>Quercus robur</i> – <i>Poa pratensis</i>	Суглин.	65.	11-25-27
<i>Tilia cordata</i> – <i>Carex pilosa</i>	Супесч.	63.	11-12-13
<i>Tilia cordata</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Супесч.	63.	11-13
<i>Tilia cordata</i> – <i>Stellaria holostea</i>	Супесч.	63.	11-12
<i>Tilia cordata</i> + <i>Quercus robur</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Супесч.	65.	11
Теневой склон			
<i>Stipa capillata</i> + <i>Festuca valesiaca</i>	Мергель	41.	2-6-8-10-25-29
<i>Stipa capillata</i> + <i>Festuca valesiaca</i>	Камен. (Опока+мергель)	50.	25-26
<i>Stipa pennata</i> + <i>Helichrysum arenarium</i>	Песч.	42.	1-25-26
<i>Stipa pennata</i> + <i>Helichrysum arenarium</i>	Песч.	45	1-9-25-26
<i>Bromopsis riparia</i> + <i>Elytrigia repens</i> + mh	Супесч.	47.	25-26
<i>Bromopsis riparia</i> + <i>Elytrigia repens</i> + mh	Камен. (Опока)	63.	25
<i>Festuca rupicola</i>	Супесч.	45.	25-26-29-32
<i>Festuca rupicola</i>	Суглин.	45.	4-25-26-27-30-32
<i>Festuca rupicola</i>	Камен. (Опока+мергель)	55	25

1	2	3	4
<i>Festuca rupicola</i> + <i>Poa angustifolia</i>	Суглин.	45.	25
<i>Festuca rupicola</i> + <i>Poa angustifolia</i>	Супесч.	56	25-33
<i>Festuca rupicola</i> + <i>Poa angustifolia</i>	Супесч.	59.	25-26
<i>Poa angustifolia</i>	Суглин.	58.	4-25-27-29-30
<i>Poa angustifolia</i>	Суглин.	68.	25-27
<i>Betula pendula</i> + <i>Tilia cordata</i> – <i>Carex digitata</i> + <i>Lathyrus vernus</i>	Опока	57.	11
<i>Betula pendula</i> – <i>Calamagrostis epigeios</i>	Супесч.	63	11-12-29
<i>Betula pendula</i> + <i>Populus tremula</i> – <i>Poa nemoralis</i>	Супесч.	63	27-29
<i>Betula pendula</i> – <i>Poa angustifolia</i>	Супесч.	68	27
<i>Populus tremula</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Суглин.	68	12
<i>Quercus robur</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Суглин.	47.	11-13
<i>Quercus robur</i> + <i>Acer platanoides</i> + <i>Tilia cordata</i> – <i>Convallaria majalis</i> + <i>Carex rhizina</i>	Суглин.	64.	11
<i>Quercus robur</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Суглин.	69.	11
<i>Quercus robur</i> + <i>Tilia cordata</i> – <i>Galium aparine</i>	Суглин.	70.	14
<i>Quercus robur</i> + <i>Tilia cordata</i> – <i>Primula macrocalyx</i>	Суглин.	71.	14
<i>Tilia cordata</i> – <i>Poa nemoralis</i>	Суглин.	58.	11-13-14-29-33
<i>Tilia cordata</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Супесч.	65	12
<i>Tilia cordata nudum</i>	Супесч.	69	14
<i>Tilia cordata</i> + <i>Betula pendula</i> – <i>Carex rhizina</i> + <i>Convallaria majalis</i>	Суглин.	70	15
<i>Tilia cordata</i> – <i>Aegopodium podagraria</i>	Суглин.	71.	11

1	2	3	4
<i>Tilia cordata</i> – <i>Convallaria majalis</i>	Супесч.	71	11-27
<i>Tilia cordata</i> – <i>Stellaria holostea</i>	Суглин.	71.	11-12

Примечание: * - для экономии места названия охраняемых растений заменены номерами, которые соответствуют номерам видов в таблице 1. 1-10 – виды степных ассоциаций; 11-24 – виды лесных сообществ; 25-34 – виды встречающиеся как в степных, так и лесных ценозах.

Как отмечалось выше, наиболее уязвимыми являются виды, тесно связанные с определенными местообитаниями, либо – с ограниченным числом ассоциаций. Анализ результатов исследований показал, что к наиболее уязвимым видам растений зональных сообществ саратовской лесостепи следует отнести: *Antennaria dioica*, *Artemisia sericea*, *Senecio schwetzwowii*, *Botrychium lunaria*, *Adenophora lilifolia*, *Campanula rapunculoides*, *Cephalaria uralensis*, *Ephedra distachya*, *Hedysarum grandiflorum*, *Gentiana cruciata*, *Stipa dasyphylla*, *Orthilia secunda*, *Adonis wolgensis*, *Pulsatilla pratensis*, *Paris quadrifolia*, *Valeriana rossica*.

Литература

Алехин В.В. Русские степи и методы исследования их растительного покрова // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1931. Т.40. Вып. 3-4. С.285-374.

Горин В.И. Электронный справочник "Экологические шкалы Л.Г. Раменского" // Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях. Сборник научных трудов. СПб, 1997. С. 18-20

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные. Саратов, 1996. 264 с.

Красная книга СССР. Т.2. Растения. М., 1984. 480 с.

Полесная практика по экологической ботанике /Ред. А.О. Тарасов. Саратов, 1981. 90 с.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Саратовские леса: 200 лет Лесному департаменту России. Саратов, 1998. 176 с.

Состояние окружающей среды и природных ресурсов Саратовской области в 2000 году. Саратов, 2001. 160 с.

Тарасов А.О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области. Саратов, 1977. 21 с.

Тихомиров В.Н. Ближайшие задачи и перспективы в исследовании среднерусской флоры // Флора и растительность Средней России. Матер. совещ. Орел, 1997. С. 3 – 5.

Шилова И.В. Флора и характерные черты растительности лесостепной части Саратовской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2002. 20 с.

УДК 581.9 (470.44)

К ВОПРОСУ ИЗУЧЕНИЯ И ОХРАНЫ РЕДКИХ, ИСЧЕЗАЮЩИХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ БАЗАРНО - КАРАБУЛАКСКОГО РАЙОНА САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Т.Б. Решетникова, А.С. Капин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Важнейшей проблемой современности является сохранение биологического разнообразия и экологического равновесия. Одним из механизмов этого может быть естественная регуляция баланса через разветвленную систему особо охраняемых природных территорий. Для охраны редких, исчезающих видов растений каждая область выделяет заповедные участки. На территории Базарно-Карабулакского района Саратовской области имеется сеть особо охраняемых природных территорий: заказник "Алексеевские дачи" и 7 памятников природы (Решение..., 1991). Являясь местом естественного произрастания редких видов, все охраняемые территории района должны способствовать сохранению этих видов. Однако, эти охраняемые участки и прилежащие к ним биотопы подвержены нередко чрезмерному антропогенному влиянию (неумеренный выпас скота, вырубка древесных пород, прокладка дорог, а порой и распахка). Особенно это влияние отражается на экотонных сообществах, представляющих собой пока ещё сохранившиеся разнотравные луговые степи. Страдают от вытаптывания растительные сообщества, расположенные в оврагах, имеющих на днище водотоки. Для восстановления экологического равновесия важно выявить такие заповедные участки, где произрастает наибольшее число редких видов растений, занесенных в Красные книги, тщательно их исследовать и определить оптимальные пути сохранения исчезающих видов. Большое внимание в таких исследованиях уделяется инвентаризации флоры уже имеющихся особо охраняемых природных территорий с прилегающими к ним участками.

На территории заказника "Алексеевские дачи" в окрестностях села Алексеевка Базарно-Карабулакского района нами в конце мая 2002 г. были исследованы некоторые экотонные сообщества и овраги, являющиеся резерватами редких, исчезающих растений природной флоры Саратовской области.

Базарно-Карабулакский район находится в северной части Правобережья Саратовской области и характеризуется сильно расчлененным холмистовувалистым рельефом, на котором сильно развиты эрозионные процессы (Наумов, 1970). Климат изученной территории континентальный, с возрастанием этого показателя с севера на юг. Продолжительность вегетационного периода 142-145 дней. Среднегодовое количество осадков 400-450 мм. Среднегодовая

температура 3,4° С. В районе исследования господствующим является черноземный тип почвообразования (Шилова, 2002).

Природно-климатические условия Базарно-Карабулакского района влияют на характер растительного покрова. Большая часть района находится в зоне лесостепи, а южная — в степной зоне. Зональными типами растительности лесостепной зоны являются широколиственные леса и луговые степи. Зональные фитоценозы луговых степей представлены разнотравно-пырейно-прибрежнокостровой, разнотравно-тырсовой и разнотравно-перистоковыльной группами ассоциаций (Тарасов, 1977). Экотонные сообщества на территории заказника "Алексеевские дачи", представленные, в основном, вышеперечисленными группами ассоциаций, явились объектом нашего изучения. Нами были исследованы также несколько лесных оврагов, на которых произрастают редкие виды.

В результате флористических изысканий нами отмечено 25 редких видов, занесенных в Красную книгу Саратовской области (1996), относящихся к 15 семействам (таблица). Выявлены особенности местообитаний, на которых произрастают редкие виды. Учитывалась также частота и характер встречаемости этих видов в различных фитоценозах.

Список видов, занесенных в Красную книгу

№ п/п	Семейство	Вид	Характер и частота встречаемости
1	2	3	4
1.	Athyriaceae	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth.	Единично, очень редко
2.	Onocleaceae	<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	Единично, очень редко
3.	Asteraceae	<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	Группами, редко
4.	- // -	<i>Centaurea marschalliana</i> Spreng.	Группами, редко
5.	- // -	<i>Jurinea polyclonos</i> (L.) DC.	Группами, редко
6.	- // -	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	Рассеянно, редко
7.	Boraginaceae	<i>Myosotis popovii</i> Dobrocz.	Рассеянно, редко
8.	- // -	<i>Onosma volgensis</i> Dobrocz.	Единично, очень редко
9.	Campanulaceae	<i>Campanula persicifolia</i> L.	Группами, редко
10.	Fabaceae	<i>Hedysarum grandiflorum</i> Pall.	Группами, очень редко
11.	Iridaceae	<i>Iris aphylla</i> L.	Единично, очень редко
12.	Lamiaceae	<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	Рассеянно, редко
13.	Liliaceae	<i>Fritillaria ruthenica</i> Wikstr.	Группами, редко
14.	- // -	<i>Paris quadrifolia</i> L.	Единично, очень редко

1	2	3	4
15.	Orchidaceae	<i>Cypripedium calceolus</i> L.	Единично, очень редко
16.	- // -	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	Единично, очень редко
17.	- // -	<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	Единично, очень редко
18.	Poaceae	<i>Stipa pennata</i> L.	Рассеянно, редко
19.	- // -	<i>Stipa tirsa</i> Stev.	Группами, редко
20.	Polygonaceae	<i>Polygonum bistorta</i> L.	Единично, изредка
21.	Ranunculaceae	<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	Группами, редко
22.	- // -	<i>Pulsatilla pratensis</i> (L.) Mill.	Единично, изредка
23.	- // -	<i>Trollius europaeus</i> L.	Единично, изредка
24.	Valerianaceae	<i>Valeriana rossica</i> P. Smirn.	Единично, изредка
25.	Violaceae	<i>Viola ambigua</i> Waldst. et Kit.	Рассеянно, редко

Как видно из таблицы, большинство редких видов встречается единично и очень редко, т.е. в 1-2 фитоценозах. Это виды семейства *Orchidaceae*, *Iris aphilla*, *Paris quadrifolia* и папоротники. Они отмечены лишь на склонах лесных урочищ. *Onosma volgensis* встречена только на примыкающих к лесам степных участках. Другая группа видов встречается также единично или небольшими группами в различных лесных и экотонных сообществах. Например, *Trollius europaeus* произрастает на полянах и в разреженных лесах. Третья группа видов в несколько большем количестве встречается рассеянно, но только на открытых экотонных сообществах, например, *Stipa pennata*. Выявленные виды 1-й и 2-й группы наиболее уязвимы, т.к. встречаются в небольшом обилии, и поэтому нуждаются в первоочередной охране. На фитоценозы, в которых произрастают виды всех групп, должно быть снижено антропогенное воздействие.

Проведенное геоботаническое описание фитоценоза с популяцией редкого вида *Cypripedium calceolus* L. в одном из лесных урочищ с водотоком в окрестностях села Алексеевка выявило, что популяция *Cypripedium calceolus* произрастает в хвощово-снытево-ландышево-бересклетовом кленовнике (*Acer tataricum* + *A. platanoides* - *Euonymus verrucosa* - *Convallaria mayalis* + *Aegopodium podagraria* + *Equisetum hyemale* + *E. sylvaticum*). Из древесных форм в небольшом обилии произрастают *Ulmus glabra*, *Corylus avellana*, *Rhamnus cathartica*. По склонам и по берегам ручья произрастают в травяном ярусе виды: *Platanthera bifolia*, *Carex contigua*, *Melica picta*, *Pulmonaria mollis*, *Geranium robertianum*, *Laser trilobum*, *Viola hirta*, *Astragalus glycyphyllos*, *Lathyrus vernus*, *Actaea spicata*, *Pyrethrum corymbosum*, *Tussilago farfara* и др. Популяция находится в хорошем состоянии и занимает примерно 100 кв. м. Она насчитывала около 100 экземпляров в полном цветении и несколько экземпляров в вегетативном состоянии. Эта популяция может исчезнуть, если не принять срочные меры по ее охране. Вблизи этого места проходит лесная дорога, а устье этого оврага, находящееся

в нескольких десятках метров от популяции *Cypripedium calceolus*, а также экотонные и степные сообщества вблизи оврага, служат местом выпаса и водопоя скота. Поэтому рациональными мероприятиями по охране этого уникального растительного комплекса мы считаем следующие (соглашаясь с И.В. Шиловой (2002): изменить профиль заказника, превратив его из охотничьего в ландшафтный с особым заповедным режимом этой территории.

Литература

Красная книга Саратовской области. Растения, грибы, лишайники. Животные. Саратов, 1996. 264с.

Наумов С.В. Водная эрозия почв в Саратовской области. Саратов, 1970. 128 с.

Решение Саратовского облисполкома "Об утверждении перечня государственных памятников природы местного значения" от 27.12.91. № 328.

Тарасов А.О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области. Саратов, 1977. 24 с.

Шилова И.В. Флора и характерные черты растительности лесостепной части Саратовской области. Автореф. дис... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2002. 20 с.

УДК 633.88:581.9 (470.44)

РЕСУРСЫ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ ПУГАЧЕВСКОГО РАЙОНА САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А.П. Забалуев

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Изучение ресурсов лекарственных растений является насущной проблемой сегодняшнего дня. Их рациональное использование и охрана невозможны без современных специальных исследований. На основании таких исследований можно планировать заготовку лекарственных растений, давать научно-обоснованные рекомендации по их охране (Атлас..., 1982).

Сотрудниками кафедры ботаники и экологии закончены работы по изучению запасов лекарственных растений Правобережья Саратовской области. (Забалуев, 2000) В настоящее время началось исследование Левобережья области. Одним из наиболее перспективных в ресурсном отношении является Пугачевский район. Информация о флоре и ресурсах лекарственных растений данного района в литературе отсутствует.

Площадь Пугачёвского района - 390,6 тыс. га. Территория района располагается в северной части Левобережья Саратовской области. Район имеет характерную для Саратовского Заволжья волнистую поверхность. Водораздельные возвышенности, называемые здесь сыртами, расчленены широкими речными долинами и их разветвлениями – балками. Долина реки Большой Иргиз разделяет район в геоморфологическом отношении на две части. К северу от

реки Большой Иргиз сырты изрезаны сравнительно глубокими, сильно ветвящимися долами, сглаживающимися к западу по направлению к Волге. Южная часть района характеризуется более спокойным рельефом, полого спускающимся к северу и расчленённым системами очень пологих долов (Куприянов, 1973).

Территория Пугачевского района характеризуется засушливым климатом и располагается в зоне разнотравно-ковыльных степей. Растительный покров Пугачёвского района однообразный на первый взгляд, представляет собой сложную картину, вырабатывающуюся под влиянием своеобразных физико-географических условий, геологического строения, гидрологического и гидро-геологического режимов, почвенного покрова, рельефа и климата (Тарасов, 1977). Естественная травянистая растительность сохранилась на ограниченной территории. Большая часть распахана и занята сельскохозяйственными угодьями.

При изучении систематического состава лекарственных растений нами использовались работы: В.П. Махлаюка (1967), Лекарственные... (1975), при определении их запасов - методические рекомендации, изложенные в работах И.А. Крыловой, А.И. Шретер (1971); Н.А. Борисовой, В.Д. Токаревой, М.А. Кузнецовой (1982).

В результате проведенных работ на обследованной территории было выявлено 230 видов лекарственных растений, которые применяются как в научной (105 видов), так и в народной медицине.

Результаты систематического анализа лекарственных растений Пугачёвского района представлены в таблице 1. Первое место по количеству видов занимает семейство *Asteraceae*. Второе место - семейство *Rosaceae*, третье - семейство *Fabaceae*. Кроме того, хорошо представлены семейства *Lamiaceae*, *Brassicaceae* и *Ranunculaceae*.

Наибольшее число лекарственных растений в районе - травы; на их долю приходится 197 видов, что составляет 85,6 %. Среди них большая часть - многолетники (144 вида, 62,6%). Однолетников насчитывается 35 видов (15,2%), двулетников - 18 видов (8%). Кустарников - 17 видов (7,4%), деревьев - 16 видов (7%).

В Пугачёвском районе были изучены ресурсы 10 видов лекарственных растений (табл.2). Ресурсы их сильно различаются. Некоторые виды широко распространены и многочисленны, у других - при широком распространении численность невелика, третьи - встречаются редко и в небольшом количестве. В связи с этим лекарственные растения нами условно были разделены на 3 ресурсные группы.

1) Виды, запасы которых имеют промысловое значение. Они доминируют в растительных сообществах, образуют большие площади и высокоурожайные заросли. Запасы большинства из них достаточны для проведения организованной заготовки. В эту группу включены следующие растения:

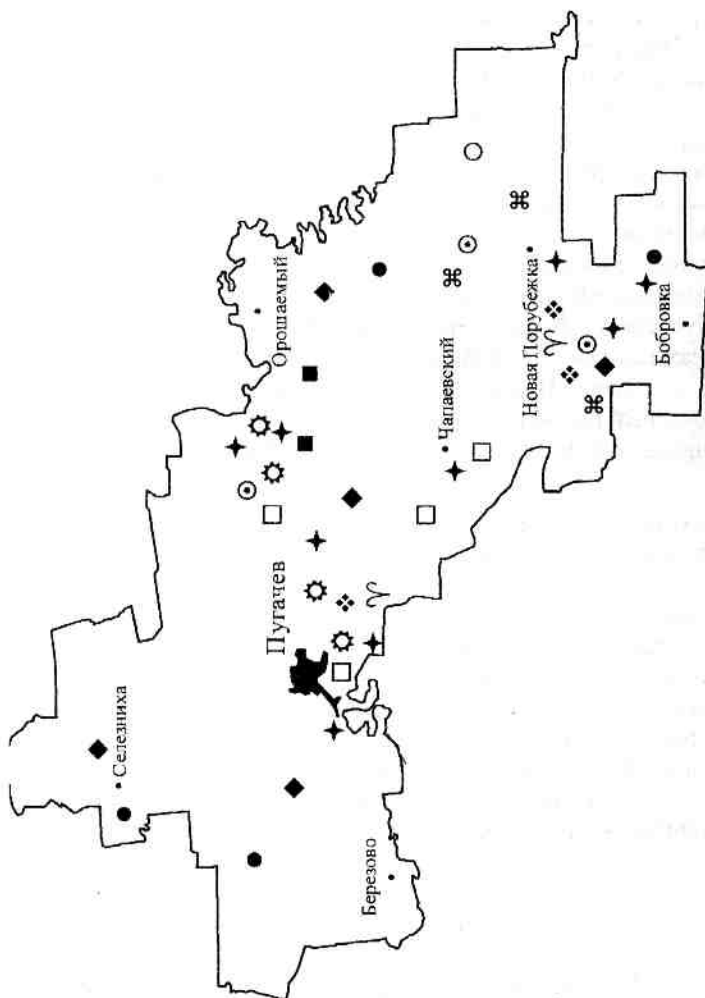
- крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), наиболее обширные (500 м² и более) местонахождения которой установлены нами в окрестностях с. Любичское,

Таблица 1. Ведущие семейства лекарственных растений во флоре Пугачёвского района

№ № п/п	Название семейства	Роды		Виды	
		Общее количество родов	Количество родов, %	Общее число ви- дов	Число видов, %
1.	Asteraceae	19	11	30	13
2.	Rosaceae	15	8,6	22	9,6
3.	Fabaceae	11	6,3	18	7,9
4.	Lamiaceae	14	8	17	7,4
5.	Brassicaceae	12	7	13	5,6
6.	Ranunculaceae	9	5,2	10	4,4

Таблица 2 . Запасы сырья лекарственных растений, выявленных на территории Пугачевского района

Исследуемые виды	Урожайность, г/м ²	Площадь, м ²	Эксплуата- ционный за- пас, кг	Период очередности заготовок (число лет)	
				эксплуа- тация	Восстанов- ление
1. <i>Achillea millefolium</i> L.	66,5±2,0	5830	42,93	1	2-3
2. <i>Berteroa incana</i> (L.) D.C.	110,6±2,4	1150	15,98	1	4-5
3. <i>Capsella bursa-pastoris</i> Medic.	32,0±0,3	470	1,28	1	5
4.. <i>Convallaria majalis</i> L.	37,0±1	36704,5	13000	1	5
5. <i>Chelidonium majus</i> L.	171±1,5	216200	36400	1	4
6. <i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	25,2±1,7	2950	16,24	1	4-5
7. <i>Rosa cinnamomea</i> L.	64,45±3,05	5450	52,104	ежегодно	ежегодно
8. <i>Tanacetum vulgare</i> L.	70,89±3,19	3550	25,27	1	2-3
9. <i>Tussilago farfara</i> L.	320±2,5	170	4,02	1	5
10. <i>Urtica dioica</i> L.	288,35±2,55	5250	175,395	1	2-3



Карта-схема Пугачевского района с указанием ресурсов лекарственных растений

по берегам реки М. Чалыкла и оврагам, а также в окрестностях бывшего села Новая Ивановка;

- ландыш майский (*Convallaria majalis* L.) обнаружен в Пугачевском лесничестве в кварталах №№ 1, 4-6, 18-20, 23, 24, 27-40, 42, 49, 50, 59, 62, 64, 68-70;

- чистотел большой (*Chelidonium majus* L.), выявлен в Пугачёвском лесничестве в кварталах №№ 2, 3, 5, 6, 14-16, 20-22, 27-31, 33, 37, 38, 35, 40-44, 46, 47, 50-59, 61, 63, 69, 70.

2) Вторую группу составляют растения, не имеющие достаточной сырьевой базы, их запасы ограничены:

- шиповник коричный (*Rosa cinnamomea* L.), отмеченный нами в пойме реки М. Чалыклы в окрестностях с. Клиновки, в правобережье и левобережье реки М. Чалыклы, в окрестностях с. Любичского, в пойме реки М. Чалыклы между с. Любичским и с. Н. Ивановка, в окрестностях с. Н. Ивановка;

- тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.) отмечен в окрестностях лагеря «Юность» г. Пугачева и лагеря им. Чапаева у с. Преображенка на лугу, у з/с Чапаевский, вдоль дороги на с. Лагушиха;

- пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.), обнаружена в пойме р. Б. Иргиз около г. Пугачева, в окрестностях с. Любичского, с. Преображенка и с. Селезниха у лагеря «Юность».

3) К третьей группе относятся растения, практически не обладающие сырьевой базой и непригодные для заготовки:

- пустырник пятилопастной (*Leonurus quinquelobatus* Gilib.), отмеченный в окрестностях с. Рахмановки и с. Любичского, на пустырях, а также в окрестностях с. Карловки и с. Новой Ивановки на склонах оврагов;

- икотник серо-зеленый (*Berteroa incana* (L.) D.C.), зарегистрированный в окрестностях с. Клиновки, около дороги, а также на лугу между с. Карловка и с. Любичское;

- пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris* Medic.), встречаемая в окрестностях г. Пугачева вдоль дороги на дачи и окрестностях с. Клиновка на пустыре.

К этой группе можно также отнести мать-и-мачеху (*Tussilago farfara* L.), которая была отмечена только в одном месте – в пойме реки М. Чалыкла в овраге, расположенном в окрестностях с. Любичского.

Кроме изученных (ресурсных) растений охране подлежат некоторые другие лекарственные растения района: кубышка желтая (*Nuphar luteum* L.), кувшинка белая (*Nymphaea alba* L.), адонис весенний (*Adonis vernalis* L.), гусиный лук желтый (*Gagea lutea* L.). Они встречаются в отдельных местах и в таком незначительном количестве, которое не может гарантировать их сохранность.

Литература

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1983. 340 с.

Борисова Н.А., Токарева В.Д., Кузнецов М.А. Изучение ресурсов лекарственного растительного сырья для организации их рационального использования и охраны. М., 1982. 324 с.

Забалуев А.П. Ресурсы лекарственных растений Саратовской области. Саратов, 2000. 144 с.

Крылова И.Л., Шретер А.И. Методические указания по изучению запасов дикорастущих лекарственных растений. М., 1974. 254 с.

Куприянов А.С. География Саратовской области. Саратов, 1973. 125 с.

Лекарственные растения в научной и народной медицине. Саратов, 1975. 382 с.

Махлаюк В.П. Лекарственные растения в народной медицине. Саратов, 1967. 560 с.

Тарасов А.О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области. Саратов, 1977. 21 с.

ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 630X17:582.475.4:630X181.28 (470.44)

ОПЫТ ИНТРОДУКЦИИ *PINUS PONDEROSA* DOUGL. В ДЕНДРАРИИ НИИСХ ЮГО-ВОСТОКА

С.В. Арестова, Е.А. Арестова

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока

Родина *Pinus ponderosa* Dougl. (сосны желтой или тяжелой) – флористическая область Скалистых Гор Северной Америки. Образует чистые леса или растет в смешанных, как с хвойными, так и с широколиственными породами. Это очень декоративное дерево с ценной в промышленном значении древесиной.

В Европу вид был интродуцирован в 1827 году, в Россию – в 1837 году (Деревья и кустарники, 1949). В условиях интродукции вид недостаточно изучен. Существуют противоречивые взгляды на требования к экологическим условиям. В.М. Пеньковский (1901) указывает, что порода «любит плодородную почву и влажный воздух, ... засуха ей тоже вредна». Другие считают, что она засухоустойчива, плохо переносит влажный климат и сильно влажные почвы, хорошо растет на песчаных и каменистых почвах (Деревья и кустарники, 1949). В условиях Черноморского побережья и Северного Кавказа засухоустойчива и вполне зимостойка (Середин, Ремизова, 1971; Григорьев, 1986; Истратова, Карпун, 1994). Растет в Киеве и Минске. Но все авторы отмечают, что вид страдает от поздних весенних заморозков, пригоден к разведению только на юге и далеко к северу продвинут быть не может.

В дендрарии НИИСХ Юго-Востока вид интродуцирован в ходе ступенчатой акклиматизации из Камышинского дендрария Волгоградской области. Семена были получены весной 1976 года, масса 1000 штук – 35,28 г. Перед посевом они замачивались в воде и выдерживались на солнечном обогреве до наклеивания. Посев в питомник производился проросшими семенами, единичные всходы появились через 5-10 дней, массовые – через 3-5 дней после единичных. Следует отметить что образцы, полученные в апреле и высеванные в первой декаде мая, быстрее всходили и отличались более дружными всходами по сравнению с образцами более поздних сроков посева. Наши опыты не подтверждают имеющиеся в литературе данные о том, что после весеннего посева всходы появляются только в августе (Пеньковский, 1901).

На постоянное место в экспозицию высаживались двухлетние сеянцы весной 1978 года. Почвы участка – чернозем обыкновенный среднесуглинистый. Агротехника выращивания – общепринятая.

В настоящее время в дендрарии произрастает 19 экземпляров. В 24 года они достигают высоты 8,5 м, диаметров у основания 28,5 см, таксационного – 23,0 см. Имеют хорошо развитую мощную широкопирамидальную крону. Наблюдается отмирание нижних ветвей. Хвоя жесткая, густая, слегка изогнутая, длиной $15,1 \pm 0,14$ см, расположена в 45% случаев по две хвоинки в пучке, в 55% случаев – по три. Шишки косо стоячие, на коротких черешках, в мутовках по 3–

6 штук. Средняя масса шишки $55,4 \pm 1,84$ г, длина $8,7 \pm 0,26$ см, ширина в закрытом виде $4,4 \pm 0,13$ см, в открытом – $6,7 \pm 0,09$ см. В шишке насчитывается от 84 до 108 штук нормально развитых семян. Семена крупные, немного сплюснутые; длина $7,0 \pm 0,17$ мм, ширина $4,4 \pm 0,11$ мм, толщина $3,4 \pm 0,12$ мм. Крыло имеет длину $19,6 \pm 0,42$ мм и ширину $8,4 \pm 0,2$ мм. Масса 1000 штук семян $34,98 \pm 0,12$ г, причем масса крылышек может составлять до 13% к массе чистых семян. Выход чистых семян из шишек – 7,0%.

Следует отметить, что в семенах резко выделяются по цвету две фракции: темные и светлые. Выявлено, что они также отличаются по массе и всхожести. Масса 1000 штук темных семян – 36,5 г, светлых – 31,1 г. У темных – больше пустых семян, чем у светлых: 71,0% против 53,5% и, соответственно, меньше показатель лабораторной всхожести – 19,5% против 31,5%. Приведенные результаты достоверны на доверительном уровне 95%.

Сравнительный анализ показал, что по морфометрическим параметрам шишки и семена укладываются в пределы, характерные для вида в естественном ареале. Показатели качества семян выше, чем приведенные в литературе для различных пунктов интродукции (Подгорный, Смирнова, 1984; Калущкий и др., 1986.)

В период наблюдений растения проходили все фазы фенологического развития, смена природно-климатических условий не вызвали изменений в сезонной ритмике. Вегетация начиналась в третьей декаде апреля – первой декаде мая, пыление отмечалось во второй половине мая и продолжалось 10 – 15 дней, шишки начинали раскрываться в начале сентября. Плодоношение регулярное, периодичность не установлена.

Для определения соответствия биологических потребностей интродукента и новых экологических условий проводилась интегральная оценка жизнеспособности. Учитывались семь биоэкологических показателей: сохранение жизненной формы, зимостойкость, степень ежегодного одревеснения побегов, побегообразовательная способность, прирост в высоту, способность к генеративному развитию, способ размножения в районе интродукции (Лапин, Сиднева, 1973). Данный вид сохраняет присущую ему на родине жизненную форму, растет в виде дерева, но в аридных условиях Саратовской области имеет пониженную группу роста. Однолетние побеги полностью одревесневают за вегетационный период и не обмерзают в течение зимы. Побегообразовательная способность средняя, наблюдается ежегодный прирост в высоту. Растения регулярно плодоносят и образуют вызревшие семена, самосева не обнаружено. Суммарный показатель жизнеспособности составляет 95 баллов.

Учитывая репродукционную способность вида, количественные показатели семеношения, величину биологического потенциала и степень адаптации в новых условиях произрастания, можно сделать вывод, что *Pinus ponderosa* является вполне перспективным видом для региона и может быть рекомендована для широкого внедрения с целью обогащения местной дендрофлоры. Экземпляры, произрастающие в коллекции дендрария НИИСХ Юго-Востока, могут быть использованы в качестве маточных растений для дальнейшей интродукции

Литература

- Григорьев А.Г. Биозкологические особенности голосеменных, интродуцированных в Северный Крым // Бюл. Гл. ботан. сада. 1986. Вып. 143. С. 3-8.
- Деревья и кустарники СССР. – М. Л., 1949. Т. 1. С. 183-220.
- Истратова О.Т., Карпун Ю.Н. Род сосна // Итоги и перспективы интродукции древесных растений в России. Сочи, 1994. Вып. 2. С. 106-108.
- Калуцкий К.К., Болотов Н.А., Михайленко Д.М. Древесные экзоты и их насаждения. М., 1984. С. 84-86.
- Лапин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М., 1973. С. 6-13.
- Мамаев С.А., Яценко В.М. Интродукция хвойных из рода *Pinus* на Урал // Интродукция и селекция растений на Урале. Свердловск, 1967. Вып. 54. С. 127-130.
- Пеньковский В.М. Деревья и кустарники. Ч. 1. Херсон, 1901. С. 87.
- Подгорный Ю.К., Смирнова Н.Г. Качество семян видов сосны, интродуцированных в Крыму // Бюл. Гл. ботан. сада. 1984. Вып. 131. С. 33-39.
- Середин Р.М., Ремизова Г.К. Деревья и кустарники района Кавказских минеральных вод // Бюл. Гл. ботан. сада. 1971. Вып. 76. С. 19-26.

УДК 630.17:582.973:630x232.31 (470.44)

ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *VIBURNUM* L.

С.В. Арестова, И.В. Антонова

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока

Одним из определяющих факторов успешности интродукции является вступление растений в фазу генеративного развития. Изучение особенностей цветения и плодоношения в новых экологических условиях позволяет судить о степени адаптации и перспективности экзотов.

В данной статье приведены результаты исследования трех видов из различных флористических районов:

- *Viburnum opulus* L. - аборигенный вид нашего региона;
- *Viburnum sargentii* Koesch – интродуцент из Восточной Сибири, Дальнего Востока, Кореи, Японии;
- *Viburnum lantana* L. - интродуцент из средней и южной Европы, Малой Азии, Кавказа.

Изучаемые нами растения произрастают в дендрарии НИИСХ Юго-Востока, представлены кустарниками высотой от 3,5 м до 5,0 м, вступившими в фазу генеративного развития.

Фенология цветения и плодоношения данных растений имеет некоторые особенности. Виды *V. opulus* и *V. sargentii* близки между собой по срокам цве-

тения (третья декада мая - первая декада июня) и плодоношения (третья декада июля - первая декада сентября). Однако у *V. opulus* фаза цветения протекает на 5-6 дней раньше, а созревание плодов на 6 дней позже, чем у *V. sargentii*. *V. lantana* цветет и плодоносит в более ранние сроки по сравнению с предыдущими видами: время цветения - первая - вторая декады мая, плодоношения - конец июля - третья декада августа.

При исследовании особенностей генеративного развития растений представляет интерес изучение строения соцветий. Зонтиковидный тип соцветия с 6-8 осями первого порядка является общим признаком видов рода *Viburnum*. Различия морфологических признаков зависят от таксономической принадлежности вида внутри рода. *V. opulus* и *V. sargentii*, относящиеся к секции *Opulus* DC. Porods, имеют соцветия в виде рыхлой зонтиковидной метелки с 6-7 основными осями, разветвленными в верхней части, со стерильными краевыми цветками, количество которых составляет от 5% до 14% от общего количества цветков в соцветии. У *V. lantana* из секции *Lantana* Spach соцветия щитковидно-зонтиковидные, плотные, многоцветковые, с 7 осями первого порядка; все цветки фертильные, расположены на осях третьего - четвертого порядков. Для выявления особенностей строения соцветий в зависимости от их расположения по частям кроны мы подсчитывали количество фертильных цветков, расположенных на разветвлениях каждой из главных осей (табл.).

Особенности строения соцветий

Название вида	Кол-во осей первого порядка	Кол-во фертильных цветков по частям кроны		
		нижняя	средняя	верхняя
<i>V. opulus</i>	6±0,6	10±1,6	52±2,9	61±3,9
<i>V. sargentii</i>	7±0,01	11±0,8	17±1,1	31±2,0
<i>V. lantana</i>	7±0,4	11±0,6	9±0,6	12±0,4

Анализ показал, что наиболее устойчивым морфологическим признаком соцветия является количество осей первого порядка. У *V. opulus* и *V. sargentii* количество фертильных цветков, расположенных на разветвлениях главных осей, уменьшается вниз по кроне. У *V. lantana* четкой разницы по этому параметру в зависимости от расположения по частям кроны не прослеживается. Полученные данные достоверны на 0,1 - 1% уровне значимости.

Для видов рода *Viburnum*, как плодовых культур, представляет интерес изучение вопросов продуктивности растений. Показатель потенциальной продуктивности определялся соотношением количества созревших плодов и количества фертильных цветков в соцветии. Мы выбирали модельные ветви на растениях, подсчитывали количество фертильных цветков в соцветиях и количество завязавшихся и созревших плодов. Установлено, что процент завязанных

плодов от количества фертильных цветков сильно различается по видам. Наибольший показатель у *V. lantana* - от 42% до 77%. Показатели у *V. opulus* и *V. sargentii* отличаются незначительно и составляют 10 - 22% и 11 - 18%, соответственно. Разница между количеством завязанных и созревших плодов отмечается только у *V. opulus* и составляет от 1% до 12%.

Для определения обилия плодоношения мы использовали методику ГБС (1980). Количество плодов на маточном растении рассчитывалось по формуле:

$$Q=10 \ q \ R \ l \ k,$$

где Q - общее количество плодов на маточнике, q - количество плодов на 1 погонный метр (п.м.) модельной ветви, R - средний радиус округленной проекции кроны, l - длина кроны по стволу, k - коэффициент густоты кроны.

V. opulus и *V. sargentii* имеют одинаковый балл обилия плодоношения - 4, однако количество плодов на 1 п.м. различно: 79 и 90 штук соответственно. Общее количество плодов на маточниках у *V. opulus* - 14949 шт., у *V. sargentii* - 8678 шт., причем меньшее количество плодов у *V. sargentii* является следствием меньшей густоты и размеров кроны. Самые высокие показатели имеет *V. lantana*: общее количество плодов - 111794 шт., количество плодов на 1 п.м. модельной ветви - 237 шт., что соответствует наивысшему баллу обилия плодоношения - 5.

Морфометрические показатели плодов и семян определялись в фазу полной спелости. Полученные данные являются достоверными на 0,1% уровне значимости.

Плоды *V. opulus* чаще всего шаровидно-эллиптической, реже - шаровидной формы, $8,3 \pm 0,06$ мм длины и $8,9 \pm 0,08$ мм ширины, при созревании сначала желтовато-, потом ярко-красные. Косточка заостренная, широко-сердцевидная, $7,0 \pm 0,06$ мм длиной и $6,9 \pm 0,04$ мм шириной. Масса 100 плодов $36,24 \pm 0,08$ г, 1000 семян - $33,3 \pm 0,03$ г, процент выхода семян 9,1 %, что соответствует стандартам.

У *V. lantana* плоды имеют приплюснуто-яйцевидно-эллиптическую форму, длина - $8,8 \pm 0,08$ мм, ширина $6,6 \pm 0,06$ мм, при созревании сначала ярко-красные, затем блестяще-черные. Косточка эллиптическая, плоская, с поперечными бороздками, $7,1 \pm 0,05$ мм длиной и $5,7 \pm 0,05$ мм шириной. Масса 100 плодов: $9,75 \pm 0,2$ г, 1000 семян - $32,1 \pm 0,6$ г, выход чистых семян - 33,8 %.

Плоды *V. sargentii* имеют шаровидную или удлинненную форму, иногда заостренные на верхушке; размеры совпадают с литературными данными и составляют $8,7 \pm 0,02$ мм длины и $6,0 \pm 0,06$ мм ширины, при созревании сначала желтые, потом оранжево-красные. Косточка заостренная на верхушке, сердцевидная, размеры в литературе не указаны, у натуральных образцов составляют $7,0 \pm 0,05$ мм длины и $5,7 \pm 0,07$ мм ширины. 100 плодов весят $12,46 \pm 0,35$ г, 1000 семян - $21,1 \pm 0,07$ г, процент выхода чистых семян - 16,9 %.

Сравнительный анализ морфологических и биометрических показателей плодов и семян экзотов в новых условиях произрастания показал, что они соответствуют параметрам, приведенным в литературных источниках для естест-

венного ареала. Полученные данные свидетельствуют о высокой степени адаптации интродуцентов в нашем регионе.

Литература

- Деревья и кустарники СССР. М.-Л., 1962. Т.6. С. 158-194.
 Методические указания по семеноводству интродуцентов. М.: Наука, 1980. 64 с.
 Флора СССР. – М.-Л., 1992. Т.23. 352с.

УДК 582.912.4:[581.14+581.143](470.44-25)

РОСТ И РАЗВИТИЕ СЕЯНЦЕВ РОДОДЕНДРОНА ЯПОНСКОГО В УСЛОВИЯХ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

С.В. Барышникова

Саратовский государственный университет им Н.Г. Чернышевского

В настоящее время все большее внимание уделяется расширению ассортимента декоративных растений для зеленого строительства. Особую роль в декоративном садоводстве играют рододендроны, которые благодаря видовому и сортовому разнообразию, высоким декоративным качествам и особенностям выращивания могут удовлетворить творческую фантазию и изысканные вкусы ландшафтных архитекторов, практиков зеленого строительства. Благодаря усилиям ботаников и садоводов-любителей, многие устойчивые к климату умеренной зоны России виды и сорта рододендронов внедрены в декоративное садоводство (Александрова, 2001). Рододендроны заслуженно являются гордостью ботанических садов, в которых они интродуцированы.

В Саратовской области рододендроны начали появляться в последнее пятилетие на садовых участках любителей. Препятствием для выращивания рододендронов в регионе является в первую очередь сухое и жаркое лето и отсутствие кислых почв.

В Ботаническом саду СГУ в 2000г. начата работа по выявлению видов рододендронов, способных произрастать в агроклиматических условиях Нижнего Поволжья, по изучению возможностей их выращивания и разработке рекомендаций в применении к данным условиям.

Одним из основных факторов, необходимых для роста и развития рододендронов, является влажность воздуха. Ботанический сад СГУ находится на юго-востоке Европейской части России в северной части Нижнего Поволжья, характеризующейся континентальным и засушливым климатом. Среднегодовое количество осадков в Саратове значительно отличается от районов, в которых выращиваются рододендроны (табл. 1) (Справочник по климату СССР, 1968).

Таблица 1. Среднегодовое количество осадков в пунктах интродукции рододендрона японского (мм)

Москва	Екатеринбург	Тверь	Липецк	Йошкар-Ола	Каунас	Саратов
578	497	593	533	450-500	650-750	391

Температура воздуха в регионах интродукции разнообразна, и по этому показателю условия Саратова являются вполне допустимыми для выращивания рододендронов (табл. 2).

Таблица 2 Среднегодовая температура воздуха и ее экстремальные значения в пунктах интродукции рододендрона японского (°C)

Пункты интродукции						
Москва	Екатеринбург	Тверь	Липецк	Йошкар-Ола	Каунас	Саратов
Среднегодовая температура						
3.8	1.1	3.8	5.0	2.8	6.4	4.3
Минимальная температура						
-42	-34.2	-50	-37.6	-50	-36	-41
Максимальная температура						
35.8(37)	31.2	36	42,2	38	34	41

Из большого количества видов обширного рода *Rhododendron* L. для изучения выбран рододендрон японский - *Rhododendron japonicum* (Gray) Suringar., на который многие исследователи указывают как на один из наиболее перспективных видов при интродукции (Александрова, 1979, 1999, 2001; Коршук, Богомаз, 1979; Кондратович, 1981; Смирнова, Николаев, 1999; Доронина, 2000).

Рододендрон японский относится к семейству *Ericaceae* DC. (вересковые), роду *Rhododendron*, подроду *Pentanthera* (G.Don) Pojark, серии *Azalca*, подсерии *Luteum* (Полетико, 1960), по системе А. Гофф – к группе бахромчато-волосистых (листопадных) рододендронов (Кондратович, 1981).

Это сильноветвистый листопадный кустарник, 1-2 м высотой и примерно 1м в поперечнике, характеризуется обильным и продолжительным (в Москве с конца мая по конец июня) цветением, цветки воронковидно-колокольчатые, желтые, лососевые, ярко-красные, 5-7 см в диаметре. Предпочитает слабокислые или нейтральные почвы, светолюбив, вполне зимостоек в умеренной зоне и отличается высокой декоративностью (Александрова, 1989).

Рододендрон японский в естественных условиях произрастает на солнечных травянистых склонах гор Японии. Известен в культуре в Англии с 1861 года. В 1924 году завезен в Латвию из Шотландии (Кондратович, 1981). Саженьцы, полученные из Латвии с 1965г. выращиваются в дендрарии ГБС РАН (Лапин и др., 1975). К 1989 году этот вид интродуцирован в 27 ботанических садах бывшего СССР (Александрова, 1989).

В нашу задачу входило изучение морфологии семян рододендрона японского, особенностей их прорастания и развития сеянцев на первых стадиях развития в условиях засушливого климата Нижнего Поволжья.

Материал и методы

Материалом для работы послужили семена рододендрона японского, полученные из ГБС РАН. При изучении морфологии семян и их посевных качеств руководствовались «Методикой исследований при интродукции лекарственных растений» (1984) и «Методическими указаниями по семеноведению интродуцентов» (1980). Измерения семян проводили при помощи окуляр-микрометра МОВ-1-15^х. Цвет оболочки семян определяли по шкале цветов Бондарцева (1954). Выращивание сеянцев осуществляли с учетом рекомендаций, разработанных М.С. Александровой (1989, 1990) и Р.Я. Кондратовичем (1981). Статистическую обработку материалов проводили по методике Г.Н. Зайцева (1973). Результаты достоверны при $p = 95\%$.

Семена высевали в чашки Петри при температуре 21-22⁰С, проростки помещали в контейнеры с почвенной смесью: дерновая земля, хвойная земля, песок (1:1:1). Компоненты субстрата подбирали с учетом их доступности в регионе. В летнее время растения переносили в условия открытого грунта в легкую полутень, на зимний период помещали в теплицу. Полив осуществляли в летнее время ежедневно, кроме дней с осадками, в зимнее время – один-два раза в неделю, в зависимости от состояния субстрата. Один раз в неделю воду для полива подкисляли концентрированной серной кислотой из расчета 0,1 мл на 1 л. Два раза в месяц растения подкармливали комплексным минеральным удобрением.

Результаты и обсуждение

Семена рододендрона японского относятся к лесному типу, по краю снабжены крыловидной каймой с веерообразным расширением на конце, поверхность семени бороздчатая, оливково-серого цвета.

Средняя длина эндосперма семени - $1,5 \pm 0,01$ мм, ширина - $0,75 \pm 0,01$ мм. Размеры и форма крыла разнообразны, по предварительным данным они не связаны с размером эндосперма семени и не влияют на качество семян. Вес 1000 семян - $0,19 \pm 0,01$ г.

Семена в нашем опыте прорастали в течение 19 дней. Начало прорастания отмечено на 7 день после посева, появление последних проростков - на 25 день. Всхожесть семян составила $77,5 \pm 3\%$. Динамика прорастания семян рододендрона японского отражена на рисунке. В первый день зарегистрировано 9,6% от общего числа проросших семян, в течение последующих 7 дней количество проростков удерживалось на уровне 7-13 %. Затем на протяжении 11 дней семена продолжали прорастать, но уже в небольшом количестве (0,6-4,5%). Наибольшее число проростков (13%) отмечено на 9 день после посева.



Рис. Динамика прорастания семян рододендрона японского.

Прорастание начинается с появления корешка на веерообразном конце семени, затем вытягивается гипокотиль, который через шесть дней от начала прорастания достигает 6-7 мм. К этому моменту разворачиваются семядоли размером 1,6-1,8 мм; рост зародышевого корешка, достигшего 0,5 - 1мм, у части растений приостанавливается, и начинают формироваться боковые корешки. Через месяц от начала прорастания семян отмечено появление первого настоящего листа.

Анализ сеянцев на 20 день от начала прорастания семян показал их разнокачественность. Сбросили семенные чешуи и развернули семядоли 43% растений. Образование боковых корней отмечено у 23% сеянцев. Через 2 месяца 18 % растений оставались на стадии развернутых семядолей, в то же время у 4% растений отмечено наличие 4-5 настоящих листьев, у 5% - 3 листа, у 26% - 2 листа, у 8% - 1 лист. К этому моменту погибло 39% растений, из них 2% уничтожены моллюсками.

К концу первого вегетационного периода растения достигали размеров 1,5-2 см, количество настоящих листьев варьировало от 8 до 15 шт. В начале второго вегетационного периода у части растений отмечено кущение. Во второй вегетационный период растения развивались значительно быстрее и к осени достигли размеров до 15 см. Таких же размеров достигают двулетние сеянцы рододендрона японского на аналогичном субстрате в Киеве (Коршук, Богомаз, 1979). Главные побеги у большинства растений полностью одревеснели, побеги кущения одревеснели на 90%.

К концу второго вегетационного периода различия между отдельными экземплярами усилились. Так, суммарная длина побега колеблется от 15 до 53 см. Факт разнокачественности сеянцев отмечен и для других представителей вересковых (Псяцкене, 1972)

Таким образом, установлено, что семена рододендрона японского обладают высокой всхожестью. В первый год растения требуют тщательного ухода

и растут медленно, к концу второго вегетационного периода растения достигают размеров до 15 см высотой. Отмечена разнокачественность семян и сеянцев на всех этапах развития. Двухлетние сеянцы рододендрона японского, выращенные в условиях засушливого климата Нижнего Поволжья при соблюдении агротехники выращивания незначительно отличаются по размерам от таковых, выращенных в пунктах их успешной интродукции на аналогичном субстрате. Работа по изучению особенностей произрастания рододендрона японского, возможностей его воспроизводства в условиях Саратовской области требует продолжения.

Литература

- Александрова М.С. Рододендрон. М., 1989. 72 с.
- Бондарцев А.С. Шкала цветов. М.-Л., 1954. 27 с.
- Доронина Г.У. Оценка устойчивости и агротехника введения рододендронов в интродукционную культуру в условиях республики Марий Эл. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 2000. 22 с.
- Деревья и кустарники СССР. Т. 5. М.-Л., 1960. 249-309с.
- Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М., 1973. - 255 с.
- Кондратович Р.Я. Рододендроны. Рига, 1981. 231с.
- Коршук Т.П., Богомаз Е.И. Влияние различных субстратов на рост и некоторые физиолого-биологические особенности сеянцев рододендрона японского (*Rhododendron japonicum* (Gray) Suringar.) // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. – Киев: Вища школа, 1979. Вып. 6. С. 21-32.
- Лапин П.И. и др. Древесные растения Главного Ботанического сада АН СССР. М., 1975. 547с.
- Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока. (Структура и морфогенез). - М., 1980. 232 с.
- Методика исследований при интродукции лекарственных растений. М., 1984. 36 с.
- Методические указания по семеноведению интродуцентов. М., Наука, 1980. 64 с.
- Пясяцкене А.А. Толокнянка обыкновенная в Литовской ССР // Труды АН Литовской ССР. Сер. В. Т.4(60), 1972. С. 61-67.
- Справочник по климату СССР. Вып. 12. Ч.2. Л., 1965. 344 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 12. Ч.4. Л., 1968. 335 с.

ОПЫТ РАЗМНОЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ ЗЕЛЕНЫМИ ЧЕРЕНКАМИ

С.В. Барышникова, Г.И. Науменко, О.В. Францева, А.А. Неловко
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

В настоящее время воспроизводство растительного материала для озеленения городских улиц и приусадебных участков становится все более актуальным. Семенной способ размножения в связи с низкой и длительной всхожестью семян, а также медленным ростом большинства древесных растений не позволяет получить полноценные саженцы в короткие сроки. Кроме того, у ряда растений вследствие расщепления утрачиваются декоративные качества. Эти сложности могут быть преодолены при вегетативном размножении. Самый распространенный способ вегетативного размножения растений - стеблевыми черенками (Александрова, 2000).

В дендрарии Ботанического сада Саратовского государственного университета проводится изучение возможностей вегетативного размножения ряда декоративных древесных и кустарников пород в условиях Саратовской области. В качестве материала для исследований были использованы зеленые черенки, полученные от маточных растений местной климатической зоны (Ботанический сад СГУ, дендрарий НИИСХ Юго-Восток) и предоставленные сотрудниками ГБС РАН.

При выборе видов для укоренения исходили из потребностей города в декоративном растительном материале. Так, в большом количестве необходимы растения для создания живых изгородей: спирея, кизильник, снежноягодник. Размножение двух последних видов вегетативно обусловлено глубоким покоем семян и их низкой всхожестью (Николаева, 1985).

Общеизвестно, что декоративные признаки роз, пурпуристную форму барбариса обыкновенного, стерильную садовую форму калины обыкновенной, известной под названием "Бульденеж" удастся сохранить только при вегетативном размножении, а красивоцветущие вейгелы, форзиции, чубушники при черенковании раньше переходят к цветению, чем выращенные из семян.

Перспективным кустарником в озеленении является один из немногих вечнозеленых представителей семейства розоцветных - пираканта ярко-красная, поскольку обладает декоративными качествами, и является малораспространенной в Саратовской области.

Для большинства хвойных растений характерно медленное развитие и низкая жизнеспособность сеянцев, а также длительный период стратификации. Например, семена тисса по нашим наблюдениям прорастают лишь на второй год после посева.

Чрезвычайно привлекательным является одно из самых древних голосеменных растений современного растительного мира - гинкго двулопастный. Его декоративные листья не имеют аналогов среди существующих растений. Гинкго - двудомное листопадное дерево, а при наличии в городе единичных эк-

землянков, находящихся в генеративной стадии развития, его семенное размножение очень затруднено. Поэтому его размножение практически возможно лишь черенкованием.

Материалы и методы

Для вегетативного размножения черенки брали с полуодревесневших однолетних побегов. Количество черенков разных видов растений варьировало от 30 до 200 шт. Объем черенка составлял не менее трех почек. У черенков листопадных растений для снижения процессов транспирации и расхода пластических веществ были удалены листья на 1/3 от всей площади листа. У хвойных была удалена хвоя в основании черенка на расстоянии 2 см. Закладку посадочного материала производили на глубину 1,5-2,0 см. Схема посадки выбрана для хвойных 2:3, для листопадных культур - 4:5. Черенки ряда видов обрабатывали раствором ИУК (25 мг/л) в течение 24 часов (Турецкая, 1968), черенки рябинника, шелковицы, барбариса пурпуристого - раствором ИУК (100 мг/л) в течение 14 часов, у других срезы опудривали порошком корневина, часть растений укореняли без предварительной обработки.

Черенки исследуемых растений закладывали на укоренение в течение летнего сезона 2002 года. Укоренение проходило в холодных пленочных парниках, заполненных послойно следующими компонентами: подсолнечная лузга (в качестве дренажа), песок, песок-лигнин (1:1). Толщина каждого слоя до 10 см. Влажность в парнике поддерживали на уровне 80-100%. Температура в парниках изменялась соответственно изменениям температуры воздуха. Температура днем достигала 35°C, а ночью опускалась до 16°C.

Статистическую обработку полученных данных проводили по общепринятой методике (Зайцев, 1973).

Результаты и обсуждение

Результаты укоренения исследуемых древесных и кустарниковых пород приведены в таблице.

По результатам проведенных работ можно выделить растения, дающие высокий процент укоренения без применения дорогостоящих стимуляторов роста: спирея Бумальда, форзиция Джиральда, чубушник обильно-цветущий, калина обыкновенная, тисс ягодный. Эти виды не теряют способности к корнеобразованию в течение почти всего вегетационного периода, кроме того, исследования предыдущего года показали, что в зимнее время при размножении одревесневшими черенками они дают неплохой результат.

При черенковании сливы Писсарди в июле отмечен более высокий процент укоренения, чем в августе.

Результаты черенкования древесных и кустарниковых растений

Вид	Способ обработки черенков	Дата закладки черенков	Дата появления корней	Количество укорененных черенков, %
1	2	3	4	5
Anacardiaceae Lindl. - Сумаховые				
<i>Cotinus adans. coggygia</i> Scop. - Скумпия	без обработки	12.07	30.08	30
-/-	без обработки	8.07	22.07	97.7
Berberidaceae Torr. et Gray - Барбарисовые				
<i>Berberis vulgaris</i> L. v "Atropurpurea" - Барбарис обыкновенный	без обработки	5.07	-	0
-/-	ИУК	23.07	16.08	43
Caprifoliaceae Vent. - Жимолостные				
<i>Weigela praecox</i> (Lemoine) Bailey - Вейгела ранняя	без обработки	15.06	12.07	73
-/-	без обработки	2.07	31.08	68
<i>Viburnum opulus</i> L. - Калина обыкновенная Бульденеж	без обработки	11.07	24.07	98
-/-	без обработки	8.08	20.08	100
<i>Symphoricarpos albus</i> (L.) Blake. - Снежнаягодник белый	без обработки	6.07	20.08	51.5
Cupressaceae E.W. Neger - Кипарисовые				
<i>Microbiota decussata</i> Kom. - Микробиота перекрестно-парная	ИУК	21.06	16.08	42
Ginkgoaceae Engelm. - Гинкговые				
<i>Ginkgo biloba</i> L. - Гинкго двулопастный	ИУК	20.06	21.07	100
Hydrangeaceae Dumort. - Гидрангиевые				
<i>Philadelphus floribundus</i> Schrad. - Чубушник обильно-цветущий	без обработки	16.06	26.06	78,65
Moraceae DC. - Тутовые				
<i>Morus nigra</i> L. - Шелковица черная	ИУК	23.07	2.08	90

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5
Oleaceae Lindl. - Маслинные				
Forsythia giraladiana Lindelsh. - Форзиция Джиральда	без обработ- ки	6.07	1.08	100
Pinaceae Lindl. - Сосновые				
Picea canadensis Britt. - Ель канадская	ИУК	21.06	30.08	42.4
Rosaceae Juss. - Розоцветные				
Cotoneaster integerrimus Medic. - Кизильник цельно- крайный	без обработ- ки	11.07	-	0
Cotoneaster horizontalis Dcne. - Кизильник горизонтальный	корневин	18.07	27.08	32,7
Rugacantha coccinea Roem. - Пираканта ярко-красная	ИУК	21.06	10.07	99
Rosa Piccadilly - Роза «Пика- дилли»	корневин	19.07	29.07	62
Rosa Barbi - Роза «Барби»	корневин	19.07	29.07	100
Rosa Barokko - Роза «Барок- ко»	без обработ- ки	16.09	4.10	73
Sorbaria sorbifolia L. - Ря- бинник рябинолистный	ИУК	25.07	8.08	80
Prunus pissardii Carr. - Слива Писсарди	без обработ- ки	27.08	25.09	10
---	без обработ- ки	6.07	1.08	68
Spiraea Bumalda Burv. - Спи- рея Бумальда	без обработ- ки	4.06	15.06	92
---	без обработ- ки	8.07	18.07	100
---	без обработ- ки	20.07	2.08	100
Спирея Бумальда «Gold flam»	без обработ- ки	11.07	24.07	100
Taxaceae Lindl. - Тиссовые				
Taxus cuspidate Sieb. et Zucc. - Тисс остроконечный	ИУК	21.06	29.08	49
Taxus baccata L. - Тисс яго- дный	без обработ- ки	24.05	20.07	92
---	ИУК	11.07	29.08	99

У черенков вейгелы ранней отмечено каллусообразование через 10 дней после их закладки, а корнеобразование началось значительно позже (появление корней отмечено на 28-29 день, а массовое корнеобразование – через 2-2,5 месяца от начала эксперимента), что связано, по нашему мнению, с высокой температурой воздуха в летний период. Следовательно, необходимо выявить оптимальные температурные условия для получения укорененных растений данного вида в более короткие сроки.

Для трудно- и среднеукореняемых растений (к ним относятся в данном случае барбарис обыкновенный, скумпия, кизильник и другие), у которых время активности образовательных меристем ограничено, необходимо учитывать физиологическое состояние маточных растений, использовать физиологически активные вещества и тщательно соблюдать условия, благоприятные для процесса корнеобразования.

Достаточно высокий процент укоренения снежноягодника достигнут без применения стимуляторов, что дает возможность получения недорогого посадочного материала.

Почти 100%-ное укоренение отмечено у пираканты и гинкго, однако, после пересадки из парников в контейнеры около 10% укорененных черенков гинкго оказались нежизнеспособными. Это означает, то для получения качественного посадочного материала важно не только образование корней у черенков, но и необходимо создание благоприятных условий для их последующего развития.

Укоренения черенков кизильника цельнокрайнего и барбариса обыкновенного без предварительной обработки в нашей работе добиться не удалось, однако применение стимуляторов дало положительный результат в случае с барбарисом. По литературным данным процент укоренения зеленых черенков кизильника цельнокрайнего с использованием раствора ИУК составляет 58% (Плотникова, Хромова, 1981).

Отмечено, что укоренившиеся черенки некоторых исследуемых видов (спирея Бумальда, форзиция Джиральда, пираканта ярко-красная, чубушник обильноцветущий) вступают в период вегетации непосредственно после укоренения, в то время как у других растений вегетация не наблюдалась.

Анализ результатов проведенной работы показал, что унифицирование условий выращивания не всегда приводит к желаемому результату. Условия, благоприятные для одних видов, менее подходят для других. Следовательно, необходимо выявлять и объединять соответствующие виды при закладке на укоренение.

Использование стимуляторов роста обеспечивает больший выход укорененных черенков, как у видов с легким, так и затрудненным укоренением.

Литература

- Александрова М.С. Хвойные растения в вашем саду. М., 2000. 224с.
Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР. М., 1975.

Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М., 1973. 256 с.

Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 347с.

Плотникова Л.С., Хромова Т.В. Размножение древесных растений черенками. М., 1981. 56с.

Турецкая Р.Х. Вегетативное размножение с применением стимуляторов роста. М., 1968. 325с.

УДК 630.181.

ЦВЕТЕНИЕ И ПЛОДОНОШЕНИЕ ЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ

Г.Н. Заигралова
ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ»

В результате пятилетних фенологических наблюдений за развитием древесных растений в условиях дендрария учебно-опытного лесного хозяйства «Вязовское», было установлено, что виды деревьев и кустарников, интродуцированные из Северной Америки, характеризуются разными ритмами генеративного развития в зависимости от календарных сроков начала и конца цветения, их можно разделить на разные группы.

Согласно методике, принятой в отделе дендрологии ГБС (Макаров, 1952; Лапин, Сиднева, 1973; Щербачев, 1973), началом цветения принято считать момент распускания единичных цветков, окончанием - опадание венчика у 75% цветков. На основе проведенных наблюдений нами было выделено 7 фенологических групп.

Ранним считалось цветение до 28 мая, поздним - после 29 июня. Для представителей всех 7 групп в таблице приведены сроки и продолжительность цветения.

В первую группу ранне-ранних (РР), цветущих до распускания или одновременно с распусканием листьев, вошло 56,6% имеющихся в коллекции растений. Ими оказались представители родов *Acer*, *Amelanchier*, *Betula*, *Aronia*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Padus*. Средняя продолжительность цветения составила 11 дней. Наименьшая продолжительность (7 дней) отмечена у *Celtis occidentalis*, самая большая (22 дня) - у *Padus virginiana*. 54,8% растений этой группы имеют невзрачные цветы и недекоративны во время цветения. Декоративные в период цветения растения составили 45,2%. В основном - это представители семейства розоцветных. Цветки этой группы растений белые, распускающиеся одновременно с листьями. Лишь один вид *Mahonia aquifolium* отличается ярко-желтыми цветками. Все виды растений этой группы завязывают плоды, которые успевают созреть в течение вегетационного периода.

К ранне-средним (РС) отнесено 13,3% видов со сроками цветения с 19 мая по 18 июня. Средняя продолжительность цветения составляет 20 дней. Цветут после распускания листьев, окраска цветков белая. Декоративными в

период цветения в этой группе являются растения вида *Robinia pseudoacacia*. Они плодоносят, семена успевают вызреть, обладают хорошими качествами.

В группу средне-ранних (СР) вошли 2 вида (6,7%) с продолжительностью цветения 13-14 дней. Время цветения приходится на начало лета, т.е. первую декаду июня. Цветки белые в щитковидных соцветиях. Растения декоративны в период цветения и созревания плодов. Плоды успевают созреть, семена хорошего качества.

Группа средне-средних (СС) представлена 2 видами растений (6,7%), цветущими в июне-июле, средняя продолжительность цветения – 17 дней. У растений *Amorpha fruticosa* цветки розовато-синие с резким запахом, в связи с этим их рекомендуется сажать в некотором отдалении от дорожек. Если не бывает ранне-осенних заморозков, плоды, успевают созреть. У *Philadelphus microphyllus* цветки мелкие, белые, но очень душистые. Растения декоративны в период цветения.

Сроки и продолжительность цветения листопадных деревьев и кустарников Северной Америки

Фено- группа по сро- кам цве- тения	Вид	Средняя про- должитель- ность цветения, дни	Средняя дата цветения	
			начало	конец
1	2	3	4	5
PP	<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	9	29.04+3	8.05+2
	<i>Padus pennsylvanica</i> L.	16	9.05+1	23.05+1
	<i>Padus virginiana</i> (L.) Mill.	22	20.04+3	12.05+2
	<i>Amelanchier canadensis</i> (L.) Medik.	13*	5.05+3*	18.05+1
	<i>Aronia melanocarpa</i> (Michx.) Elliot.	10	9.05+2	19.05+5
	<i>Shepherdia argentea</i> (Pursh.) Nutt.	8*	27.04+2	5.05+3*
	<i>Acer saccharinum</i> L.	9	17.04+4	26.04+3
	<i>Ostrya virginiana</i> (Mill.) Willd.	12	27.04+3	9.05+3
	<i>Cerasus besseyi</i> Bailey.	6	12.05+2	18.05+2
	<i>Juglans cinerea</i> L.	7*	5.05+3*	12.05+3
	<i>Mahonia aquifolium</i> (Purh.) Nutt.	20*	5.05+4*	25.05+2
	<i>Betula lenta</i> L.	8*	2.05+2*	10.05+2
	<i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marsh.	8	27.04+2	5.05+1
	<i>Fraxinus lanceolata</i> Borkh.	8	27.04+2	5.05+1
	<i>Juglans nigra</i> L.	7*	5.05+2*	12.05+3
	<i>Quercus rubra</i> L.	12*	5.05+2*	17.05+2

	<i>Celtis occidentalis</i> L.	7	18.05+6	25.05+3
PC	<i>Padus serotina</i> (Ehrh.) A.gardh.	23	25.05+3	18.06+3
	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	15	19.05+2	18.06+2
	<i>Ptelea trifoliata</i> L.	20	25.05+2	18.06+2
	<i>Menispermum canadense</i> L.	20	28.05+2	18.06+2
	<i>Physocarpus opulifolia</i> (L.) Maxim.	11*	2.06+8*	*
CP	<i>Cornus stolonifera</i> Michx.	11*	2.06+7*	18.06+6
CC	<i>Philadelphus microphyllus</i> Gray.	12	10.06+3	22.06+2
	<i>Amorpha fruticosa</i> L.	25*	14.06+4	9.07+4*
СП	<i>Symphoricarpos albus</i> (L.) Blake.	58	17.06+1	13.08+1
ПС	<i>Rhus thuphina</i> L.	9	22.07+2	30.07+3
	<i>Tilia americana</i> L.	15*	30.06+2	5.07+3*
ПП	<i>Hydrangea arborescens</i> L.	58	13.07+4	15.09+5
	<i>Catalpa bignonioides</i> Walt.	47	16.07+1	3.08+1

Примечание: * - статистически недостоверные данные

Группу средне-поздних (СП) представляет 1 вид (3,3%) *Symphoricarpos albus*. Растения цветут с середины июня до середины августа и имеют самый продолжительный период цветения – 58 дней. Несмотря на позднее начало цветения, плоды у растения завязываются, но стадии зрелости достигают только плоды, завязывающиеся в начале цветения. Декоративны в период цветения и в период созревания плодов (молочно-белых).

В группу поздне-средних (ПС) вошли 2 вида (6,7%) с продолжительностью цветения 12 дней - *Tilia Americana* и *Rhus thuphina*. Растения *Tilia americana* декоративны в период цветения. Цветки желтовато-зеленые в крупных соцветиях на длинных цветоносах, душистые. Плоды успевают вызреть в годы с благоприятной теплой осенью (если не бывает ранних заморозков в сентябре).

Группа поздне-поздних (ПП) представлена 2 видами (6,7%): *Catalpa bignonioides* и *Hydrangea arborescens* с продолжительностью цветения 47-58 дней. У *Hydrangea arborescens* цветки белые в крупных щитковидных соцветиях, у *Catalpa bignonioides* цветки белые, внутри пестрые, собраны в крупные прямостоячие метелки. Растения этой группы выделяются продолжительным и декоративным цветением.

Все растения североамериканского происхождения цветут и плодоносят. Исключение составляют два вида: *Hydrangea arborescens*, *Rhus thuphina*. Они цветут, но плоды не созревают. Растения с декоративными плодами составляют 50% -15 видов. Сроки созревания плодов сильно растянуты. С конца июля и до середины августа созревают черные блестящие плоды у *Amelanchier*, *Aronia*, *Cerasus besseyi* и темно-синие плоды у *Mahonia aquifolium*.

В августе созревают красные плоды у *Padus virginiana* и *P. pennsylvanica* и черные блестящие плоды у *P. serotina*. В сентябре-октябре созревают необыч-

ной формы зеленовато-желтые плоды *Ptelea trifoliata*, молочно-белые плоды *Cornus stolonifera* и черные кисти *Menispermum canadense*.

Проведенные наблюдения свидетельствуют о том, что интродуцированные североамериканские деревья и кустарники успешно цветут и плодоносят. Средняя продолжительность их цветения - 20 дней, минимальная - 6 дней. Виды, декоративные в период цветения и созревания плодов, могут быть использованы в озеленении города и населенных мест.

Литература

Макаров С.Н. Биологические формы дуба черешчатого в Останкинской дубраве. // Бюлл. ГБС АН СССР. 1952. Вып.13. С.53-55.

Лапин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М., 1973. С.7-67.

Щербачевич В.Д. Фенологические группы североамериканских лиственных деревьев и кустарников // Опыт интродукции древесных растений. - М., 1973. С. 125 - 152.

УДК 582.579.2

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ ГЛАДИОЛУСА ГИБРИДНОГО

Т.Н. Шакина

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Интродукция - это выращивание растений за пределами их природного ареала или в новых климатических условиях. Она является одним из методов обогащения видового и сортового состава цветочно-декоративных культур. Интродукционная работа с декоративными растениями является одной из важнейших задач ботанических садов, располагающих большим разнообразием исходного материала (Некрасов, 1980).

На современном этапе интродукции приходится сталкиваться не только с неблагоприятными климатическими условиями, но и с влиянием антропогенного фактора. При подведении итогов интродукции выделяют те растительные формы и сорта, которые имеют наибольшую степень общей приспособленности к местным условиям, устойчивостью в культуре, высокой технологичностью.

Среди срезочных цветочных культур гладиолус гибридный занимает третье место после розы и гвоздики (Громов, 1981). Его сорта обладают широким диапазоном цветовой гаммы, необычной формой цветка, разной степенью гофрированности. Благодаря изящным, элегантным соцветиям, которые долго сохраняют свою декоративность в срезке, гладиолусы используются для создания цветочных композиций.

Климатические условия Нижнего Поволжья не вполне удовлетворяют требованиям, которые необходимы для успешного выращивания гладиолуса гибридного (Декоративные травянистые растения, 1977). Высокие летние температуры, ветра-суховеи, приводящие к преждевременному увяданию цветков даже на стадии бутонизации, и многие другие факторы затрудняют интродукцию этой культуры.

В Саратовском Ботаническом саду длительное время поддерживалась обширная коллекция гладиолусов, однако в начале 80-х годов она полностью была потеряна из-за массового поражения фузариозом. В настоящее время вновь создается коллекция гладиолуса гибридного, которая включает в себя сорта относительно устойчивые к этому заболеванию, поскольку абсолютно устойчивых сортов нет. Посадочный материал был получен в виде клубнелуковиц и клубнечек из Москвы и Мичуринска, он содержал сорта отечественной и зарубежной селекции.

Целью данной работы было изучение приспособительных и декоративных качеств полученных сортов. Наблюдения проводились в течении 3-х лет по общепринятой методике ГБС (1976) и В.Н. Былова (1978). Проводились фенологические наблюдения, изучались морфологические признаки, репродуктивные способности, декоративные качества.

В результате обработки полученных данных было установлено, что ритм развития гладиолусов в условиях Саратовского Ботанического сада соответствовал биологической характеристике сортов, они успевали пройти вегетацию до наступления заморозков, и образовывали вызревшую замещающую клубнелуковицу. Из 18 наблюдаемых сортов через 3 года осталось 15, Сюзан, Янтарная Балтика выпали в первый год выращивания, сорт Мраморное море - на второй.

Сроки начала цветения являются сортовым признаком, в зависимости от этого сорта гладиолусов делятся на следующие группы: ранние (Р) - 60-70 дней, средние (С) - 70-80 дней, среднепоздние (СП) - 80-90 дней, поздние (П) - 90-100 дней (Былов, 1978). Изучаемые сорта принадлежали к группам ранних, средних и поздних сроков цветения. В течение изучаемого периода сорта Шаман и Крислюкас, характеризующиеся ранним сроком цветения, сместились в группу со средним сроком цветения, а сорта Балет на льду, Модру Программ - в группу среднепоздних. Сорта, характеризующиеся средним сроком цветения, - Ашрам и Судьба вошли в группу позднецветущих. Сорта со среднепоздним сроком цветения разделились на 2 группы. Сорта Профессор Паролек, Шоколадница, Долгожданный дебют остались в своей группе цветения, а у остальных сортов сроки цветения стали соответствовать срокам группы позднецветущих (табл. 1). У части сортов длительность цветения при действии повышенных температур сократилась на 7-8 дней (с 20 до 12).

Таблица 1. Группировка сортов по времени цветения

Название сорта	Сроки цветения (дни)	Исходная группа цветения	Практическая группа цветения	Продолжительность цветения (дни)
Крислюкас	76	Р	С	13,3
Шаман	78,3	Р	С	12,3
Балет на льду	80	Р	СП	12,3
Модру Программ	81,6	Р	СП	14,6
Ашрам	90,6	С	П	18,3
Судьба	93,6	С	П	17,3
Профессор Паролек	83	СП	СП	14,6
Золотой Улей	92	СП	П	17
Спратан	92	СП	П	18,6
Талисман	90,6	СП	П	17,6
Шоколадница	88,3	СП	СП	18
Долгожданный дебют	88	СП	СП	16,3
Паминклас Партизанам	93	СП	П	16,6
Корона	92,6	СП	П	16,3
Ревери	94,3	СП	П	18

Декоративные качества интродуцентов оценивались такими показателями как высота растения, длина цветоноса, число цветков в соцветии, их диаметр (табл. 2). Все эти показатели у одних и тех же сортов варьировали по годам. Среди изучаемых сортов по средним данным самым низким оказался сорт Модру Программ, его высота составила 90,4 см, а самым высоким – Шоколадница (123 см). Наименьшая длина цветоноса отмечалась у сорта Профессор Паролек - 47,6 см, наибольшая - у сорта Шоколадница (69,9 см). Сорта Шоколадница, Модру Программ, Талисман имели 16-17 цветков в соцветии, остальные - от 11 до 15. Для большинства сортов количество одновременно открытых цветков составляло от 5 до 6. Сорта гладиолусов по размеру цветка делятся на миниатюрные (диаметр до 6,5 см), мелкоцветковые (диаметр 6,5-9 см), средние размерные (диаметр 9-11,5 см), крупноцветковые (диаметр 11,5-14 см), гигантские (диаметр больше 14 см). Все эти группы, кроме миниатюрных, представлены в нашей коллекции: один сорт мелкоцветковый (Крислюкас), три сорта средние размерных (Ашрам, Паминклас Партизанам, Ревери), восемь сортов крупноцветковых (Шаман, Балет на льду, Модру Программ, Спратан, Золотой Улей, Профессор Паролек, Талисман, Корона), три сорта гигантских (Судьба, Шоколадница, Долгожданный дебют). В течение наблюдаемого периода девять сортов подтвердили свою

принадлежность к тем группам, к которым они причислялись, показатели сортов Профессор Паролек, Золотой Улей, Талисман, Судьба, Шоколадница, Долгожданный дебют были ниже.

Таблица 2. Оценка декоративных качеств сортов

Название сорта	Высота растения (см)	Длина цветоноса (см)	Кол-во в соцветиях (шт)	Кол-во одновременно открытых цветков (шт)	Диаметр цветка (см)
Крислюкас	92,8	49,6	13,6	5,5	6,2
Шаман	103,2	56,1	14,6	5,8	12,1
Балет на льду	98	52,5	13	5,5	11,5
Модру Программ	90,4	52,8	16	5,5	12,6
Ашрам	93,1	49	12,6	5,8	9
Судьба	94,8	48,9	15	5,5	12,4
Профессор Паролек	91,7	47,6	11	5,5	10,5
Золотой Улей	101,9	54,2	15,3	5,8	10,9
Спартан	115,4	65,6	14,3	6,1	12,4
Талисман	102,9	54,5	17	7,1	9,2
Шоколадница	123	69,9	16	5,8	13,1
Долгожданный дебют	103,2	55,8	15	5,5	11,9
Паминклас Партизанам	101,5	59,2	15	6,1	9,1
Корона	92,3	49,8	13,6	5,5	11,5
Ревери	99,8	54,5	15,3	6,5	9

Исследуемые сорта проявили разную степень устойчивости к болезням, в частности к фузариозу (табл. 3). По средним данным наименьшее количество заболевших растений отмечалось у сорта Ревери - 26,7 %, наибольшее у сорта Балет на льду - 65 %, сорта Золотой Улей, Модру Программ, Профессор Паролек, Талисман, Ревери, Судьба имели меньше 50% пораженных растений. Нужно отметить, что третий год наблюдения (2001) характеризовался повышенным уровнем заболеваемости. Количество заболевших растений в этот год у некоторых сортов (Крислюкас, Шаман, Спартан) было больше в два раза, чем в предыдущий, только у сорта Золотой Улей процент заболевших растений понизился.

Таблица 3. Оценка заболеваемости по сортам

Название сорта	Годы наблюдений	Количество больных растений (%)	Среднее количество больных растений (%)
Крислюкас	1999	50 %	51±5,1
	2000	23 %	
	2001	80 %	
Шаман	1999	33,3 %	43,5±5,8
	2000	27,2 %	
	2001	70 %	
Балет на льду	1999	55,2 %	65±2,3
	2000	70 %	
	2001	70 %	
Модру Программ	1999	40 %	45±1,8
	2000	45,4 %	
	2001	50 %	
Ашрам	1999	20 %	40,6±4,1
	2000	37 %	
	2001	65 %	
Судьба	1999	20 %	38,3±5,9
	2000	25 %	
	2001	70 %	
Профессор Паролек	1999	25 %	33,6±2,3
	2000	36 %	
	2001	40 %	
Золотой Улей	1999	65 %	45,2±3,2
	2000	40 %	
	2001	30 %	
Спартак	1999	32,5 %	52,4±4,9
	2000	44,4 %	
	2001	80 %	
Талисман	1999	20 %	38,3±5,1
	2000	25 %	
	2001	70 %	
Шоколадница	1999	33,3 %	51,7±4,9
	2000	47 %	
	2001	75 %	
Долгожданный дебют	1999	25 %	46,7±4,6
	2000	35,2 %	
	2001	80 %	
Паминклас Партизанам	1999	33,3 %	46,1±4,8
	2000	30 %	
	2001	75 %	
Корона	1999	50 %	58,7±3,9
	2000	41,3 %	
	2001	85 %	
Ревери	1999	25 %	26,7±1,5
	2000	17,2 %	
	2001	38 %	

При анализе продуктивной способности интродуцентов было установлено, что наименьший коэффициент размножения был у сорта Паминклас Партизанам- 6,9, а сорт Судьба имел наибольший – 23,6.

Таблица 4. Коэффициент размножения сортов

Название сорта	Коэффициент размножения
Крислюкас	8
Шаман	16
Блат на льду	18,2
Модру Программ	14,1
Ашрам	8,4
Судьба	23,6
Профессор Паролек	11

Название сорта	Коэффициент размножения
Спартан	20,3
Талисман	17,9
Шоколадница	13,4
Долгожданный дебют	18,9
Паминклас Партизанам	6,9
Корона	12,2
Ревери	11,7

Подводя предварительные итоги интродукции гладиолуса гибридного в условиях Ботанического сада СГУ можно отметить, что природно-климатические условия нашей зоны оказывали влияние на сроки цветения изучаемых сортов, на продолжительность их цветения, на количество одновременно открытых цветков, на устойчивость к заболеваниям. Но, тем не менее, выращивание гладиолусов вполне возможно и они остаются одной из ведущих декоративно-срезочных культур, цветущих в течение августа-сентября. Считаем, что необходимо продолжить дальнейшее изучение этой культуры для выработки специальных агротехнических приемов, которые позволили бы успешно их выращивать.

Литература

- Былов В.Н. Основы сравнительной сортооценки декоративных растений // Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений. М., 1978. С. 156.
- Громов А.Н. Гладиолусы. - М., 1981. С. 191.
- Декоративные травянистые растения. Л., 1977. Т. 1. С. 177-199.
- Некрасов В.И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М., 1980. - С. 100.

УДК 581.14.03

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ *ASTRAGALUS DASYANTHUS* PALL. В УСЛОВИЯХ Г. САРАТОВА

Л.В. Колесникова, И.В. Шилова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Astragalus dasyanthus Pall. занесён в Красную книгу Саратовской области и имеет статус исчезающего для данного региона вида (Красная..., 1996). В связи с редкостью и ценностью астрагала шерстистоцветкового изучение возможности его интродукции в Поволжье представляет большой интерес. Тем более, что ранее такая работа здесь не проводилась.

Для успешной интродукции редких и исчезающих видов растений важно учитывать все стороны их развития, в том числе и сезонного. При интродукции изучаемого вида прохождение растениями всех фаз свидетельствует об успешности интродукции данного вида в конкретных условиях. Значение сроков наступления фаз имеет определённое практическое значение. Так, максимальное содержание активных веществ в цветках и листьях астрагала шерстистоцветкового наблюдается в фазу массового цветения, когда и происходит сбор лекарственного сырья (Мырза, 1973а). А завязывание плодов, раскрытие их и осыпание семян происходит одновременно, что затрудняет сбор семенного материала (Мырза, 1973б). В связи с этим семена собирают в период побурения 70-80% бобов путем скашивания надземной массы и высушивания ее для послеуборочного дозревания семян (Коломиец, 1976).

Изучение сезонного развития астрагала шерстистоцветкового в Ботаническом саду СГУ проводится с 1988 года.

Как видно из таблицы 1, по усредненным за 13 лет данным (результаты достоверны при $P=0,01$) астрагал шерстистоцветковый в условиях города Саратова начинает отрастать 20 апреля и через 38 дней, 28 мая, наступает фаза бутонизации. Цветение начинается 8 июня и переходит в массовое 16 июня, а через 27 дней, 13 июля, наступает его спад. Цветение заканчивается 21 июля, и через 6 дней начинают созревать семена. При статистической обработке данных мы выяснили, что самой вариабельной является фаза отрастания — $V=13,5\%$, что соответствует высокому уровню изменчивости.

Таблица 1. Наступление фенологических фаз у *Astragalus dasyanthus* Pall.
в условиях города Саратова

Год	Дата схода снега	Дата наступления фенологической фазы						
		отрас- тание	бутони- зация	цветение				созрева- ние се- мян
				начало	массовое	спад	конец	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1988	4.04	11.04	24.05	2.06	8.06	4.07	18.07	18.07
1989	28.03	20.04	26.05	2.06	12.06	--	17.07	27.07

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9
1990	1.03	17.04	21.05	8.06	14.06	20.07	1.08	6.08
1991	25.03	18.04	29.05	10.06	14.06	--	8.07	23.07
1992	6.04	24.04	8.06	15.06	22.06	20.07	4.08	--
1993	31.03	5.05	28.05	11.06	15.06	28.07	--	28.07
1994	10.04	22.04	26.05	14.06	27.06	18.07	9.08	--
1995	23.03	17.04	23.05	29.05	13.06	26.07	--	26.07
1996	11.04	24.04	30.05	10.06	17.06	1.07	--	--
1997	2.04	16.04	2.06	--	23.06	21.07	--	11.08
1998	10.04	30.04	8.06	15.06	--	25.06	10.07	26.07
1999	8.04	19.04	31.05	11.06	14.06	5.07	12.07	4.08
2001	20.04	13.04	14.05	3.06	17.06	6.07	16.07	23.07
Хср	30.03 ±4	20.04± 4	28.05±4	8.06±4	16.06±4	13.07 ±6	21.07± 8	27.07±6

Коэффициент вариации остальных фаз соответствует очень низкому и низкому уровням изменчивости (Мамаев, 1983) ($V_{\text{бутионизации}}=7,9\%$; $V_{\text{начала цветения}}=6,0\%$; $V_{\text{массового цветения}}=4,6\%$; $V_{\text{спадя цветения}}=8,1\%$; $V_{\text{конца цветения}}=8,4\%$; $V_{\text{созревания семян}}=6,8\%$). Большие отклонения в наступлении фазы отрастания связаны с тем, что в условиях города Саратова очень неустойчивы сроки схода снега: от 1 марта до 11 апреля. В результате этого сильно варьирует продолжительность фазы отрастания: от 23 до 47 дней.

Хотя вариабельность сроков наступления большинства фенофаз низка, всё же сезонный ритм развития астрагала шерстистоцветкового, как и любого другого растения, довольно тесно связан с погодными условиями. Это можно рассмотреть на примере 1997 и 1998 годов, сильно отличающихся по условиям от средних значений: 1997 год – прохладный и влажный, а 1998 год – жаркий и засушливый (таблица 2).

В течение вегетационного сезона 1997 года в результате повышенной влажности и более низких среднесуточных температур все фенофазы оказались растянутыми. Начинались они значительно позже, чем те же фазы по среднестатистическим данным.

В 1998 году фазы отрастания, бутонизации и начала цветения наступали позднее по сравнению с усредненными данными. Вероятно, это связано с засушливостью, вызванной малым количеством осадков и высокой температурой. Но накопленная сумма положительных температур в результате привела к более раннему, чем среднестатистическое, началу следующих фаз. То есть, наблюдалось резкое сокращение всего фенологического периода от момента отрастания до созревания семян.

Таблица 2. Наступление фенофаз *Astragalus dasyanthus* Pall. в связи с погодными условиями в 1997, 1998 годах и средними за 13 лет

Год	Показатель	Фенологическая фаза						
		отрастание	бутонизация	цветение				созревание семян
				начало	массовое	спад	конец	
1997	начало фазы	16.04	2.06		23.06	21.07		11.08
	тср, °С	5,7	13,2			20,4		
	Σ пол. t	82,1	703,4		1154,2	1744,4		2190,8
	Σ ос, мм.	48,8	94,7		34,6	60,3		13,6
	отн. вл, %	72	62		61	62		55
1998	начало фазы	30.04	8.06	15.06		25.06	10.07	26.07
	тср, °С	7,4	16,9	25,7			18,6	25,3
	Σ пол. t	148,2	805,7	985,3		1264,8	1562,2	1966,9
	Σ ос, мм.	12,8	11,1	0,0		0,0	16,5	17,1
	отн. вл, %	57	44	42		40	56	45
Хср	начало фазы	20.04±4	28.05±4	8.06±4	16.06±4	13.07±6	21.07±8	27.07±6
	продол-ть, дн.	37±2	12±1	8±1	28±3	12±2	11±3	
	тср, °С	6,3±0,5	14,5±0,6	18,7±1	19,6±1,2	21±0,7	21,3±1,1	22,4±1,2
	Σ пол. t	137,3±20,7	670,4±27,3	889,4±34,8	1051,4±40,1	1626,9±85,8	1840,4±76,3	1941,2±63,8
	Σ ос, мм.	22,2±5,1	53,2±10,3	21,5±5,8	14,2±4,4	45,1±11,3	27,4±8,1	36,3±12,2
	отн. вл, %	67,3±1,8	53,1±2	56,5±2,9	55,7±2,2	58±2,7	55,2±4,4	58,8±4

Примечание: тср. – средняя температура за фазу;

Σ пол. t – сумма положительных температур к началу фазы;

Σ ос. – сумма осадков за фазу;

отн. вл. – относительная влажность воздуха за фазу

В результате изучения сезонного развития астрагала шерстистоцветкового мы установили, что в условиях города Саратова он проходит все фазы развития, в том числе цветение и созревание семян. Завязывание и развитие полноценных семян происходит даже в неблагоприятные годы. Это позволяет говорить о том, что размножение астрагала шерстистоцветкового в условиях города Саратова реально из семян местной репродукции.

Литература

Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные. Саратов, 1996. 264 с.

Мырза М.В. Содержание некоторых биологически активных веществ, макро- и микроэлементов в траве астрагала шерстистоцветкового //Интродукция растений и зелёное строительство: Материалы Юбилейной сессии ботанических садов Украины и Молдавии. 12-13 декабря 1972 года. Киев, 1973а. 166 с.

Мырза М.В. Ритмика сезонного развития астрагала шерстистоцветкового (*Astragalus dasyanthus* Pall.) в культуре в ЦРБС АН УССР //Интродукция растений и зелёное строительство: Материалы Юбилейной сессии ботанических садов Украины и Молдавии. 12-13 декабря 1972 года. Киев, 1973б. 166 с.

Коломиец Н.И., Кодацкий И.М. Опыт возделывания астрагала шерстистоцветкового на Украине //Растительные ресурсы. Л.: Наука, 1976. Т. XII. Вып.1. 160 с.

Мамаев С.А. Исследование внутривидовой изменчивости растений – важнейшая научно-теоретическая проблема интродукции растений //Всесоюзная конференция по теоретическим основам интродукции растений. Тезисы докладов. М., 1983. С. 16-17.

УДК 631.525 (470.44)

ОБЗОР ЗЛАКОВ ФЛОРЫ ПРАВОБЕРЕЖЬЯ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ С ЦЕЛЬЮ ВЫЯВЛЕНИЯ ВИДОВ, ПРИГОДНЫХ ДЛЯ ВЫРАЩИВАНИЯ НА ГАЗОНАХ

К.Е. Крайнов

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Общеизвестно, что для создания газона нужны высокопродуктивные, быстрорастущие, долго не стареющие, конкурентоспособные травы, быстро захватывающие свободную площадь. При разрастании они должны создавать сплошной ковер, быть устойчивыми к вытаптыванию. В связи с этим предпочтение, как правило, отдается видам семейства злаковых. Многие злаки потенциально обладают вышеперечисленными качествами.

На сегодняшний день выведено множество сортов злаков для выращивания в качестве газонных трав, но абсолютное большинство их предназначено для стран с влажным климатом, таких как Великобритания, Голландия, Канада и др. (Хессайон, 2001). Для юго-востока европейской части России, отличающегося континентальным климатом (Агроклиматический..., 1958) таких сортов практически не существует. Это и побудило нас провести анализ злаков флоры Саратовского Правобережья с целью выявить виды потенциально пригодные для разведения на газонах в условиях засушливого климата.

По данным последней флористической сводки (Еленевский и др., 2000) в настоящее время в Саратовском Правобережье насчитывается 106 видов дикорастущих злаков. По наблюдениям в природе и на коллекционном участке Ботанического сада Саратовского госуниверситета нами отобрано 22 вида злаков, потенциально пригодных для выращивания на газонах. При отборе видов мы руководствовались следующими критериями: продолжительность жизни, отношение к увлажнению в естественных местообитаниях, тип кущения, ценообразующая роль в природных сообществах. Также учитывалось традиционное выращивание в качестве газонной культуры.

Все отобранные виды являются многолетними длительно вегетирующими растениями.

Исходя из фитоценотической роли видов в сообществе, их конкурентоспособности и значимости хозяйственно-ценных признаков, все отобранные виды условно разделены нами на две группы:

1. Виды, перспективные для выращивания на партерных газонах.

К данной группе нами отнесены виды, традиционно использующиеся в этом качестве как у нас в стране, так и за границей (Сигалов, 1973). Таковыми являются: *Agrostis stolonifera*, *Festuca rubra*, *Lolium perenne*, *Poa angustifolia*, *P. pratensis*. Эти виды в природных фитоценозах, как правило, являются доминантами и субдоминантами.

2. Виды, перспективные для выращивания в травосмесях.

Сюда мы отнесли виды, обычно не выступающие в качестве доминантов, а если и доминирующие, то не дающие сомкнутого травостоя: *Agropyron cristatum*, *A. desertorum*, *A. fragile*, *Bromopsis inermis*, *B. riparia*, *Dactylis glomerata*, *Festuca polesica*, *F. regeliana*, *F. valesiaca*, *Koeleria cristata*, *K. sabuletorum*, *K. sclerophylla*, *Lolium temulentum*, *Melica transsilvanica*, *Phleum phleoides*, *Ph. pratense*.

По отношению к увлажнению выделены три группы:

1. Засухоустойчивые виды (ксерофиты): *Agropyron cristatum*, *A. desertorum*, *A. fragile*, *Festuca polesica*, *F. valesiaca*, *Koeleria cristata*, *K. sabuletorum*, *K. sclerophylla*, *Poa angustifolia*. Эти виды могут быть рекомендованы для выращивания на участках с лимитированным поливом и на легких (каменистых и песчаных) почвах.

2. Виды, нуждающиеся в умеренном поливе (мезоксерофиты и ксеромезофиты): *Bromopsis inermis*, *B. riparia*, *Dactylis glomerata*, *Festuca regeliana*, *F. rubra*, *Lolium perenne*, *L. temulentum*, *Melica transsilvanica*, *Phleum phleoides*, *Ph. pratense*. Вышеперечисленные виды возможно выращивать на супесчаных и суглинистых, довольно плодородных почвах (черноземы, каштановые).

3. Виды, произрастание которых возможно только на обильно орошаемых участках (мезофиты): *Agrostis stolonifera*, *Poa pratensis*. Эти виды могут легко выращиваться как на легких, так и на тяжелых почвах.

В настоящее время большинство отобранных видов проходит интродукционное испытание в условиях экспериментального участка Ботанического сада Саратовского госуниверситета. В дальнейшем будут разработаны варианты

травосмесей для конкретных природно-климатических районов нашего региона.

Литература

- Агроклиматический справочник по Саратовской области. Л., 1958. 228 с.
Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры). Саратов, 2000. 102 с.
Сигалов Б.Я. Методические основы интродукции трав для газонов // Успехи интродукции растений. М., 1973. С. 300 – 307.
Хессайон Д.Г. Все о газоне. М., 2001. 128 с.

УДК 581.142.036 + 582.669.2

ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CERASTIUM* L.

О.А.Егорова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Почвопокровные растения обогащают окружающую среду минеральными и органическими веществами и часто создают отдельные ландшафты и микроландшафты. Кроме того, они оказывают большое влияние на смену сезонных аспектов в течение всего вегетационного периода (Лукаевич, 1985).

Резко-континентальный климат нашего региона, скромность ассортимента цветочно-декоративных растений в озеленении городов показывает необходимость проведения работ по отбору новых интродуцентов с большой экологической пластичностью, способных в экстремальных условиях давать декоративный эффект.

Перспективным материалом для культивирования в природно-климатических условиях Нижнего Поволжья могут оказаться некоторые виды рода *Cerastium* L. (Cariophyllaceae), относящиеся к группе многолетних почвопокровных и ковровых растений. Это безрозеточные зимнезеленые кистекорневые травянистые хамефиты. Многочисленные вегетативные ветвистые плагиотропные побеги образуют густые дернины, плотным ковром закрывающие землю. Побеги густо облиственные некрупными, линейно-ланцетными листьями. Цветение обильное. Засухоустойчивы. Однако до настоящего времени ясколки не заняли еще достойного места в озеленении Саратовской области. В связи с этим актуально изучение их биологических особенностей и оценка адаптации к экологическим условиям нашего региона. Одним из важных показателей интродукции является всхожесть семян (Нестеренко, 1970; Реймерс, Илли, 1978).

Целью данной работы было изучение семян у растений 5 видов ясколок, произрастающих на коллекционном участке в Ботаническом саду СГУ.

Материал и методы

Семена растений *Cerastium argenteum* Bieb., *C. arvense* L., *C. biebersteinii* DC., *C. tomentosum* L., *C. tomentosum* var. *columnae* собраны с одновозрастных экземпляров. Во всех вариантах опыта использовались семена ясколок 2002 года сбора после 2-х месяцев лабораторного хранения. Показатель посевных качеств семян – масса 1000 штук определяли по стандартной методике. Лабораторную всхожесть семян определяли проращиванием в чашках Петри на фильтровальной бумаге, увлажненной до полной влагоемкости. Показателем энергии прорастания семян в нашем опыте служила дружность прорастания семян на пятые сутки. Повторность опытов 4-х кратная по 100 семян в каждой. Для выяснения влияния температуры на прорастание семян их помещали: в 1 варианте в неотапливаемое помещение с температурой 10-15°C при естественной длине дня, во 2 варианте семена помещали в отапливаемое калорифером помещение; температурный режим поддерживался от 18 до 22°C при естественной длине дня; в 3 варианте использовали термостат ($t = 27-32^\circ\text{C}$) с последующей подсветкой и в 4 варианте после проращивания семян в термостате при t до 32°C сменили t до 18-20°C, поместив чашки Петри с семенами в отапливаемое помещение. Процент всхожести вычисляли по среднему арифметическому показателю из четырех проб. Сравнение значений проводили по методу Фишера. Результаты исследований достоверны на уровне значимости 0,1%.

Результаты и обсуждение

Установлено, что энергия прорастания у исследуемых видов колеблется от 28% до 36% (табл. 1). Различие достоверно ($F 5,74$) лишь между энергией прорастания семян *C. tomentosum* (число проростков 74шт.) и *C. tomentosum* var. *columnae* (число проростков 102 шт.). Различие всхожести семян отмечено между двумя видами *C. argenteum* и *C. tomentosum* var. *columnae* ($F 3,99$).

Таблица 1. Вес и прорастание семян при постоянной температуре 20-22 °C

Название вида	Вес 1000 семян, г.	Энергия прорас- тания, %	Всхожесть семян, %		День появления всходов	
			М	м	первых	массовых
<i>Cerastium argenteum</i>	0,35	34	96*	2	4	5,5
<i>C. arvense</i>	0,24	35	91	2	4	5,5
<i>C. biebersteinii</i>	0,38	32	90	1	3	5
<i>C. tomentosum</i>	0,39	36*	91	3	2	5
<i>C. tomentosum</i> var. <i>columnae</i>	0,30	28*	73*	2	4	6

Примечание: * - различия значимы на уровне 0,05

Опыты по влиянию температуры и освещенности на всхожесть показали, что семена ясколок хорошо прорастают при естественной длине дня (табл. 2). Температурным оптимумом можно считать 18-20° С. При этой температуре всхожесть семян *C. argenteum* составила 96%, *C. tomentosum* и *C. arvense* – 91%, *C. biebersteinii* – 90%. *C. tomentosum*, *columnae* имеет в этом режиме всхожесть 73%. Достоверное различие по проценту всхожести семян отмечено лишь между *C. argenteum* и *C. tomentosum* var. *columnae* ($F=3,99$). Продолжительность прорастания семян варьирует от 6 до 13 дней в зависимости от вида.

При понижении температуры до 10°С всхожесть семян остается высокой – от 70% у *C. tomentosum* var. *columnae* до 92% у *C. arvense*. Хотя продолжительность прорастания семян увеличилась на 2-6 дней и составила 11-15 дней, различие между этими показателями не существенно ($F=0,27-2,93$).

Таблица 2. Период прорастания и всхожесть семян видов рода *Cerastium* L. при разных условиях

Температурный/ световой режим	<i>C. argenteum</i>			<i>C. arvense</i>			<i>C. biebersteinii</i>			<i>C. tomentosum</i>			<i>C. t. var. columnae</i>		
	Всхожесть семян, %		продолжит. растания, сут.	Всхожесть семян, %		продолжит. прорастания, сут.	Всхожесть семян, %		продолжит. растания, сут.	Всхожесть семян, %		продолжит. растания, сут.	Всхожесть семян, %		продолжит. прорастания, сут.
	М	м		М	м		М	м		М	м		М	м	
10-18°С, естеств. длина дня	90	3	11	92	3	12	95*	2	12	89	5	11	70*	1	15
18-22°С, естеств. длина дня	96*	3	8	91	2	8	90	1	6	91	3	7	73*	2	13
27-32°С, темнота + подсвет.	2	-	>25	3	-	>25	1	-	>25	4	-	>25	5	-	>25

Примечание: * - различия значимы на уровне 0,05

При температуре 32°С семена всех видов почти не проросли. Процент всхожих семян колеблется от 1 до 5%. Досвечивание при данном температурном режиме не принесло изменений. Решающим фактором оказалась температура.

При резком снижении температуры с 32°С до 18°С, хотя семена выдерживались в термостате 10-12 дней, всхожесть семян всех исследуемых видов осталась высокой (72-92%), общая продолжительность прорастания составила 19 дней.

Таким образом, реакция семян на температурные воздействия показала, что самой благоприятной постоянной температурой из испытанных является 18-22°С, при этой температуре зарегистрирована высокая всхожесть семян у всех видов ясколок, составившая 73-96%. При повышении температуры до 32°С всхожесть снижается до 1-5%, при понижении температуры до 10°С всхожесть семян оставалась высокой (70-95%), что согласуется с результатами,

полученными ранее другими исследователями. Так, И.И. Мороз (1983), изучавшая гвоздичные природной флоры и, в частности, ясколки, отмечает высокую лабораторную всхожесть (95%) у *Cerastium arvense* L. Высокой, как лабораторной (98%), так и грунтовой (85%) всхожестью обладают семена *Cerastium biebersteinii* DC. при выращивании ее в Крыму (Шестаченко, 1977). Это говорит о том, что семена всех пяти видов прорастают в довольно широком интервале температур.

Полученные нами данные могут быть использованы при разработке практических рекомендаций по культивированию данных видов в условиях Нижнего Поволжья.

Литература

- Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1980. 270с.
- Лукаевич А. Почвопокровные растения в ботанических садах и в озеленении городов Польши // Бюл. ГБС.М., 1985. Вып.138. С.48-52.
- Методические указания по семеноведению интродуцентов. ГБС АН СССР. М., 1980. 64с.
- Мороз И.И. Гвоздичные природной флоры для декоративного садоводства. Киев, 1983. С.28-34.
- Нестеренко В.Г. Всхожесть семян однолетних цветочных растений // Интродукция цветочно-декоративных растений. Кишинев, 1970. С.5-20.
- Реймерс Ф.Э., Илли И.Э. Прорастание семян и температура. Новосибирск, 1978.
- Томилова Л.И. К биологии прорастания семян смолевки башкирской // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1977. С.116-124.
- Шацкая М.Г. Некоторые биологические особенности семян эфемерных растений. Ташкент, 1965. 96с.
- Шестаченко Г.Н. Газоны // Научные основы интродукции и использования газонных и почвопокровных растений. М., 1977. С 182-185.

УДК 581.526.43.+582.675.1

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ РАЗМНОЖЕНИЯ КЛЕМАТИСОВ ЗЕЛЕННЫМИ ЧЕРЕНКАМИ

Т.А. Савина

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Клематисы - наиболее декоративные лианы, успешно культивируемые в наших климатических условиях. Они отличаются не только красочностью цветения, но и его продолжительностью, что нечасто встречается у многолетних растений. Разнообразие форм и окрасок позволяет использовать их в самых различных видах цветочно-декоративного оформления. Клематисы способны задекорировать неприглядный объект или погибшее дерево, украсить вход на

участок или беседку. Они прекрасно смотрятся на опорах на фоне газона или живой изгороди, могут использоваться как почвопокровные растения.

Однако широкое распространение этих перспективных для озеленения растений сдерживается сложностью размножения. Сортовые особенности культурных форм клематисов передаются только при вегетативном размножении: черенкование, прививка, отводки. При массовом размножении наиболее перспективным считается зеленое черенкование. (Ломонос, 1986; Рискетия, 1990; Бескаравайная, 1998). В качестве маточников рекомендуется использовать четырех-пятилетние растения. Причем с одного растения можно срезать не более 1/3 побегов. Количество побегов на одном кусте колеблется от 5-10 до 25-30, в зависимости от сорта. С одного побега можно получить 4-8 черенков. Если от сортов с хорошей побегообразовательной способностью и длинной вегетативной частью побега можно получить 60 черенков, то сорта со слабой способностью к кущению и короткой вегетативной частью способны дать только 8-10 черенков с куста. От сорта зависит и способность черенков к укоренению. Большая работа по изучению возможности укоренения различных сортов крупноцветковых клематисов проделана в Никитском Ботаническом саду (Бескаравайная, 1998). Изучалось 100 сортов и форм клематисов, принадлежащих к различным группам: Жакмана, Витицелла, Ланугиноза, Интегрифолия. Из них у 6 сортов укореняемость составила 81-100 %, у 15 сортов - 61-80 %, у 14 сортов 41-60%, у остальных 65 сортов количество укорененных черенков было менее 40%. Из 35 сортов, укореняемость черенков которых была выше 40%, 20 сортов (57,1%) принадлежат к группе Жакмана, 6 сортов (19,1%) – к группе Витицелла, и только 9 сортов (23,8 %) – к остальным группам. Учитывая данные по количеству черенков, которые можно получить с одного растения, и способность к укоренению различных сортов, можно сказать, что существует большая группа высокодекоративных культиваров, которые не могут быть успешно размножены традиционным способом.

Таким образом, несмотря на внимание исследователей к проблеме размножения клематисов, её нельзя считать решенной. Большое значение при размножении имеют климатические особенности региона, такие, как температура воздуха и почвы во время укоренения, продолжительность вегетационного периода и т.д.

В нашем регионе оптимальные сроки для черенкования клематисов (фаза бутонизации и начала цветения) совпадают с установлением жаркой и солнечной погоды. Температура воздуха в парнике, несмотря на использование притенков и частое опрыскивание, поднимается до 36-37 °С. Из литературных данных известно, что температура выше 30°С губительна для черенков. Поэтому мы проводили опыты по укоренению черенков в два срока: в июне (традиционный) и в августе, когда температура воздуха несколько снижается.

В опыте использовали 4 сорта крупноцветковых клематисов, принадлежащих группе Жакмана: Садуе, Хегли Хайбрид, Ниобе, Николай Рубцов и один сорт, относящийся к группе Ланугиноза - Бал Цветов. Из вегетативной части побегов нарезались стандартные черенки с одним узлом. В качестве стимулято-

ра укоренения использовался гумат натрия. Укоренение проходило в смеси торфа и песка 1:1.

Укоренение зеленых черенков клематиса в зависимости от сроков черенкования

Сорт	июнь				август		
	черенки				черенки		
	Всего (шт.)	С погиб- ши-ми пазушны- ми поч- ками (шт.)	Укорен- ивши- ся (шт.)	Уко- рени- вши- ся (%)	Всего (шт.)	Укорен- ивши- ся (шт.)	Укоренивши- ся (%)
Садуе	22	2	5	22,7	8	6	75,0
Хегли Хайб- рид	22	2	4	18,2	16	11	68,8
Николай Руб- цов	20	--	4	20	15	8	53,3
Ниобе	20	8	10	50	6	4	66,7
Бал цветов	22	--	11	50	21	19	90,5

Как видно из таблицы, количество укорененных черенков (в процентном отношении) в августе значительно выше, чем в июне, однако абсолютные цифры ниже, поскольку в августе число побегов на стадии бутонизации меньше и сами побеги короче, чем в июне. У некоторых сортов в июньском опыте наблюдалась гибель пазушных почек у укоренившихся черенков. Особенно много было таких черенков у сорта Ниоби. К концу августа у молодых растений этого сорта в половине случаев пробудились спящие пазушные почки на месте погибших. Все черенки без пазушных почек были высажены в грунт парника, за ними ведется наблюдение, так как из литературных данных известно, что спящие почки могут пробудиться в течение следующего сезона. При укоренении в августе гибель пазушных почек не наблюдалась.

На примере сорта Хегли Хайбрид изучалось скорость укоренения в зависимости от сроков черенкования. Для этого часть черенков раз в неделю вынималась из субстрата, и отмечалось образование каллуса и появление корешков. В июне появление каллуса отмечено на 4-ой неделе укоренения. Зачатки первых корней появились на 5-ой неделе. Корни длиной 5 см развились на 10-ой неделе укоренения. При августовском черенковании каллус появился в конце второй недели, зачатки первых корней - на третьей неделе, корни длиной 5 см - на 8-ой неделе укоренения. Таким образом, подтвердились литературные данные о тормозящем влиянии высокой температуры на скорость укоренения.

Учитывая данные, полученные в нашем эксперименте, можно сказать, что высокая температура воздуха, характерная для июня-июля в нашем регионе, отрицательно влияет на способность к укоренению у испытанных сортов клематисов. При этом снижается как скорость укоренения, так и количество укоренившихся черенков, наблюдается гибель пазушных почек. Изменение сроков

укоренения на более поздние увеличивает количество укорененных черенков, но не решает проблему получения качественного посадочного материала. Это связано с тем, что при поздних сроках черенкования не у всех сортов можно получить достаточное количество материала для укоренения, не всегда успевают развиться хорошая корневая система и т.д. Необходимо дальнейшее изучение способов вегетативного размножения, а также биологии этой интересной группы растений применительно к климатическим условиям нашего региона.

Литература

- Бескаравайная М.А. Клематисы – лианы будущего. Воронеж, 1998. 176 с.
 Ломонос П.Н. Клематисы в вашем саду. Минск, 1985. 112 с.
 Риекстиня В.Э., Риекстиньш И.Р. Клематисы. – Л., 1990. 287 с.

УДК 57.018 + 582.572.2

ИНТРОДУКЦИЯ НЕКОТОРЫХ СОРТОВ ЛИЛИЙ АЗИАТСКИХ ГИБРИДОВ В УСЛОВИЯХ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Т.Ф. Зайкина, Т.С. Овсянникова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Лилии занимают одно из ведущих мест среди декоративных луковичных растений. Род *Lilium* L. представлен более 100 видами. Подавляющее большинство сортов принадлежит разделу Азиатские Гибриды.

Селекционная работа по созданию новых декоративных сортов лилий началась сравнительно недавно - с начала XX столетия. В последние годы на основе использования новых селекционных методов получены десятки сортов лилий с высокими декоративными качествами, устойчивостью к болезням и вредителям. Международный реестр сортов лилий в настоящее время включает 4000 сортов (Баранова, 1999), из них 1300 сортов относятся к разделу Гибриды Азиатские. Эти сорта разнообразны по форме и окраске цветов, высоте растений, срокам цветения. Они достаточно неприхотливы к условиям выращивания, отличаются морозостойкостью и высокой интенсивностью вегетативного размножения. Все это способствует их широкому распространению во многих климатических зонах.

С целью выявления адаптационных возможностей и выделения перспективных по декоративности и устойчивости к эколого-климатическим условиям Нижнего Поволжья форм проводилось фенологическое и морфометрическое изучение 12 сортов лилий Азиатских Гибридов.

Фенологические наблюдения проводились по общепринятой методике (Методика..., 1976) по срокам и продолжительности вегетации и цветения у 12 сортов: с кремово-желто-розовой окраской – «Алиби», «Белое безмолвие», «Осенние грезы», «Новелла», «Ротонда», «Глафира», «Полярная звезда», «Желтая птица», «Фермата»; с красным окрасом – «Красная поляна», «Ирония», «Мария».

Установлено, что изучаемые сорта по срокам зацветания делятся на три группы (табл.1):

- раннецветущие – 20-23 июня – три сорта: «Алиби», «Белое безмолвие», «Красная поляна»;
- средние цветущие – 25-29 июня – 6 сортов: «Глафира», «Ирония», «Новелла», «Мария», «Осенние грезы», «Ротонда»;
- поздноцветущие – 30 июня-2 июля – 3 сорта: «Желтая птица», «Полярная звезда», «Фермата».

Таблица 1. Фенологическая характеристика лилий

Название сорта	Дата				Продолжительность (дни)		
	Начала отрастания	Цветения		окончания вегетации	от отрастания до зацветания	цветения	вегетации
		начало	отцветания				
Ранние – 20-23 VI							
Алиби	15.IV	20.VI	15.VII	23.IX	67	25	162
Белое безмолвие	15.IV	22.VI	9.VII	26.IX	69	18	165
Красная поляна	20.IV	23.VI	12.VII	23.IX	62	20	157
Средние – 25-28.VI							
Глафира	15.IV	26.VI	10.VII	26.IX	73	15	165
Ирония	15.IV	25.VI	13.VII	20.IX	72	19	159
Мария	15.IV	22.VI	9.VII	23.IX	69	18	165
Новелла	15.IV	25.VI	11.VII	20.IX	72	17	159
Осенние грезы	20.IV	28.VI	13.VII	20.IX	69	16	154
Ротонда	15.IV	28.VI	10.VIII	26.IX	75	13	165
Поздние 30.VI- 2.VII							
Желтая птица	25.IV	2.VII	12.VII	29.IX	69	11	158
Полярная звезда	20.IV	2.VII	15.VII	23.IX	74	14	157
Фермага	23.IV	1.VII	15.VII	29.IX	70	15	160

По продолжительности цветения они делятся на три группы: наименьшая 11-14 дней – 3 сорта; средняя 15-19 дней – 7 сортов; наибольшая – 20-25 дней – 2 сорта. Общая продолжительность цветения лилий – 25 дней: с 20 июня происходит зацветание самого раннего сорта, а 15 июля наступает конец цветения самого позднего. Общая продолжительность вегетации 154-165 дней.

Морфологический анализ вегетативных и генеративных органов показал (табл. 2), что все изучаемые сорта имеют компактную форму куста и по высоте куста делятся на 3 группы: низкие (78,0 - 90,5 см) – 4 сорта; средние (99,5 - 100,5 см) – 3 сорта; высокие (107,5 - 120 см) – 5 сортов. По форме и расположению цветка на стебле соцветия делятся на короткие – 20 - 29 см с 13-14 цветками – 5 сортов: «Алиби», «Глафира», «Ирония», «Новелла», «Осенние грезы» (у сорта «Глафира» побеги фасциированные); средние - 30-37 см с 12-18 цвет-

ками – 5 сортов: «Белос безмолвие», «Желтая птица», «Мария», «Полярная звезда», «Фермата»; высокие – до 45 см с 18-22 цветками – 2 сорта: «Красная поляна» и «Ротонда».

У некоторых сортов соцветия со сложной кистью – 4 сорта: «Желтая птица», «Мария», «Полярная звезда», «Фермата». По форме цветка эти сорта относятся к четырем группам: кубковидная – 3 сорта; чашевидная – 1 сорт; широко открытая – 7 сортов; звездчатая – 1 сорт.

Таблица 2. Морфологическая характеристика лилий

Название сорта	Высота растения (см)	Соцветие			Цветок		
		кол-во цветков	высота (см)	ширина (см)	диаметр (см)	длина цветоноса (см)	форма
Низкие 78,0 – 90,5 см							
Алиби	90,5±0,99	15,2±0,37	25,5±0,46	27,8±0,22	13,8±0,48	7,0±0,28	широко открытая - "
Глафира	81,5±0,51	43,3±0,38	26,6±0,38	26,8±0,18	14,3±0,56	8,4±0,36	
Ирония	85,4±0,4	14,8±0,8	22,0±0,3	20,4±0,3	12,5±0,4	9,6±0,4	чашевидная
Фермата	78,0±0,4	11,5±0,5	31,0±0,4	27,0±0,3	17,3±0,3	7,3±0,3	широкооткрытая
Средние 95,5 – 100,5 см							
Мария	100,5±0,6	13,6±0,3	33,4±0,6	33,0±0,4	14,2±0,6	7,9±0,2	широкооткрытая
Новелла	95,5±0,5	13,0±0,5	29,8±0,3	29,2±0,4	15,0±0,4	9,4±0,3	кубковидная
Осенние грезы	95,6±0,3	13,8±0,3	24,2±0,5	22,6±0,3	13,8±0,4	6,4±0,3	широкооткрытая
Высокие 110 – 120 см							
Белое безмолвие	111,8±0,2	18,4±0,5	31,8±0,3	30,2±0,6	16,8±0,5	8,7±0,3	широкооткрытая
Желтая птица	107,5±0,3	12,2±0,3	30,0±0,5	32,2±0,5	16,3±0,2	7,4±0,2	звездчатая
Полярная звезда	120,0±0,5	16,7±0,3	35,0±0,4	31,3±0,3	16,9±0,3	8,9±0,3	кубковидная
Красная поляна	119,6±0,4	18,2±0,4	43,0±0,3	34,2±0,3	16,5±0,4	8,9±0,3	кубковидная
Ротонда	119,2±0,2	22,0±0,5	42,0±0,3	35,4±0,4	16,7±0,3	8,9±0,4	широкооткрытая

По размеру цветка делятся на средние – 12,5 - 14,9 см (5 сортов); крупные – 15,0 - 17,3 см (7 сортов).

У всех изучаемых сортов на удлиненной части побега возобновления образуются бульбы.

Оценка декоративных признаков лилий показывают, что все эти сорта устойчивы к болезням и вредителям, засухоустойчивы, используются для среза в букеты и в озеленении.

Выводы

1. В эколого-климатических условиях Нижнего Поволжья в озеленении можно использовать все 12 сортов лилий. Высокие декоративные качества имеют следующие сорта: «Ирония», «Ротонда», «Полярная звезда», «Желтая птица».
2. Продолжительность цветения всех сортов 11-25 дней, позволяющая создать декоративный эффект с третьей декады июня по вторую декаду июля.
3. У всех сортов на побегах возобновления образуются бульбы, что способствует быстрому размножению сорта и увеличению количества посадочного материала.
4. Изучаемые сорта устойчивы к неблагоприятным погодным условиям и заболеваниям.

Литература

- Баранова М.В. Лилии. Л., 1990. 384 с.
- Баранова М.В. Луковичные растения семейства лилейных. СПб., 1999. 229 с.
- Завадская Л.В. Интродукция и сортоизучение лилий из раздела Азиатские Гибриды // Тез. докл. III Международной конф. "Цветоводство – сегодня и завтра". М., 1998. С. 107.
- Ларионова Н.И. Селекционное изучение лилий в Казахстане // Тез. докл. III Международной конф. Цветоводство – сегодня и завтра. М., 1998. С.161-162.
- Моторина Н.А. Некоторые итоги интродукции рода *Lilium* L. на Европейском северо-востоке // Тез. докл. III Международной конф. Цветоводство – сегодня и завтра. М., 1998. С. 180-181.
- Орленко М.Л. Отбор наиболее качественных сортов лилий // Тез. докл. III Международной конф. Цветоводство – сегодня и завтра. М. 1998. С.206-207.

УДК 57.082.26

ИНТРОДУКЦИЯ НЕТРАДИЦИОННЫХ КУЛЬТУР В ЗОНЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

В.В. Маевский, З.Д. Ляшенко, Н.В. Назарова, Н.С. Куркин, М.Х. Бояков
Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова

В зоне Нижнего Поволжья в настоящее время увеличиваются площади опустыненных, засоленных и деградированных земель. В результате этого резко падает урожайность естественных кормовых угодий, урожай которых составляют 0,3-0,5 т/га зеленой массы. Для решения задачи по увеличению их урожайности и получению 4,5-5,5 т/га кормовых единиц с улучшенных кормовых угодий и 6,5-7,0 т/га кормовых единиц с богарной пашни, нами была поставлена задача отыскания в природе высокоурожайных, высокопитательных и хорошо поедаемых животными видов дикой флоры.

С этой целью нами были отобраны в различных регионах бывшего СССР образцы перспективных видов разных семейств. Растения испытывались с 1980 по 2001 годы в ОПХ "Бригадное", ОПХ "Волга" Саратовского района, АО "Волга", ГСП "Трудовое" Марковского района, ГПЗ "Алгайский" Новоузенского района и на землях различных хозяйств Алгайского района. Семена некоторых культур передавались другим научным организациям и хозяйствам. Последние сведения о таких культурах опубликованы главным образом до 50-х годов.

В результате исследований нами рекомендуются следующие виды естественной флоры, приведенные в таблице. Полученные результаты показали, что все испытанные виды могут быть рекомендованы как перспективные растения для интродукции в засушливых регионах страны.

Большинство видов можно использовать как кормовые травы, дающие высокие урожаи для получения силоса, сена, кроме того, они могут быть использованы как пастбищные травы.

Основные характеристики растений дикой флоры, испытанных на коллекционном питомнике СГАУ им. Н.И. Вавилова

№ п/п	Виды	Урожайность зеленой массы, т/га		Компо- ненты		Способ упот- ребле- ния
		богара	ороше- ние	про- теин	жир	
1	2	3	4	5	6	7
1.	Крапива двудомная - <i>Urtica dioica</i> L.	5,5-6,0	6,5-7,0	18,5	3,4	силос
2.	Марь белая - <i>Chenopodium album</i> L.	15,0	38,0	16,7	4,2	силос
3.	Лебеда копьевидная- <i>Atriplex calotheca</i> (Rafn) Fries.	28-34,0	50,0- 60,0	17,8	3,7	силос, паст.
4.	Лебеда разносемянная - <i>Atriplex micrantha</i> C.A.Mey.	28-34,0	50,0- 60,0	18,2	3,2	силос
5.	Терескен серый - <i>Krascheninikovia ceratoides</i> (L.) Guddenst.	6,0	-	19,2	2,4	паст.
6.	Прутьяк простертый - <i>Kochia prostrata</i> (L.)Schrad.	6,9-8,7	-	14,7	1,9	паст.
7.	Прутьяк веничный - <i>Kochia scoparia</i> (L.)Shrad	30-40	70,0- 120,0	16,5	9,6	силос
8.	Щирица запрокинутая - <i>Amaranthus retroflexus</i> L.	25,0	60,0	22,4	8,1	силос

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
9.	Вайда ребристая - <i>Isatis costata</i> С.А.Мей.	10-21,0	50,0	21,5	4,6	паст.
10.	Свербига восточная - <i>Bunias orientalis</i> L.	15-20,0	40,0	25,3	3,9	силос, паст.
11.	Катран татарский - <i>Crambe tatarica</i> Sebeok.	20-26,0	53,0	14,7	4,6	паст., силос
12.	Люцерна румынская - <i>Medicago romanica</i> Prod.	7-9,0	41,0	20,5	3,2	паст., силос
13.	Астрагал шершавый - <i>Astragalus asper</i> Jacq.	18,0	-	15,6	2,8	паст.
14.	Астрагал нутовый - <i>Astragalus cicer</i> L.	20,0	-	24,3	3,5	паст.
15.	Астрагал серповидный - <i>Astragalus falcatus</i> Lam.	12-14	-	24,2	3,7	паст., сено
16.	Астрагал солодколистный - <i>Astragalus glycyphyllos</i> L.	26,0	38,0	25,5	3,9	паст., сено
17.	Астрагал бороздчатый - <i>Astragalus sulcatus</i> L.	20,0	-	24,7	4,2	паст., сено
18.	Астрагал прутьевидный - <i>Astragalus varius</i> S.G.Gmel.	12,0	-	23,6	3,9	паст., сено
19.	Солодка голая - <i>Glycyrrhiza glabra</i> L.	18-22,0	65,0	16,2	3,1	паст., сено
20.	Вика тонколистная - <i>Vicia tenuifolia</i> Roth.	12-22,0	55,0	20,7	3,9	все ви- ды
21.	Чина луговая - <i>Lathyrus pratensis</i> L.	13,0- 14,0	-	19,5	5,1	все ви- ды
22.	Полынь Сиверса - <i>Artemisia sieversiana</i> Willd.	15,0- 19,0	-	18,6	4,9	все ви- ды

МИКОЛОГИЯ

УДК 582.284

ХАРАКТЕРИСТИКА РЯДА ДИКОРАСТУЩИХ ШТАММОВ ВЕШЕНКИ С ЦЕЛЬЮ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В ПРАКТИЧЕСКОМ ГРИБОВОДСТВЕ

В.Е.Никитина, Н.А.Маринина*, В.А.Болдырев*, Р.А.Озерова**

Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН

**Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского*

***Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И.Вавилова*

Достаточно широкое культивирование грибов рода *Pleurotus* во многих странах мира, в том числе и России, обусловлено их способностью расти и плодоносить на самых разных лигноцеллюлозных субстратах. Рентабельность производств по выращиванию вешенки во многом зависит от особенностей и состояния культуры применяемой в производстве. Поэтому грибоводство, как отрасль, постоянно нуждается в появлении новых высокоурожайных штаммов. В связи с этим необходим целенаправленный и расширенный поиск и выделение в чистую культуру дикорастущих штаммов вешенки, которые могут использоваться как для непосредственного культивирования, так и в качестве селекционного материала.

Целью настоящей работы было осуществление поиска и выделение культур дикорастущих грибов рода *Pleurotus*, определение видовой принадлежности выделенных штаммов, изучение их свойств и урожайности в сравнении со штаммами, уже широко используемыми в производстве.

Объектом исследований служили штаммы Зоммер и Флорида из коллекции высших грибов лаборатории микробиологии и микологии ИБФРМ РАН, а также четыре дикорастущих изолята *Pleurotus*, обозначенные как Д1, Д2, Волжский, Академический. Сбор плодовых тел грибов, принадлежащих к роду *Pleurotus*, осуществлялся в лиственных и смешанных лесах Саратовской области. Выделение чистых культур с базидиом проводилось по стандартной методике тканевым способом. Культуры подвергались микроскопическому контролю и очистке от посторонней микрофлоры с помощью обычных методов микробиологической техники (Методы ..., 1982). Сведения о местах сбора грибов и древесных породах представлены в таблице 1.

Для определения видовой принадлежности выделенных штаммов использовали описание некоторых характерных признаков плодовых тел, предложенное Л.В. Гарибовой с сотр. (1992). Результаты показали, что базидиомы образуют сrostки по 4-7 (реже более 7) штук; шляпка 10-12 см в диаметре, округлая, раковиновидная, плоская, реже воронковидная; пластинки серовато-белые до кремовых, низбегающие; ножка 3-6 x 1,1-2 см, серовато-белая, в нижней части опушенная; мякоть серовато-белая, плотная; споровый порошок лилово-серый. Таким образом, по признакам базидиом найденные дикорастущие изоляты были определены как принадлежащие к виду *Pleurotus ostreatus* (Fr.) Kumm.

Для подтверждения видовой принадлежности, кроме исследований на стадии плодовых тел, проводили определение культур по ключу, касающемуся их мицелиальных форм, предложенному теми же авторами (Гарибова и др., 1992). В связи с этим изучались характеристики роста выделенных культур на сусло-агаре в чашках Петри: скорость роста, зональность колонии гриба, структура и окраска мицелия, определение качественных реакций на полифенолоксидазы.

Таблица 1. Первичные сведения о выделенных дикорастущих штаммах вешенки

Штамм	Период сбора	Место сбора (Адм. район)	Древесная порода	Дата получения плодовых тел в лабораторных условиях
Д1	сентябрь 98	Лысогорский	<i>Populus nigra</i>	07.05.99
Д2	октябрь 98	Базарно- Карабулакский	<i>Ulmus pumila</i>	05.05.99
Волжский	октябрь 98	Базарно- Карабулакский	<i>Tilia cordata</i>	31.04.99
Академический	октябрь 98	Воскресенский	<i>Populus tremula</i>	02.05.99

Для изучения линейного роста изучаемую культуру высевали равным количеством в центр чашки Петри с сусло-агаром и выращивали в термостате при 26°C. Диаметр колонии измеряли в двух взаимно перпендикулярных направлениях на 3, 5, 7, 9 сутки роста. Полученные результаты представлены в таблице 2.

Таблица 2. Линейный рост штаммов *P. ostreatus* на среде сусло-агар

Штамм	Радиус колонии, мм			
	3-й сутки	5-е сутки	7-е сутки	9-е сутки
Д1	10,6	20,7	35,2	43,0*
Д2	7,3	19,3	33,8	43,0*
Волжский	10,5	23,8	35,5	43,0*
Академический	13,4	27,4	43,0*	-

* Полное зарастание чашки Петри

Наиболее быстрый рост, т. е. полное зарастание чашки Петри с сусло-агаром на 7-е сутки культивирования, наблюдался у штамма Академический.

Штаммы Д1 и Волжский имеют практически равные показатели, а штамм Д2 наименее активен среди исследуемых культур по показателям линейного роста колоний.

Все выделенные штаммы по скорости роста (табл.3) относятся к быстрорастущим, что характерно для производственных штаммов *P. ostreatus* (Лекомцева и др., 1997). По типу окраски мицелия среди изучаемых штаммов наблюдалось некоторое однообразие. Штаммам Д1, Волжский и Академический свойственна белая окраска, штамму Д2 - светло-желтая.

Таблица 3. Основные показатели ключа к определению видовой принадлежности выделенных штаммов *P. ostreatus*

Штамм	Структура мицелия	Зональность колонии	Скорость роста, см/сут	Окраска мицелия	Цветовая реакция с	
					бензидином	α -нафтолом
Д1	высокий, пушистый	слабо выражена	0,50	белая	коричневая	фиолетовая
Д2	высокий, пушистый	слабо выражена	0,48	светло-желтая	коричневая	фиолетовая
Волжский	высокий, пушистый	ярко выражена	0,50	белая	коричневая	фиолетовая
Академический	высокий, пушистый	ярко выражена	0,50	белая	коричневая	фиолетовая

При этом у Д2 на 7-е сутки роста появлялось кольцо с янтарно-желтым окрашиванием. Изученным штаммам *P. ostreatus* на первых этапах роста не свойственно проявление зональности. Позднее, к 7-м суткам, появляется выраженная зональность. В процессе роста мицелий имеет равномерно-пушистую структуру. К 9-м суткам или позднее иногда формируются мицелиальные тяжи с узелками, как показатель старения мицелия.

Известно, что при идентификации мицелиальных ксилотрофов в природных субстратах необходимо знать особенности вегетативных структур грибов. Среди исследований морфологии мицелия ксилотрофов с помощью микроскопии следует отметить работу А.С. Бухало и др. (1985), где рассматриваются особенности мицелия *in vitro* у культивируемых видов съедобных грибов. Характерной морфологической особенностью гиф высших базидиомицетов является наличие пряжек на диплоидном мицелии, которые представляют собой небольшие дугообразной формы клетки, расположенные против поперечной перегородки гифы. При многократных пассажах в лабораторных условиях может идти процесс дедикариотизации гиф, сопровождающийся потерей пряжек, что, в свою очередь, приводит к потере урожайности, т.е. снижению образования плодовых тел (Бухало и др., 1988). В связи с этим вопрос о стабильности морфологического признака, а именно наличия пряжек на гифах, имеет большое значение.

В нашей работе определялось число пряжек на мицелии 9-дневных культур *P. ostreatus*. В процессе исследования были отмечены различия во внешнем виде и количестве пряжек, а также толщине гиф мицелия дикорастущих штаммов. Как видно из таблицы 4 и в связи с вышеизложенным, можно предположить, что штаммы Д1 и особенно Академический наиболее урожайные из всех в нашем эксперименте.

Таблица 4. Особенности внешнего вида мицелия *P. ostreatus* в световом микроскопе (40x10)

Штамм	Количество пряжек	Вид пряжек	Сравнительная толщина гиф
Д1	$3,7 \pm 0,2$	одиночные, медальонные	средние
Д2	$1,6 \pm 0,1$	парные, медальонные	тонкие
Волжский	$2,6 \pm 0,4$	мелкие, одиночные, без зазора	средние
Академический	$2,8 \pm 0,1$	крупные, одиночные, медальонные	толстые

Проведены сравнительные исследования физиологии роста и накопления биомассы выделенных культур и производственных штаммов Зоммер и Флорида на жидкой питательной среде – 2 пивном сусле.

Как видно из рис. 1, исследуемые штаммы к 7-м суткам выращивания разделились на 3 группы: штамм Д2 накапливает менее 2 г/л, Зоммер, Волжский, Флорида и Академический – от 2 до 3 г/л, штамм Д1 – более 3 г/л сухой биомассы. Но к 14 суткам картина меняется. Штаммы Академический и Д2, накапливая биомассу с прежней интенсивностью, показывают наименьшие результаты – 4,38 и 2,74 г/л соответственно. Штамм Д1, резко снижая активность, теряет ведущее положение – 5,57 г/л, в то время как Зоммер, Волжский и Флорида увеличивают темпы накопления биомассы. Причем Волжский (7,24 г/л), незначительно уступая штамму Зоммер (8,27 г/л), показывает большие результаты, нежели Флорида (6,19 г/л). В связи с этим штаммы Волжский и Д1 представляют интерес в качестве продуцентов биомассы кормового и пищевого назначения, а также промежуточного жидкого посевного материала для производства коммерческого мицелия.

Параллельно с определением сухой массы мицелия проводили микроскопические исследования глубинного мицелия. В глубинной культуре внутривидовые штаммовые различия, заметные у мицелия, выращенного на твердом субстрате, не выражены.

Внешний вид пряжек у всех 6 исследуемых штаммов принимает одинаковые очертания. Количество пряжек на гифах чистой культуры приближается к 2 в поле зрения. Толщина гиф уменьшается по сравнению с субстратным мицелием.

Отношение сухой
биомассы к
объему среды, г/л

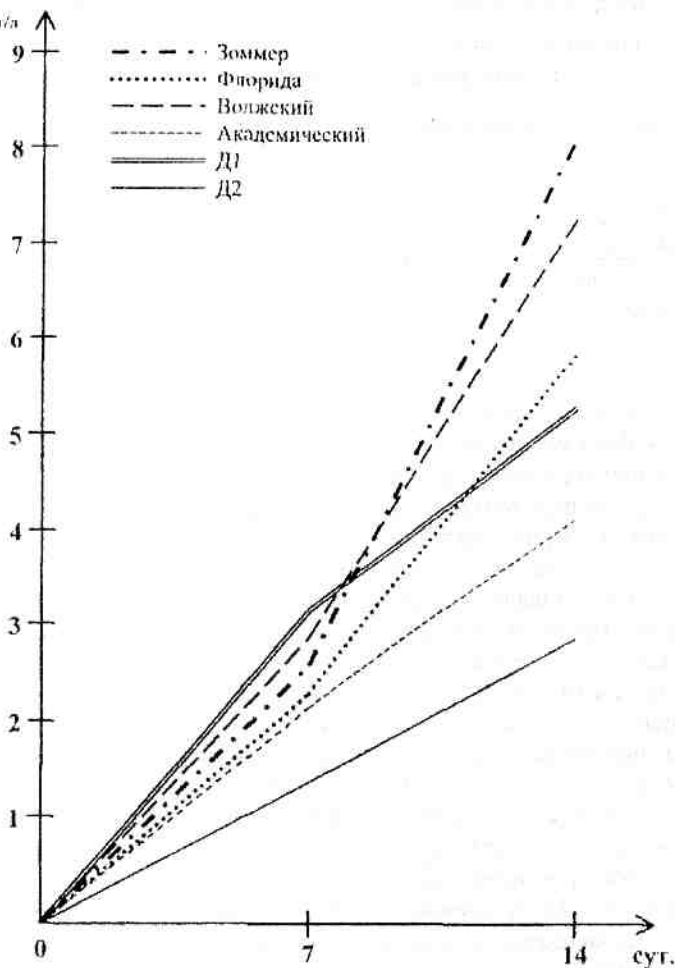


Рис. 1 Накопление сухой биомассы различными штаммами *P. ostreatus*.

Исследуемые штаммы показали высокую ферментативную активность. Изучение 6 штаммов *P. ostreatus* показало, что все они обладают полифенолоксидазной активностью (табл. 5).

У всех штаммов выявлено наличие лакказы и пероксидазы. Тирозиназа в пробах не обнаружена. Нужно отметить, что у выделенных нами 4 дикорастущих штаммов цветовые реакции на лакказу и пероксидазу проявлялись примерно через 10 мин после внесения реактива, а у производственных штаммов Зоммер и Флорида это время составляло 60 мин. Если учесть, что проявление реакции в течение ча-

са - показатель высокой активности, то полученные результаты свидетельствуют об очень высокой ферментативной активности изучаемых штаммов.

Таблица 5. Цветовые химические реакции (время появления окраски, мин после начала реакции) на оксидазы у *P. ostreatus*

Штамм	Фенолоксидазы	Лакказы	Тирозиназа	Пероксидаза
Д1	+	10	—	10
Д2	+	10	—	10
Волжский	+	10	—	10
Академический	+	10	—	10
<i>Sommer</i>	+	60	—	60
<i>Florida</i>	+	60	—	60

Для оценки урожайности дикорастущих штаммов *P. ostreatus* получали плодовые тела. В первую очередь необходим подбор контрольного штамма. В связи с тем, что наиболее распространенными в грибоводстве являются штаммы Зоммер и Флорида, мы сочли возможным использовать их в качестве стандарта.

Чтобы дать оценку урожайности новых штаммов по сравнению с производственными штаммами, мы постарались свести до минимума влияние всех посторонних факторов. В первую очередь следует обратить внимание на качество посевного мицелия. Необходимым условием является его однородность, т.е. он выращен на субстрате одного происхождения, по одной технологии и имеет одинаковый возраст. Это важно в связи с тем, что от качества посевного материала зависит его приживаемость, а в конечном счете и урожайность грибов. В течение 2 недель с субстрата снимали плодовые тела с размером шляпки от 4 до 7 см и с ножкой не длиннее 4 см. В связи с тем, что плодовые тела вешенки очень гигроскопичны, и их масса может меняться с изменением влажности окружающей среды, определяли содержание сухого вещества в полученных плодовых телах, высушивая их до постоянного веса. Для оценки величины урожайности штаммов делали расчет по предложенному А.И. Ивановым и Л.В. Гарибовой (1989) способу, исходя из общепринятой доли содержания воды в плодовом теле - 90% от массы гриба.

Полученные результаты позволяют судить об урожайности изучаемых штаммов. Из рис. 2 видно, что по этому показателю Академический превышает производственные штаммы, а Волжский, уступая Зоммер, все-таки урожайнее, чем Флорида. Штаммы Д1 и Д2 значительно отстают по этой характеристике как от Зоммер и Флорида, так и от дикорастущих Академического и Волжского.

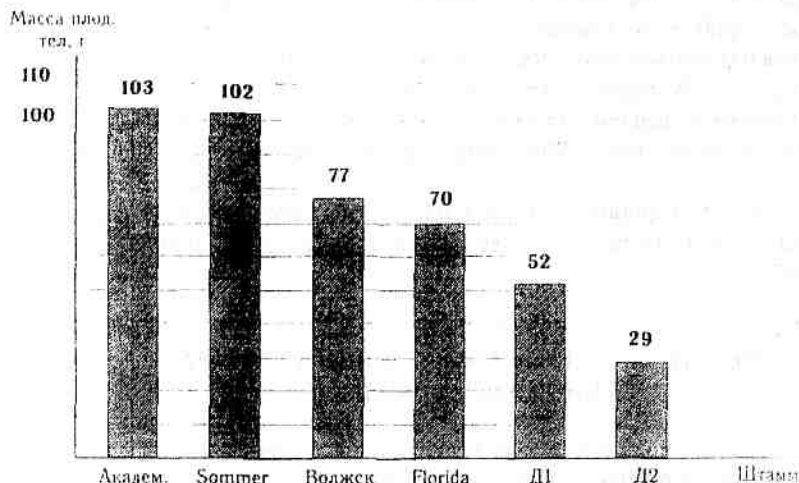


Рис. 2. Урожайность дикорастущих и производственных штаммов *P. ostreatus*

Таким образом, собранные в Саратовской области дикорастущие штаммы вешенки выделены в чистую культуру и зарегистрированы в коллекции высших грибов лаборатории микробиологии и микологии ИБФРМ РАН как Д1, Д2, Волжский и Академический. Установлено, что все 4 выделенные штамма являются *P. ostreatus* (Fr.) Kumm. - вешенка обыкновенная, или устричная. Наибольшим накоплением биомассы в жидкой культуре характеризуется штамм Волжский, который по этому показателю превосходит производственный штамм Флорида и незначительно уступает производственному штамму Зоммер. Другие исследуемые штаммы обладают меньшей скоростью накопления биомассы. Штамм Академический имеет наиболее высокую урожайность, по которой превышает производственные штаммы Зоммер и Флорида. Штамм Волжский характеризуется большей урожайностью, чем Флорида, но меньшей, чем Зоммер. Штаммы Д1 и Д2 являются наименее урожайными. На основании изученных свойств дикорастущих штаммов рекомендуем к внедрению в практическое грибоводство штаммы Академический и Волжский как перспективные.

Литература

- Методы экспериментальной микологии. Киев, 1982, 550 с.
- Гарибова Л.В., Барсукова Т.Н., Иванов А.И., Иманкулов М.О. Виды вешенок, перспективные для промышленного культивирования // Биол. науки. 1992. Вып. 3, С. 109 – 115.
- Лекомцева С.Н., Чайка М.Н., Инсарова И.Д., Гарибова Л.В. Характеристика некоторых видов и штаммов грибов из рода *Pleurotus* // Наука и практика грибоводства: Материалы IV Междунар. конф. Москва, 1997. С. 57 – 60.

Бухало А.С., Загордонец О.А., Шашек В. Исследование культур высших базидиальных грибов в сканирующем электронном микроскопе. I. Пряжки. // Микология и фитопатология. 1985. Т.19. Вып. 3. С. 199 – 202.

Бухало А.С., Митропольская Н.Ю., Качуровская В.П., Косман Е.Г. Биологические особенности вешенки обыкновенной *P. ostreatus* (Fr.) Kumm. При длительном культивировании // Микология и фитопатология. 1988. Т. 22. Вып. 5. С. 385 – 388.

Иванов А.И., Гарибова Л.В. Методика оценки урожайности новых штаммов *P. ostreatus* (Jaca.: Fr.) Kumm. // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23. Вып. 5. С. 485 – 487.

УДК 582.284

ОСОБЕННОСТИ РОСТА МИЦЕЛИЯ *LENTINUS EDODES* НА РАЗЛИЧНЫХ СРЕДАХ

В.Е.Никитина, Р.А.Озерова*, О.М.Цивилева

Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН

* Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И.Вавилова

С древних времен *Lentinus edodes*, или шиитакэ, или черный лесной гриб считают эликсиром жизни. В естественных условиях он встречается только в лесах Дальнего Востока, Японии, Китая, Кореи и на Филиппинах, и уже более двух тысяч лет используется в пищу и для лечебных целей. В последнее время интерес к шиитакэ резко возрос, что связано с его поистине уникальными целебными свойствами.

В мировом производстве грибов *L. edodes* занимает второе место после шампиньонов. В России культивирование шиитакэ только начинается. Процесс получения плодовых тел в искусственных условиях состоит из двух этапов. На первом этапе выращивают мицелий сначала на различных плотных и жидких средах, а затем на зерне, на втором - получают плодовые тела грибов на древесных обрезках или на опилках лиственных пород деревьев. Для наиболее успешного внедрения данной культуры в практическое грибоводство необходимо провести подбор наиболее подходящих для каждого штамма питательных сред на всех этапах его производства.

Целью настоящей работы было изучение мицелиального роста *L. edodes* на минеральных и органических средах. Объектом исследования служили штаммы *L. edodes* 2Т, F-249, NY и 0779 из коллекции высших базидиальных грибов ИБФРМ РАН (г. Саратов). В эксперименте использовали минеральную среду Планкетта и 5 вариантов органических сред: мелассу, солодовый экстракт, пивное сусло, пшеничную муку, муку с дубовым отваром.

Оценку роста культуры на плотной среде проводили по ростовому коэффициенту, на жидких средах – по накоплению биомассы (Бисько и др., 1983; Бухало, 1988; Александрова и др., 1998; Методы ..., 1982)). Результаты учитывали через день, начиная с 5-го дня при культивировании на плотной среде и с 1-го дня – на жидких средах.

Рост на минеральной среде. На плотной среде все штаммы образовывали колонии средней плотности (2 балла по трехбалльной системе) высотой около 2 мм, однако линейный рост колоний различался (табл. 1). Наибольшую активность в освоении питательной среды показал штамм F-249, диаметр колоний которого быстро увеличивался, и на 17-е сутки мицелий занял всю поверхность чашки Петри. Ростовой коэффициент был самый высокий, при этом с 5-го по 11 день он снижался, а затем оставался примерно на одном уровне. Линейный рост штаммов 2Т и NY различался незначительно, но был несколько хуже, чем у F-249. Штамм 0779 с первых дней культивирования рос гораздо медленнее, чем другие. Все три штамма также показали снижение скорости роста, но в последние дни наблюдений активность их несколько возросла. Изученные штаммы шиитакэ относятся к медленнорастущим, поскольку ростовой коэффициент был ниже 50.

Таблица 1. Рост штаммов *L.edodes* на плотной среде

Время, сут.	Диаметр колонии, мм				Ростовой коэффициент			
	2Т	NY	F-249	0779	2Т	NY	F-249	0779
5	25,3	22,5	37,3	17,5	20,2	18,0	29,8	14,0
7	28,8	29,0	43,4	23,1	16,5	16,6	24,8	13,1
9	33,3	34,6	50,8	26,9	14,8	15,4	22,6	12,0
11	37,3	39,4	59,3	29,6	13,6	14,3	21,6	10,8
13	45,5	45,0	69,8	34,1	14,0	13,8	21,5	10,5
15	56,8	56,9	79,8	42,3	15,1	15,2	21,3	11,3
17	70,3	73,9	90,0	53,5	16,5	17,4	21,2	12,3

При культивировании на жидкой среде Планкетта наблюдение проводили в течение 13 дней. При этом в первые семь дней температура поддерживалась на уровне $(30-32)^{\circ}\text{C}$, а затем $-(22-25)^{\circ}\text{C}$. Периодически для лучшей аэрации культуры проводили перемешивание среды в сосудах.

Как оказалось, при глубинном культивировании условия роста были более благоприятными для штаммов 2Т и NY, которые с первых же дней стали активно наращивать биомассу. Снижение температуры культивирования привело к более интенсивному росту мицелия, и на 13-е сутки вес сухой биомассы составил соответственно 52,3 мг/л и 50,3 мг/л.

Штаммы 0779 и F-249 в первые сутки накопили в 2 раза меньшую биомассу, но уже с третьих суток она была даже несколько выше, чем у двух первых. При этом штамм F-249 показал наилучшие результаты, однако при резком снижении температуры его активность уменьшилась, и в конце эксперимента биомасса составила лишь 35,7 мг сухого веса на 1 литр среды. В то же время на штамм 0779 это оказало стимулирующее действие, и на 13-е сутки его масса практически не отличалась от таковой штаммов 2Т и NY.

Рост на органических средах. Меласса является отходом свеклосахарного производства, широко используется для производства пекарских дрожжей, спирта, считается перспективным сырьем для выращивания вешенки и опенка зимнего (Тихомиров, 1999; Новаковская, 1979). Однако при использовании мелассы для глубинного культивирования шиитаке штаммов F-249 и 2Т роста мицелия не обнаружено.

Солодовый экстракт и пивное сусло богаты органическими веществами, содержат до 40% пентоз, белки, аминокислоты, ферменты, ростовые вещества и применяются в основном в пивоварении и производстве пекарских дрожжей для получения посевного материала – чистой культуры (Тихомиров, 1999; Новаковская, 1979). Эти среды оказались благоприятными для шиитаке, причем штаммы 2Т и F-249 росли с одинаковой интенсивностью, наибольший прирост биомассы получен на средах с содержанием 3% и 4% сахаров (табл.2).

Таблица 2. Накопление биомассы на органических средах, г/л

Концентрация сахаров, %	Солодовый экстракт	Пивное сусло
1	2,06	2,08
2	3,99	2,61
3	5,07	4,82
4	-	5,20

Учитывая высокую стоимость данного сырья, было решено проверить рост шиитаке на пшеничной муке, как более доступной и дешевой среде. При использовании среды с 1,5% муки было отмечено накопление мицелия во всех пробах и через три недели биомасса штамма F-249 составила 4,69 г/л, штамма NY – 4,53 г/л, штамма 2Т – 4,52 г/л.

Известно, что экстракты высших растений оказывают стимулирующее действие на высшие базидиальные грибы (Бисько и др., 1983). Поскольку в природе шиитаке растет на деревьях семейства буковых, нами было решено добавить в качестве стимулирующего вещества отвар дубовых опилок. В опыте использовали мучные среды с концентрацией отвара от 3 г/л до 30 г/л и два штамма – F-249 и NY.

Стимулирующее действие экстракта дубовых опилок отмечено у обоих штаммов. При этом лучшие результаты получены со штаммом F-249, который реагировал на все дозы, особенно на концентрацию экстракта выше 2,0 %. Штамм NY лучше отреагировал на внесение 0,6% и 2,5% экстракта, но прирост биомассы был незначительным и не превышал 120% по сравнению со средой без экстракта. При других концентрациях добавок нарастание биомассы было еще меньшим.

Таким образом, получение мицелия *L. edodes* возможно на различных средах: минеральной среде Планкетта, солодовом экстракте, пивном сусле и мучной среде. Наиболее высокие результаты отмечены на органических средах, но

предпочтение следует отдать дешевому и доступному сырью – мучной среде. Внесение в эту среду экстракта дубовых опилок оказывает стимулирующее действие на рост мицелия шиитаке. Наиболее продуктивным при культивировании на мучной среде оказался штамм F-249, максимальное количество биомассы отмечено при внесении в среду экстракта дубовых опилок в концентрации (20-30) г/л.

Литература

Бисько Н.А., Бухало А.С. Вассер С.П. и др. Высшие съедобные базидиомицеты в поверхностной и глубоинной культуре. Киев, 1983. 312 с.

Бухало А.С. Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре. Киев, 1988. 143 с.

Александрова Е.А., Завьялова Л.А., Терешина В.М. и др. Получение плодовых тел и глубоинного мицелия *L. edodes* // Микробиология, 1998. Т.67. № 5. С.649-654.

Методы экспериментальной микологии. Справочник. Киев, 1982. 550 с.

Тихомиров В.Г. Технология пивоваренного и безалкогольного производств. М., 1999. 448 с.

Новаковская С.С. Справочник технолога дрожжевого производства. М., 1979. 288 с.

ГЕНЕТИКА И ЦИТОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.3 + 581.163

НОВЫЙ ПОДХОД К ИСПОЛЬЗОВАНИЮ АНТМОРФОЛОГИЧЕСКОГО МЕТОДА ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ АПОМИКСИСА У ЗЛАКОВ

Н.А.Пишkinsкая, О.И.Юдакова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

В основу антморфологического метода выявления апомиксиса у растений, предложенного С.С.Хохловым и разработанного им и его учениками (Хохлов, Зайцева, Близнак, 1973; Хохлов, Зайцева, Куприянов, 1978; Куприянов, 1989), положено представление о том, что переход на апомиктичное размножение приводит к изменениям в развитии и строении цветка, которые достаточно легко диагностируются и могут быть использованы для идентификации апомиктичных форм. Эти изменения затрагивают как морфологию цветка, так и те интимные процессы, которые протекают в генеративных органах и лежат в основе развития семени. Главное внимание в этой методике уделено качеству пыльцы, как наиболее доступному для диагностики признаку апомиксиса. Показателем качества пыльцы является СДП – степень дефектности пыльцы растений, которую определяют как отношение дефектных пыльцевых зерен к общему количеству исследованных. Подробную методику определения СДП можно найти в работах П.Г.Куприянова (1975, 1983). С помощью методов вариационной статистики он обосновал надежность антморфологического метода выявления апомиктичных форм и установил границу, разделяющую половые и апомиктичные виды по признаку «качество пыльцы». Ей соответствует СДП = 11,7%.

Общезвестно, что популяции всех видов покрытосеменных характеризуются наличием определенного процента стерильной пыльцы. Уровень содержания стерильной или дефектной пыльцы зависит от способа размножения, плоидности растений, гибридности и других характеристик системы репродукции. Принимая во внимание то, что апомиктичные популяции часто состоят из растений с разными уровнями плоидности, диагностику апомиксиса следует проводить с учетом не только величины СДП, но и ее варьирования как в пределах одной особи, так и в популяции.

Необходимо подчеркнуть, что и С.С.Хохлов и П.Г.Куприянов считали антморфологический метод методом диагностики не претендующим на окончательное заключение о наличии этого явления. Он позволяет лишь сузить круг исследования за счет исключения из него видов с нормальной пыльцой.

Наличие взаимосвязи между качеством пыльцы и апомиксисом полностью подтвердили результаты наших многолетних исследований эмбриологии злаков. Однако мы пришли к выводу о необходимости нового подхода к использованию антморфологического метода. Процедура определения СДП является довольно трудоемкой и длительной, так как она включает микроскопический анализ значительного количества пыльцевых зерен (до 600 штук на одно

растение) и биометрическую обработку полученных данных. В то же время получаемые результаты носят предварительный характер, а окончательный вывод о наличии апомиксиса дает только исследование женской генеративной сферы. В связи с этим было желательно найти достаточно надежный визуальный критерий, на основании которого можно различать пыльцу половых и апомиктических форм.

Материал и методы

Однократная фиксация эмбриологического материала (соцветий) производилась в период открытого цветения природных популяций злаков в разных географических регионах бывшего СССР.

Видообразец – случайная выборка растений – включал в среднем от 10 до 20 растений. Для фиксации использовали ацетоалкоголь (3:1) или смесь Чемберлена (Паушева, 1970), а для окраски – ацетокармин или гематоксилин. Окрашенные целиком соцветия промывали проточной водой в течение суток. Затем под биоаклюяром препаровальными иглами выделяли пыльники, в капле дистиллированной воды иглой раскрывали их и извлекали пыльцу. Остатки пыльника удаляли, а на пыльцу наносили каплю кармина, тщательно перемешивали и добавляли каплю глицерин-желатина, предварительно разогретого на водяной бане. Еще раз все тщательно перемешивали, препарат накрывали покровным стеклом и подсушивали.

Для определения СДП производили подсчет разных типов пыльцевых зерен в нескольких полях зрения, охватывая не менее 100 штук. За нормальную принимали пыльцу хорошо окрашенную, выполненную, однородную по размеру. Все другие категории пыльцевых зерен (слабоокрашенные, плазмолизированные, крупные, мелкие, пустые) в соответствии с антморфологическим методом считали дефектными. Пыльцу для анализа брали с разных частей соцветия. СДП популяции определяли как среднее арифметическое СДП отдельных растений.

Результаты исследований

В таблице 1 представлены результаты анализа качества пыльцы в популяциях, у которых на основании исследования женской генеративной сферы установлен половой способ размножения. Всего таких популяций – 33. Примерно половина из них имела высокое качество пыльцы, то есть величина СДП не достигала пограничной величины (11,7%). В трех популяциях (*Bromopsis variegata*, *Phalaroides arundinacea*, *Elymus caninus*) наблюдалось незначительное превышение этого показателя, а в остальных – уровень стерильности был достаточно высоким. Снижение качества пыльцы у половых видов могло быть вызвано несколькими причинами.

Таблица 1. Качество пыльцы в половых популяциях

Вид	Место обитания популяции	Качество пыльцы (СДП, %)
<i>Agrostis borealis</i>	Якутия	Незрелая пыльца
<i>A.clavata</i>	Камчатка	5,3
<i>A.scabra</i>	Камчатка	6,8
<i>Alopecurus pratensis</i>	Приполярный Урал	24,7*
<i>Beckmannia syzigachne</i>	Камчатка	0,0
<i>Bromopsis canadensis</i>	Камчатка	9,5
<i>B.erecta</i>	Северный Кавказ	2,4
<i>B.pumpehiana</i>	Камчатка	8,5
<i>B.gordjagii</i>	Северный Кавказ	2,4
<i>B.variegata</i>	Северный Кавказ	11,7
<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	Камчатка	53,1*
<i>Colpodium humile</i>	Саратовская обл.	8,2
<i>Elymus caninus</i>	Приполярный Урал	12,5
<i>E.jacutensis</i>	Якутия	5,3
<i>E.mutabilis</i>	Приполярный Урал	13,5
	Камчатка, г. Елизово	13,3
	Камчатка, побережье Тихого океана	19,7*
<i>Elytrigia lolioides</i>	Саратовская обл.	9,1
<i>Festuca rubra</i>	Якутия	9,0
<i>Glyceria lithuanica</i>	Камчатка	62,7**
<i>Leymus mollis</i>	Камчатка	5,4
	Саратовская обл.	10,0
	Приполярный Урал	31,9**
<i>Melica nutans</i>	Камчатка	67,8*
<i>Milium vernale</i>	Северный Кавказ	6,5
<i>M. effusum</i>	Камчатка	5,9
<i>Phalaroides arundinacea</i>	Камчатка	15,4
<i>Phleum alpinum</i>	Камчатка	20,1*
<i>Ph.phleoides</i>	Саратовская обл.	30,3*
<i>Ph.pratensis</i>	Саратовская обл.	6,5
<i>Poa alpigena</i>	Камчатка	59,6*
<i>P.annua</i>	Камчатка	60,0*
	Сибирь, р.Усть-Нерта	11,2

Примечание: * Поздний срок фиксации материала; ** Вегетативное размножение.

Во-первых, как показал анализ состояния женской половой сферы, в ряде популяций фиксация материала была произведена в завершающий период цветения, когда прошло оплодотворение и начался естественный процесс отмирания пыльцы (*Melica nutans*, *Alopecurus pratensis* и др.). Во-вторых, причиной высокой СДП мог стать переход популяции на вегетативное размножение, которое сопровождается подавлением семенной репродукции. На это, в частности, указывал высокий уровень дегенеративных процессов в женской генеративной сфере, например у *Glyceria lithuanica* и *Poa annua*. И, в-третьих, к сни-

жению качества пыльцы могла приводить полиплоидность отдельных растений в некоторых популяциях (*Bromopsis variegata*, *Milium vernale* и др.), на что указывала полинуклеолярная структура ядерного аппарата. Следует отметить, что характерной особенностью пыльцы половых форм является однородность ее по размеру. Как нормальные, так и дефектные пыльцевые зерна имеют одинаковую величину, но первые выполнены, а вторые характеризуются либо разной степенью плазмолиза, либо полным отсутствием содержимого.

Данные о качестве пыльцы в популяциях, в которых на основании анализа женской генеративной сферы установлены эмбриологические признаки апомиксиса, представлены в таблице 2. Таких популяций – 26. Уровень дефектности пыльцы (СДП) между популяциями колеблется в широких пределах: от 14,6% у *Festuca valesiaca* до 98% у *Poa glauca*.

Внутри популяции также наблюдается значительное варьирование величины СДП. Например, у разных растений *Festuca drimeja* (выборка составила 13 особей) качество пыльцы колебалось от слабой дефектности (СДП не превышала 10%) до полной стерильности. Нормальная (выполненная, неплазмолизированная пыльца) у одних особей была однородной, у других – различалась по размеру и степени окрашенности. Аналогичная ситуация наблюдалась у *F.jimilensis*: из 10 растений у трех пыльца была нормальной, а у остальных СДП колебалась от 13,1 до 44,7%.

Дисперсионный анализ и вычисление коэффициента вариации показали достоверность различий между отдельными особями по СДП, а также зависимость качества пыльцы от положения цветка в соцветии.

В разных популяциях одного вида разной была не только средняя степень дефектности пыльцы, но и распределение растений в выборках по данному показателю (рис.1).

Для *F.gigantea* определена доля влияния на качество пыльцы двух факторов: принадлежности пыльцы разным особям и положения цветка в соцветии. Для первого она составила 29%, а для второго – 16%. Остальное приходится на долю неисследованных и случайных факторов.

Степень дефектности пыльцы в популяции *F.valesiaca* из коллекции Ботсада СГУ колебалась от 33,3 до 70,1% и в среднем составила 51,3%. В данном случае низкое качество пыльцы можно было бы целиком отнести на счет апомиксиса, так как у этого вида нами установлена апоархеспория¹.

¹ апоархеспория – один из типов апомиксиса, при котором зародышесый мешок развивается из соматической клетки семязпочки.

Таблица 2. Качество пыльцы в апомиктичных популяциях злаков

Вид	Место обитания популяции	Качество пыльцы (СДП, %)
<i>Festuca drimeja</i>	Северный Кавказ	32,0
<i>F. gigantea</i>	Окрестности г. Саратова	41,3
	Абхазия	10,0
<i>F. jumlensis</i>	Северный Кавказ	20,8
<i>F. rubra</i>	Приполярный Урал	26,7
	Камчатка, г. Елизово	35,8
	Камчатка, побережье Тихого океана	52,9
<i>F. ruprechtii</i>	Абхазия	10,6
<i>F. sulcata</i>	Северный Кавказ	38,2
<i>F. valesiaca</i>	г. Саратов, Ботсад СГУ*	51,3
		14,6
	Окрестности г. Саратова	19,7
<i>Hierochloa glabra</i>	Камчатка, г. Елизово	91,5
	Камчатка, побережье Тихого океана	81,0
<i>Koeleria sabuletorum</i>	Окрестности г. Саратова	Незрелая пыльца
<i>Poa angustifolia</i>	Камчатка	48,5
	Приполярный Урал	28,8
	Якутия	63,8
	г. Саратов	25,5
<i>P. glauca</i>	Якутия	98,0
<i>P. macrocalyx</i>	Камчатка	79,6
<i>P. malacantha</i>	Камчатка	41,0
<i>P. nemoralis</i>	Камчатка	53,9
<i>P. pratensis</i>	Камчатка	29,2
	г. Саратов	31,9
<i>P. radula</i>	Камчатка	87,7
<i>P. sublanata</i>	Камчатка	77,2

Примечание: * Популяция была исследована дважды в разные сезоны.

Однако имелась и другая причина: популяция находилась на начальном этапе семяобразования, когда начался естественный процесс дегенерации мужских половых клеток. В этой же популяции в другой сезон средняя СДП равнялась 14,6%, но качество пыльцы среди растений довольно значительно варьировало. Пыльца была неоднородна по размеру, и у разных растений доминировали разные типы пыльцевых зерен.

В другой популяции *F. valesiaca* из Саратовской области было исследовано 30 растений. Средняя СДП составила 19,7%. Несмотря на сравнительно невысокий уровень дефектности, варьирование пыльцы по размеру было очень значительным: коэффициент вариации колебался от 65,2 до 117,7%. Величина СДП достоверно возрастала с уменьшением диаметра дерновины.

У *F. ruprechtii* при низком уровне средней СДП (10,6%) качество пыльцы в популяции варьировало от 100%-ной фертильности до 18%-ной дефектности. И у этого вида в пределах пыльника наблюдалась неоднородность пыльцы по размеру. Изменения в структуре цветка у некоторых экземпляров

F.ruprechtii говорили о том, что колебания уровня дефектности могут быть связаны с переходом от обособлости к раздельнополости. Так, в верхних цветках колосков верхней части соцветий завязи были мелкими и часто не содержали зародышевого мешка, а в пыльниках развивалось большое количество пыльцы. В нижних цветках колосков средней и нижней частей соцветий завязи были крупными, а вместо тычинок имелись стаминодии.

В двух камчатских популяциях зубровки (*Hierochloe glabra*) пыльцы у растений было мало, или она отсутствовала совсем. Почти полная пыльцевая стерильность была обусловлена не только апомиксисом, но и тем что популяция находилась в завершающей фазе цветения.

Все изученные виды мятлика имели низкое качество пыльцы (см. таблицу 2), что в значительной степени связано с апомиксисом, так как все популяции характеризовались автономным эмбриогенезом. При разных величинах СДП (от 28,8% у *Poa angustifolia* до 98% у *P.glausa*) во всех изученных популяциях наблюдалось сильное варьирование размеров пыльцы. Так, например, у *P.malacantha* диаметр пыльцы колебался от 0,06 до 5,15 мкм, а у *P.macrocalyx* — от 0,08 до 6,35 мкм. В пыльниках было много пустых пыльцевых зерен.

Обсуждение

Проведенное исследование показало, что в большинстве случаев между половыми и апомиктичными популяциями злаков существуют значительные различия по признаку «качество пыльцы». Однако такая закономерность проявляется только при условии правильного выбора времени фиксации материала (начальная стадия открытого цветения). Поздний срок фиксации искажает действительную картину состояния мужской генеративной сферы у половых видов, значительно повышая уровень дефектности за счет начала естественных дегенеративных процессов. С другой стороны, даже при своевременной фиксации, влияние таких факторов как полиплоидия и переход на вегетативное размножение снижает качество пыльцы. В результате этого величина СДП половых видов может сравняться, а иногда и превысить СДП псевдогамных апомиктов, качество пыльцы которых бывает достаточно высоким, что связано с необходимостью у них оплодотворения для развития эндосперма. Таким образом, действие целого ряда факторов может стереть грань между качеством пыльцы половых и апомиктичных популяций и затруднить диагностику апомиксиса.

Однако при совпадении количественных показателей СДП у половых и апомиктичных популяций, качественные характеристики пыльцы всегда остаются разными. У половых форм пыльца однородна по размеру, а у апомиктичных — легко визуально разделяется на три группы: крупная, средняя и мелкая.

Варьирование размера пыльцы апомиктов может быть следствием ее генетической неоднородности, обусловленной такими явлениями как нередукция, анеуплоидия, дополнительные деления половых клеток. Они могут приводить к формированию разных типов пыльцы: нередуцированной, редуцированной,

анеуплоидной и с дополнительными спермиями, которые неизбежно будут иметь разный размер. В соответствии с антморфологическим методом нормальными считаются только выполненные пыльцевые зерна среднего размера, а крупные и мелкие — дефектными. Такое определение, на наш взгляд, является некорректным, так как разные по размеру и пloidности, но выполненные пыльцевые зерна могут, а скорее всего, должны быть функциональными. Формирование генетически неоднородной пыльцы, на наш взгляд, является одним из механизмов регуляции соотношения пloidности зародыша и эндосперма. Большинство апомиктических злаков являются факультативными апомиктами, у которых наряду с разными типами нередуцированных зародышевых мешков развиваются и нормально функционируют редуцированные эуспорические. Обеспечить оптимальное соотношение пloidности зародыша и эндосперма во всех типах женских гаметофитов можно, в том числе, и за счет производства генетически неоднородной пыльцы.

В отличие от апомиктов, для половых форм формирование генетически и, как следствие, морфологически неоднородной пыльцы имело бы противоположный эффект, так ее участие в оплодотворении привело бы к дисбалансу пloidности зародыша и эндосперма. Отклонение от соотношения $2n:3n$, характерное для половых видов, нарушило бы процессы эмбрио- и эндоспермогенеза (Ноглер, 1990; Haig, Westoby, 1991) и снизило семенную продуктивность. В связи с этим, если у половых видов в результате спонтанных нарушений микроспорогенеза и образуются отклоняющиеся типы пыльцевых зерен, то только в единичном количестве.

Учитывая все вышесказанное, в качестве основного критерия при диагностике апомиксиса антморфологическим методом вместо количественной оценки степени дефектности пыльцы целесообразнее использовать визуальный признак «морфологическая неоднородность пыльцы». Это значительно сокращает и упрощает анализ.

Литература

- Куприянов П.Г., Жолобова В.Г. Уточнение понятий нормальная и дефектная пыльцы в антморфологическом методе // Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов, 1975. Вып.3. С.47-52.
- Куприянов П.Г. Соотносительная роль факторов, вызывающих появление дефектных пыльцевых зерен в природе // Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов, 1983. Вып.5. С.3-33.
- Куприянов, П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160с.
- Ноглер Г.А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции и биотехнологии. Т.2. М., 1990. С.39-82.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1970.- 45 с.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Близинок Л.А. Антморфологический метод обнаружения апомиктических форм в природе // Проблемы апомиксиса у растений и животных. Новосибирск, 1973. С.19-21.

Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических форм во Флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.

Haig D., Westoby M. Genetic imprinting in endosperm – its effect on seed development in crosses between species, and between different ploidies of same species, and its implication for the evolution of apomixis // Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) Biol. Sci. 1991. N 333. P.1-13.

УДК 581.163

ПОЛУЧЕНИЕ ФОРМ КУКУРУЗЫ С ЗАМЕЩЕННОЙ ЦИТОПЛАЗМОЙ МЕТОДОМ АНДРОГЕНЕЗА IN VIVO

А.Н. Завалишина, В.С. Тырнов

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) широко используется в селекции при получении гетерозисных гибридов растений. Кроме того, цитоплазма может оказывать влияние на устойчивость к факторам внешней среды и заболеваниям, длительность вегетационного периода, качество белка, урожайность и ряд других признаков (Орлов, 2001). Все это свидетельствует о важной роли цитоплазмы в изменении признаков и необходимости исследования закономерностей их проявления.

Изменчивость признаков под влиянием цитоплазмы исследуют, как правило, в потомстве, полученном путем реципрокных и насыщающих скрещиваний. Однако эти методы не позволяют достаточно полно и точно дифференцировать вклад генома и плазмона, так как этим методам может сопутствовать ряд явлений, искажающих результаты – кроссинговер, предпочтительное отхождение отдельных хромосом материнской формы в женские гаметы, влияние спорофита и др. Более привлекательно использование для создания аллоплазматических линий явления андрогенеза in vivo. Его суть заключается в следующем. При оплодотворении, в силу ряда причин, спермий замещает ядро яйцеклетки. В результате развивается андрогенный зародыш, имеющей материнскую цитоплазму и ядро отцовского родителя. Среди андрогенных растений встречаются гаплоиды и диплоиды. Частота встречаемости андрогенных особей в норме в природе крайне низкая. Для кукурузы установлена средняя частота встречаемости андрогенеза от 1:80000 до 1:800000 (Chase, 1969; Тырнов, 1986). Вместе с тем у этой культуры была обнаружена линия, имеющая ген *ig* (indeterminate gametophyte), у которой андрогенез встречался с частотой свыше 2 % (Kermicle, 1969, 1971, 1994). Такая частота позволяла использовать эту линию в практической селекции для ускоренного создания аналогов линий с ЦМС.

Линия с геном *ig* (W23 *ig*) была получена нами из Краснодарского НИИСХ. Однако она оказалась крайне позднеспелой. Начало цветения наступало только в конце августа в нашей зоне Юго-Востока. Поэтому было необходимо создать более скороспелые, вызревающие андрогенезиндуцирующие формы кукурузы, которые можно было бы использовать как для практической селекции, так и для фундаментальных исследований. Это, естественно, требо-

вало выяснения, какими будут эффекты гена *ig* при перемещении его в иную генотипическую среду. Далее необходимо было создать андрогенезиндуцирующие аналоги с цитоплазмами разных типов и, наконец, получить андрогенные гаплоиды или диплоиды и на их основе - линии, имеющие одинаковые геномы на разных цитоплазмах. Дополнительной задачей было введение в андрогенезиндуцирующие линии доминантных генов пурпуровой окраски зародыша, что позволяет выявлять андрогенные особи в сухих зерновках.

Материал и методы

Линия Wisconsin 23 *ig* (W23*ig*) была использована в качестве источника гена *ig*. Этот ген способствует не только возникновению андрогенных зародышей, но и дает плейотропный эффект, который является следствием ряда отклонений в строении женского гаметофита (Lin, 1978, 1981; Тырнов и др., 1980; Enaleeva et al., 1995; Еналеева и др., 1998) и проявляется в возникновении полиэмбрионии и зерновок с дефектным эндоспермом (Kermicle, 1969, 1971; Тырнов, 1986). Опираясь на эти легко диагностируемые признаки, было несложно вести отбор особей, несущих ген *ig*. Окраска зародыша и зерновки обусловлена генами *A C R nj:cudu*. Эти гены имеет исходная линия W 23 *ig*.

Нами ранее была получена линия Зародышевый маркер (ЗМ), которая зацветала в конце июля - начале августа и полностью вызревала в местных условиях. Она была отобрана в самоопыленных потомствах гибрида РЕМ х АД-3. РЕМ (Purple embryo marker) - широко используемый генетический маркер (Chase, 1969); линия АД-3 - среднеспелая линия из коллекции отдела генетики Ботанического сада Саратовского университета. Эта линия несет рецессивный ген *gl1* - glossy (глянцевые листья у проростков). Благодаря этому гену можно контролировать случайное переопыление пылью других линий, а также легко выявлять матроклинные особи моно- и полиэмбрионного происхождения.

Линии W 23 *ig* и ЗМ *gl1* были скрещены и самоопылены. Для создания более скороспелых форм с геном *ig* и маркирующей системой *A C R nj:cudu* были использованы среднеспелые линии АД-2, Гл-1 и CI88002 как источники нормальной цитоплазмы. Как источники ЦМС тексасского (Т) и молдавского (М) типов использовали линии WF9T, WF9M, W155T, Слава М и Г23Т.

В качестве мужских родителей (доноров ядра) при получении андрогенных растений использовали линии - Коричневый маркер (КМ), Коричневый маркер Саратовский (КМС), Рисовая 645, Stock 6, ВГ-10, ВГ-12, Тестер Мангельсдорфа (ТМ) и новые линии из Отдела селекции кукурузы НИИСХ Юго-Востока, обозначенные номерами 2309, 2366, 2374. Создание андроиндуцирующих форм проходило в несколько этапов: скрещивание, самоопыление или бэккроссы и отбор по желательным признакам.

Для получения андрогенных растений проводились следующее. Андрондукторы с геном *ig* изолировались пергаментными пакетами. Приблизительно на 3-4 день после появления пестичных нитей производили опыление. Полученные зерновки разделяли на 2 партии - с окраской зародыша и ее отсутствием. Затем все зерновки проращивали в кюветах на фильтровальной бумаге. Ок-

рашенные зерновки проращивали для выявления случаев полиэмбрионии и андрогенных и матроклинных растений среди близнецов.

Число хромосом подсчитывалось в ацетокарминовых препаратах давленных корешков проростков на стадии 2-х – 3-х листьев.

Результаты и обсуждение

Скрещивание $W23 \text{ ig } A \text{ C Rnj:}cudu \times 3M \text{ gl } I \text{ A C R nj:}cudu$ предотвратило возможность расщепления по генам окраски и позволило значительно упростить работы по отбору. Уже в следующем поколении были получены гомозиготы по генам *ig* и *gl* 1, и дальше отбор велся только по разным другим признакам – высота, устойчивость к болезням, длина вегетационного периода и др.

Таким путем была получена линия $3M \text{ ig, gl } 1$, позволяющая легко выявлять андрогенные и матроклинные растения и по скороспелости сходная с линией $3M$. На базе этой линии на следующем этапе работы были созданы аналоги андроиндукторов на разных цитоплазмах, включая вызывающие ЦМС типа $T, -S, -C$. Для этого использовали линии, указанные в разделе "Материал и методы". Каждую из них опыляли пылью линии $3M \text{ ig gl } 1$. Затем производили насыщающие скрещивания и отбор до тех пор, пока на указанных цитоплазмах не были получены линии-аналоги $3M \text{ ig gl } 1$.

Получение андрогенных растений на разных цитоплазмах при использовании форм с геном *ig*.

Линии-аналоги с геном *ig* были использованы в качестве материнских форм для получения андрогенных растений. Результаты представлены в таблицах 1 и 2 и 3. При использовании 7 различных мужских родителей и материнской линии $3M \text{ ig gl } 1$ на цитоплазме $W23$ (нормального типа) андрогенные гаплоиды получены во всех вариантах (Табл.1). Всего выявлено 65 андрогенных гаплоидов и один диплоид среди 139931 проростков. Средняя частота андрогенеза составила 1: 2120. Самая высокая встречаемость андрогенных гаплоидов отмечена для линии ВГ-12 (1: 693), наиболее редкая – для линии Тестер Мангельсдорфа (ТМ) (1:11868).

В таблице 2 даны результаты, полученные при использовании одного мужского родителя (линии КМ) для опыления разных материнских форм, представленных линиями аналогами $3M \text{ ig gl } 1$ на разных цитоплазмах, включая стерильные T и M типов. Андрогенные гаплоиды получены на всех стерильных и нормальных цитоплазмах. Всего из 80339 проростков выявлены 31 гаплоид и 6 андрогенных диплоидов, 4 из них – на цитоплазме с ЦМС молдавского типа, 2 – на нормальных цитоплазмах.

Частота андрогенеза в этом опыте варьировала от 1: 718 до 1: 6170 и в среднем составляла 1: 2171.

Таблица 1. Частота андрогенеза при использовании линии 3M ig, gl1 с нормальной цитоплазмой линии W23

Мужской родитель	Число		Число зерновок на гаплоидах
	проростков	андрогаплоидов	
КМ	67723	25	4, 6, 7, 12, 19, 25
КМС	7994	2	2,3
Рисовая 645	6530	2	
Stock 6	32448	16+1*	1, 7, 8, 11, 13, 18, 20, 21, 24
ВГ-10	1590	2	
ВГ-12	11778	17	2, 2, 3, 3, 5, 6
ТМ	11868	1	19
Всего	139931	65+1*	

Примечание: * андрогенный диплоид

В таблице 3 представлены данные по использованию явления андрогенеза *in vivo* для практических целей – создания стерильных аналогов линий. Андрогенезиндуцирующие формы с ЦМС были использованы в качестве материнских форм и опылены линиями, предоставленными Отделом селекции кукурузы НИИСХ Юго-Востока.

В результате были получены андрогенные гаплоиды на цитоплазмах с ЦМС техасского и молдавского типов и один андрогенный диплоид на цитоплазме техасского типа. Всего в этом опыте среди 30950 проростков выявлены 9 гаплоидов и 1 диплоид андрогенного происхождения. Средняя частота андрогенеза – 1: 3095, ее варьирование – от 1:1688 до 1: 7355.

Всего во всех опытах выявлено среди 251220 проростков 105 гаплоидов и 8 диплоидов андрогенного происхождения. Таким образом, средняя частота андрогенеза составила 1: 2223. Это намного ниже, чем наблюдалось (Kermicle, 1969, 1971, 1994) у исходной линии в США. Связано ли это с внешними факторами, использованием других отцовских родителей, влиянием на ген *ig* каких-то генов, полученных при создании новых андроиндукторов, предстоит уточнить. Однако необходимо отметить, что у исходной линии в условиях г. Саратова (Тырнов, Хохлов, 1974; Тырнов и др., 1980; Тырнов, 1986) и г. Краснодара (Чумаков, 1977) высокие частоты андрогенеза не отмечались. Они лежали в пределах 0,1-0,2 %. Андроиндуцирующая способность новых аналогов с геном *ig*, полученных М.В. Чумаком, проявлялась в пределах частот, наблюдаемых нами – до 1: 2000 (Чумаков, 1977; Конформе, 1985).

В США были получены новые линии с геном *ig*, индуцирующие андрогене-

Таблица 2. Андрогенез у аналогов линии 3М ig, gl 1 с разными цитоплазмами при использовании пыльцы линии КМ

Источник цитоплазмы	Число			Число зерновок на гаплоидах
	Проростков	андрогаплоидов	андродиплоидов	
АД-2 (N)	6170	0	1	
ГЛ-1 (N)	3692	1	1	
CJ 880 O2 (N)	5490	1	0	
Г23 (T)	9540	5	0	1,10
WF9 (T)	12696	10	0	1,1,2,2,2,3,6,8,10
WF9 (M)	4306	6	0	1,3,3,4,8,12
Слава (M)	38445	8	4	1,3,4,6,7,9
Всего	80339	31	6	

Таблица 3. Андрогенез у аналогов линии 3М ig gl 1 с ЦМС

Источник цитоплазмы	Мужской родитель	Число		Число зерновок на гаплоидах
		проростков	андрогаплоидов	
WF9 (T)	Л 2309	8442	4+1*	14,30,34,40
WF9 (T)	Л 2374	5341	2	25,35
WF (T)	Л 2366	4611	1	70
Слава (M)	Л 2309	7355	1	30
Слава (M)	Л 2374	5201	1	14
Всего		30950	9+1*	

Примечание: * андрогенный диплоид

нез с частотами 2,6 – 8 % (Kindiger and Hamman, 1992). В Краснодаре средняя частота андрогенеза у этих линий была - 0,19 %, в лучшем варианте - 0,51 %. Созданные новые аналоги, соответствующие условиям Краснодара индуцировали андрогенез с еще более низкими частотами (0,01 – 0,11 %) (Шацкая, Щербак, 1999). Тем не менее, частоты андрогенеза даже в пределах 1: 2000 – 1: 5000 значительно превышают таковые для обычных линий – 1: 80000 – 1: 800000 (Chase, 1969; Тырнов, 1986).

Поскольку для создания аллоплазматических линий может быть достаточно одного-двух андрогенных гаплоидов, то требуется анализировать менее 10000 зерновок, что не является слишком сложной процедурой. Следует отметить, что по окраске зародыша можно отбраковать более 90 % гибридов. Поэтому проращивать приходится значительно меньшее количество зерновок. Проращивание всего материала, видимо, целесообразно при решении научных

задач, например, для выявления всех случаев андрогенеза. Так, нами при проращивании зерновок было выявлено более 3000 полиэмбрионов и среди них найдены двойни, в которых андрогенные гаплоидные близнецы сочетались в одном случае с матроклинным гаплоидом, в другом – с гибридным диплоидом.

Получение потомства на андрогенных гаплоидах и диплоидах.

Андрогенные гаплоиды и диплоиды были выращены в грунте на экспериментальном участке. Фенотипически они полностью соответствовали их мужскому родителю, за исключением того, что гаплоиды были их уменьшенной копией. Получить потомство андрогенных диплоидов было несложно. Они были самоопылены или, при наличии ЦМС, опылены соответствующим мужским родителем. Как правило, початки были полностью озерненными.

Большинство андрогенных гаплоидов было опылено соответствующим опылителем, то есть пылью той линии, которая являлась его мужским родителем. Несколько гаплоидов не были опылены вследствие отсутствия пыльцы необходимой линии во время их цветения. При опылении андрогенных гаплоидов нормальной пылью диплоидных растений на них завязалось небольшое число зерновок с нормальными диплоидными зародышами. В таблицах 1, 2 и 3 в колонке справа представлены цифры, которые соответствуют количеству зерновок, завязавшихся на андрогенных гаплоидах. Оно варьировало от 1 до 70 зерновок на один початок. Из 56 полученных початков лишь на 6 завязалось по одной зерновке, на остальных их было значительно больше и вполне достаточно для практической работы. В сгруппированном виде завязываемость выглядит следующим образом: 1-5 зерновок дали 41 % початков, 6-10 зерновок – 23 %, 11-20 зерновок – 18 %, 21- 40 зерновок - 16 %. На одном початке завязалось 70 зерновок.

Возможно, завязываемость на гаплоидах зависит от генотипа. В тех случаях, когда в качестве мужского родителя (донора ядра андрогенных гаплоидов) использовалась одна и та же линия КМ, то завязываемость на гаплоидах находилась в пределах от 1 до 12 зерновок (Табл. 2). При других генотипах она выше, в частности, у линии Stock 6 - от 1 до 24 зерновок на гаплоид, причем в большинстве случаев - от 7 до 20 (Табл.1). Наибольшая завязываемость отмечена для андрогенных гаплоидов, полученных от линий НИИСХ Юго-Востока (от 14 до 70). Механизмы формирования нормальных зародышевых мешков у гаплоидов достаточно хорошо изучены (Звержанская, Шишкинская, 1976). У гаплоидов кукурузы нормальные макрогаметофиты возникают с частотами 3 – 10 %, на отдельных растениях – до 28 %. Они развиваются вследствие нередукции, отхождения хромосом к одному полюсу, нарушения цитокинеза, деления унивалентов, спонтанной диплоидизации макроспор и, возможно, еще каких-то других причин. Видимо, от действия отдельных факторов или их совокупности, возможность формирования полноценных макрогаметофитов может меняться в значительной степени.

Как правило, андрогенные гаплоиды представляют уменьшенную копию отцовской формы. Однако отмечен случай, когда при опылении типичного ан-

дрогенного гаплоида пыльцой его мужского родителя возникло потомство, которое несколько отличалось от мужской родительской линии. Андрогенный гаплоид КМ на цитоплазме с ЦМС молдавского типа был опылен пыльцой исходной линии КМ. На гаплоиде завязалось 5 зерновок, из которых выросло 5 растений, имеющих все признаки КМ, кроме цвета растений. Они имели светло-коричневую окраску в отличие от интенсивно коричневой окраски, как самого андрогенного гаплоида, так и растений исходной линии КМ. При последующем опылении этих растений пыльцой с коричневых растений линии КМ в потомстве возникали еще более светлые растения, хотя они сохраняли все другие признаки линии КМ.

Ранее при проведении беккроссов с целью перевода линии КМ на цитоплазму Т и М типов стерильности мы неоднократно наблюдали подобное явление. Однако предположительно объяснять его можно было изменением ядерных генов вследствие гибридизации, кроссинговера и других причин. Появление аналогичных признаков у андрогенных гаплоидов указывало на то, что цитоплазма может влиять на экспрессию ядерных генов. Таким образом, использование андрогенеза открывает перспективы не только для создания стерильных аналогов, но и для исследований в новом направлении ядерно-цитоплазматических эффектов, их роль в эволюции, селекции и возможности прикладного использования.

Работа выполнена при поддержке грантом НП «Университеты России» (№ УР.07.01.0601).

Литература

- Еналеева Н.Х., Отыкало О.В., Тырнов В.С. Фенотипическое проявление мутации *ig* в мегагаметофите кукурузы линии Зародышевый маркер // Генетика. 1998. Т.34, № 2. С. 259 – 265.
- Звержанская Л.С., Шишкинская Н.И. Мейоз и формирование мужского и женского гаметофитов у гаплоидов // Гаплоидия и селекция. М.: Наука. 1976. 221 с.
- Конформе Ч.Ц.И. Изучение гаплоидного апомиксиса и комбинационной способности автодиплоидных линий кукурузы // Автореферат дисс. ... канд. с.-х. наук. Краснодар, 1985. 23 с.
- Орлов П.А. Взаимодействие ядерных и цитоплазматических генов в детерминации развития растений. Минск, 2001. 170 с.
- Тырнов В.С. Андрогенез *in vivo* у растений // Биология развития и управление наследственностью. М., 1986. С. 138 – 164.
- Тырнов В.С., Хохлов С.С. Андрогенез у покрытосеменных растений // Генетика. 1974. Т.10, № 9. С.154 – 167.
- Тырнов В.С., Завалишина А.Н., Образцова О.А. Фенотипическое проявление гена *ig* у кукурузы // Генетика развития растений. Ташкент, 1980. С.14 – 15.
- Чумак М.В. Получение и выделение матроклиных и андрогенных гаплоидов кукурузы // Автореферат дисс. ...канд. биол. наук. Л., 1977. 18 с.

Шадкая О.А., Щербак В.С. Использование модифицированной *ig*-системы для создания новых форм кукурузы с повышенным андрогенезом // Генетика, селекция технология возделывания кукурузы. Краснояр, 1999. С. 211 – 218.

Chase S.S. Monoploids and monoploids-derivatives of maize // Bot. Rev., Vol.35, № 2. P.117 – 167.

Enaleeva N., Otkalo O., Tyrnov V. Cytological expression of *ig* mutant in megagametophyte // Maize Genetics Coop. NL. 1995. Vol.69. P.121.

Kermicle J.L. Androgenesis conditioned by a mutation in maize // Science. 1969. Vol.166, № 3911. P. 1422 – 1424.

Kermicle J.L. Pleiotropic effects on seed development of the indeterminate gameto-phyte gene in maize // Amer.J.Bot. 1971. Vol.58, № 1. P. 1 – 7.

Kermicle J.L. Indeterminate gametophyte (*ig*): Biology and use. In: The Maize Handbook. M. Freeling and V. Walbot (eds). New York, Springer-Verlag. 1994. P. 388 – 393.

Kindiger B. and Hamann S. Generation of haploids in maize: a modification of the indeterminate gametophyte (*ig*) system // Report of Southern Plains Range Research Station (USA). 1992.

Lin B.Y. Structural modifications of the female gametophyte associated with the indeterminate gametophyte (*ig*) mutant in maize // Can.J.Genet. and Cytol. 1978. Vol.20, № 2. P.249 – 257.

Lin B.Y. Megagametogenetic alterations associated with the indeterminate gametophyte (*ig*) mutation in maize // Rev. brasil. biol. 1981. Vol.41, № 3. P. 557 – 563.

УДК: 575.42 + 581.3

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРОЯВЛЕНИЯ АПОМИКСИСА У КУКУРУЗЫ ЛИНИИ АТ-3 ПОСЛЕ ОПЫЛЕНИЯ

Н.В. Апанасова, В.В. Титовец

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Линии кукурузы с генами партеногенеза (АТ-1 и АТ-3) были получены на кафедре генетики Саратовского государственного университета (Тырнон, Еналеева, 1983; Тырнон, 1997). Они используются для изучения закономерностей апомиксиса, а также для получения гаплоидов и создания нередуцированных апомиктов (Тырнон, 2002). Проводилось также цитоэмбриологическое исследование изолированных неопыленных початков (Enaleeva, Tyrnov, 1997; Титовец и др., 2002).

Вместе с тем, представляют интерес данные об особенностях зародышевых мешков (ЗМ) и происходящих в них процессах при опылении. Необходимость изучения предрасположенности к партеногенезу при опылении и потенциальном или реальном оплодотворении может определяться разными причинами. Так, в результате плохой изоляции, разрыва изолятора, проникновения насекомых и других неконтролируемых причин может происходить случайное

переопыление. При отборе на апомиксис могут обнаруживаться особи, своевременно не изолированные, но обладающие какими-то ценными признаками (скороспелость, многопочатковость и др.). Также может возникнуть необходимость предварительной оценки материала в производственных посевах, где изоляция не проводилась. Во всех таких случаях желательно отличать пути происхождения зародышей или, по крайней мере, на фоне связанных с оплодотворением процессов выявлять способность к партеногенезу.

Кроме того, у ряда видов кастрация и изоляция цветков затруднена из-за их небольших размеров, асинхронности цветения и др. При обследовании на апомиксис дикорастущей флоры нередко приходится сталкиваться с ситуацией, когда интересные экземпляры находятся в цветущем состоянии. Поэтому кукуруза представляет интерес как удобный модельный объект для получения информации, необходимой для работы с другими видами.

Материал и методы

Исследовалась партеногенетическая линия кукурузы АТ-3, опыленная пыльцой линии Зародышевый маркер. Экспериментальные растения выращивались в поле. Период массового цветения растений приходился на конец июля – начало августа. Початки изолировали пергаментными пакетами до появления пестичных нитей. Початки фиксировали в ацетоалкоголе на третьи сутки после опыления, затем переводили в спирт (70 %).

Зародышевые мешки (ЗМ) извлекались тонкими препаровальными иглами из предварительно окрашенных ацетокармином и мацерированных цитазой семян с использованием стереомикроскопа. Препараты ЗМ заключались в глицерин и исследовались на микроскопе «Bioval» с увеличением 10×40, 10×60.

Результаты и обсуждение

Всего исследовано 450 ЗМ. Установлено, что часть их даже на одном початке может содержать или половые, или партеногенетические проэмбрио. Их происхождение может быть достаточно точно определено. Половые зародыши возникают, как правило, после начала развития эндосперма, в то время как партеногенетические – чаще всего развиваются даже при неслившихся поллярных ядрах. Кроме того, партеногенетические зародыши отличаются более мелкими размерами.

Оплодотворение линии АТ-3 идет асинхронно (см. таблицу). Обращает на себя внимание тот факт, что большинство ЗМ оставалось неоплодотворенным, хотя согласно литературным данным (Чеботарь, 1972), через трое суток после опыления почти все ЗМ должны быть оплодотворенными. Причины этого явления требуют дальнейшего изучения. Вместе с тем, и остальные процессы оплодотворения не соответствовали их классическим описаниям для кукурузы. Встречались ЗМ со следами проникновения пыльцевых трубок (ПТ) в одной из синергид, но нередко (3,3 %) ПТ проникали в обе синергиды. Одновременно встречались ЗМ с развитием полового зародыша и эндосперма (8, 7 %). В то

же время асинхронно шло развитие партеногенетических зародышей. Они могли быть двуклеточными (1,1%) или глобулярными (5,1%). Также отмечались случаи двух зародышей при наличии яйцеклетки (0,7%).

Дополнительным признаком предрасположенности к партеногенезу может служить полигаметия. Под термином «полигаметия» подразумевается наличие в ЗМ дополнительных яйцеклеток и яйцеклеткоподобных синергид. В данном материале встречались ЗМ с яйцеклеткоподобными синергидами (0,2%), яйцеклеткоподобной синергидой и глобулярным зародышем (0,7 %), яйцеклеткоподобной синергидой и двуклеточным зародышем (0,7 %) (см. таблицу).

Количество ЗМ с признаками, характеризующими предрасположенность к партеногенезу и апомиксису, было практически одинаковым (около 21%) в опытах с опылением и без опыления при изолированных початках.

В изученном материале половой эндосперм имеет типичное для ку-

Строение зародышевых мешков партеногенетической линии
кукурузы АТ-3 после опыления

Особенности ЗМ	Количество ЗМ	
	абс.	%
Оплодотворенные		
Зародыш + эндосперм	39	8,7
Проникновение пылевых трубок	15	3,3
Неоплодотворенные		
Типичные	357	79,3
Двуклеточный зародыш	5	1,1
Глобулярный зародыш	23	5,1
Двуклеточный зародыш + яйцеклеткоподобная синергида	3	0,7
Глобулярный зародыш + яйцеклеткоподобная синергида	3	0,7
Два зародыша	3	0,7
Яйцеклеткоподобная синергида	1	0,2
Дегенерация элементов ЗМ	1	0,2

курузы строение, то есть содержит равномерно распределенные ядра, занимающие большую часть ЗМ. Апомиктичный эндосперм мы не наблюдали, так как он возникает при более поздних сроках фиксации. Однако по литературным данным, у линии АТ-3 он значительно отличается от полового. Для него характерно нарушение строения и распределения ядер (Титовец и др., 2002). Приведенные данные свидетельствуют о том, что даже в опыленном материале возможна диагностика его предрасположенности к апомиксису.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 01-04-49385).

Литература

Титовец В.В., Еналеева Н.Х., Тырнов В.С. Цитозмбриологическое проявление элементов апомиксиса у линии кукурузы АТ-3 // Репродуктивная биология, генетика и селекция. Саратов, 2002. С. 69-74.

Тырнов В.С., Еналеева Н.Х. Автономное развитие зародыша и эндосперма у кукурузы // Докл. АН СССР. 1983. Т. 272. № 3. С. 722 – 725.

Тырнов В.С. Гаплоидия и апомиксис // Репродуктивная биология, генетика и селекция. Саратова, 2002. С.32 – 46.

Чеботарь А.А. Эмбриология кукурузы. Кишинев, 1972. 384 стр.

Enaleeva N. Kh., Tymov V.S. Cytological investigation of apomixis in AT-1 plants of corn // Maize Genetics Cooperation. Newsletter. 1997. Vol. 71. P. 74-75.

Tymov V.S. Producing of parthenogenetic form of maize // Maize Genetics Cooperation. Newsletter. 1997. Vol.71. P. 73 – 74.

УДК: 581.165.1

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЗАВЯЗЕЙ У ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ КУКУРУЗЫ БЕЗ ОПЫЛЕНИЯ

Ю.В.Смолькина

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Апомиксис, или бесполое размножение, может использоваться для различных практических целей – закрепления гетерозиса, получения гомозиготных линий матроклинного и андрогенного происхождения и др. (Петров, 1988; Jefferson, 1994; Тырнов, 2000а; Toenniessen, 2001).

Апомиксис достаточно широко распространен у дикорастущих видов (Хохлов, 1967; Хохлов и др., 1978; Carman, 2000). Однако он очень редок у возделываемых культур. Поэтому выявление у них форм или индивидуумов размножающихся апомиктически является чрезвычайно актуальной задачей.

Партеногenez у растений (Тырнов, 2000б) является одним из основных элементов апомиксиса (Батыгина, 2000). Высказывалось предположение, что в результате партеногенетического развития зародыша, завязи изолированных и неопыленных соцветий могут разрастаться и увеличиваться в размерах (Довженко и др., 1964). Приводились цитозмбриологические данные о том, что у линии кукурузы, у которой возникают так называемые “крупные завязи”, отмечалось автономное развитие эндосперма (Лайкова, 1964, 1970).

Увеличение завязей при партеногенезе могло бы быть хорошим, легко выявляемым маркерным признаком при отборе на это явление. Поскольку после оплодотворения и начала развития зародыша и эндосперма происходит увеличение завязей в размерах, казалось вполне вероятным их увеличение и при развитии зародыша партеногенетическим путем, и автономном эмбриогенезе. После создания партеногенетических линий кукурузы (Тырнов, Еналеева, 1984; Тырнов, 1994; Tymov, 1997) появилась возможность экспериментальной проверки этого предположения.

Материал и методика

Для опытов использовались партеногенетические линии кукурузы АТ-1 и АТ-3, полученные ранее (Тупнов, 1997), а также производные от них аналоги, имеющие цитоплазмы типов Т, М и С (для АТ-1) и Т, М, С и В (Боливийский) для АТ-3. Кроме того, использовались реципрокные гибриды между линиями АТ-1 и АТ-3. Опыты проводились в течение 7 лет. Початки изолировали пергаментными пакетами до появления пестичных нитей. Первый анализ проводили через 10 суток после появления пестичных нитей у растущих рядом растений аналогичного размера и степени развития початков. Так делалось по той причине, что под изолятором практически невозможно определение первого дня появления пестичных нитей, а открытие их было нежелательным из-за возможности заноса пыльцы. Второй анализ проводился во время уборки зрелых початков. Возраст завязей при этом достигал 40–45 суток. Заключение о степени развития завязей делалось по визуальной оценке, как наиболее простой и доступной при массовом отборе. В качестве контроля использовали обычные непартеногенетические линии – Тестер Мангельсдорфа, Коричневый и Зародышевый маркеры, ЮВ-3, ГПЛ-1, W401. Для анализа брались початки только из-под абсолютно неповрежденных изоляторов.

Результаты и обсуждение

Всего за 7 лет у обеих линий и гибридов между ними было проанализировано около 1000 початков. Такое количество початков содержит в целом около 250–300 тысяч завязей.

Подавляющее большинство завязей во всех вариантах выглядело совершенно одинаково, так же, как у контрольных линий; то есть никакого увеличения большинства из них не отмечено. Визуально 40–45-суточные завязи были крупнее 10-суточных, но то же самое наблюдалось у обычных непартеногенетических линий. Отмечено лишь 16 случаев (приблизительно на 150 тысяч) увеличения завязей на 10-е сутки. На однородном фоне поверхности початка они выглядели как заметно выступающие бугорки. Такое явление не было приурочено к какому-либо одному варианту. Оно наблюдалось в разные годы у разных, в том числе у контрольных непартеногенетических, линий.

При анализе в конце вегетации обнаружено 22 зерновки (также приблизительно на 150 тысяч завязей, в разных вариантах, в разные годы). Все эти зерновки скорее всего возникли в результате случайного попадания пыльцы. Пути ее попадания неясны. Однако ранее в специальных опытах под изоляторами мы обнаруживали очень мелких насекомых и пыльники на верхушке початка. Не исключено, что остались незамеченными мельчайшие отверстия на изоляторах. В пользу пыльцевого засорения говорит то, что 14 зерновок были явно гибридного происхождения. Они несли доминантные признаки (пурпурный алейрон или зародыш), присущие рядом растущим линиям. Остальные 8 зерновок дали растения материнского типа. Початки этих растений были изолированы с особой тщательностью. В конце вегетации ни

завязываемости зерновок, ни увеличения завязей у них не отмечено. Вероятно, что завязываемость исходных зерновок также связана с опылением, но только своей пыльцой. Возникновение единичных зерновок также наблюдалось и у изолированных, но не опыленных контрольных растений.

Таким образом, без опыления автономное развитие семян не отмечено.

Ранее Л.И. Лайковой (1964) отмечалось, что у линии кукурузы КЗР - 136 -1-Р, которая характеризовалась образованием крупных завязей, наблюдалось развитие эндосперма без оплодотворения. Он был обнаружен в 20 из 230 крупных завязей; в ее же работе 1970 года приводятся, вероятно, дополненные данные - 45 на 668 зародышевых мешков 72-х растений. Автономный эндосперм наблюдался на разных стадиях развития - ядерной и клеточной (от 80 до 2000 клеток); при этом партеногенетического развития зародыша не обнаружено.

Исследуемым нами линиям АТ-1 и АТ-3 свойственна псевдогамия - явление, когда зародыш развивается апомиктически, а эндосперм - в результате оплодотворения. Однако при цитозмбриологическом анализе у этих линий установлена также способность к автономному эндоспермогенезу. Отмечено наличие нескольких ядер эндосперма, иногда более 40, случаи частичной целлюляризации (Еналеева, Тырнов, 1994; Enaleeva, Tyrtov, 1997; Tyrtov et al., 2001). При наличии ядер и клеток эндосперма, а также при их отсутствии наблюдались проэмбрио на стадиях от двухклеточного до глобулярного. Частоты этих явлений варьировали от нескольких процентов до нескольких десятков (более 50 %). Поэтому отсутствие "крупных завязей" нельзя объяснить редкостью партеногенеза. Следовательно, способность к партеногенезу и автономному эмбриогенезу не всегда связаны с гипертрофированным развитием завязей. Причинно-следственные связи между апомиксисом и развитием завязей, видимо, различны в нашем материале и у линий с крупными завязями. Развитие последних связано не с эмбрио- и эндоспермогенезом, как это бывает при половом и апомиктичном воспроизводстве, а, возможно, с гормональными особенностями разных линий. В пользу этого говорят опыты по воздействию на початки кукурузы, не предрасположенной к образованию крупных завязей, некоторых физиологически активных веществ, в частности, 2,4,5-трихлорфеноуксусной и нафтил-уксусной кислот (Зайцева, Звержанская, 1966). Такие воздействия вели к заметному увеличению завязей. Уже в первые 5 дней они превосходили по весу неопыленный контроль в 3 - 4 раза и приблизительно вдвое - варианты с опылением.

К сожалению, у наших линий без опыления не происходит не только развития зерновок, но и даже визуально заметного увеличения завязей, которое могло бы использоваться как простой сигнальный признак при отборе на партеногенез. Тем не менее, определенная польза из такой ситуации может быть извлечена. Например, можно контролировать случайное переопыление при взятии материала для различных работ - эмбриологического анализа, культивирования завязей *in vitro* и др. Превышение типичных размеров завязей может быть использовано в качестве маркерного признака при дальнейшем отборе на автономный эндоспермогенез. Увеличение размеров завязей в

принципе может быть с ним связано, особенно если эмбриогенез будет осуществляться нормально. Однако должны быть приняты все меры, чтобы исключить случайное попадание пыльцы на рыльца. В дальнейшем для усиления способности к автономному эндоспермогенезу целесообразно путем гибридизации соответствующих форм получить аналоги линий АТ с крупными завязями.

Работа выполнена при поддержке грантом РФФИ (№ 01-04-40385).

Литература

- Батыгина Т.Б. Апомиксис // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. С. 143 – 146.
- Довженко Л.И., Белоусова Н.И., Пономарева А.К. О наследственной способности к разрастанию завязей без опыления у кукурузы // Цитология и селекция культурных растений. Новосибирск, 1964. С.36-41.
- Зайцева М.И., Звержанская Л.С. Исследование возможности стимуляции образования апомиктических семян у кукурузы // Совещ. по пробл. апомиксиса у растений. Тезисы докл. Саратов, 1966. С.20 – 22.
- Еналеева Н.Х., Тырнов В.С. Цитологическое проявление элементов апомиксиса у линии кукурузы АТ-1 и ее гибридов // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований. Труды Междунар. симп. - Саратов, 1994. С. 57 – 59.
- Лайкова Л.И. Автономное развитие эндосперма у кукурузы // Цитология и селекция культурных растений. Новосибирск, 1964. С. 29 – 35.
- Лайкова Л.И. Цитоэмбриологические данные об автономном образовании эндосперма у кукурузы // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 106 – 110.
- Петров Д.Ф. Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск, 1988. 214 с.
- Тырнов В.С., Еналеева Н.Х. Автономное развитие зародыша и эндосперма у кукурузы // Докл. АН СССР. 1983. Т.272. № 3. С.722 – 725.
- Тырнов В.С. Гаплоидия и апомиксис // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований. Тр. Междунар. симп. Саратов. 1994. С.141- 142.
- Тырнов В.С. Партеногенез // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000а. С. 158-165.
- Тырнов В.С. Прикладные аспекты гаметофитного апомиксиса // Там же. 2000б. С. 203 – 206.
- Хохлов С.С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи совр. генетики. 1967. №1. С. 43-105.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. – 224 с.
- Carman J.G. The evolution of gametophytic apomixis // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. С. 218 – 245.
- Enaleeva N.Kh., Tyrnov V.S. Cytological manifestation of apomixis in AT-1 plants of corn // Maize Genetics Cooperation Newsletter. - 1997. Vol.71. P.74.

Jefferson R. Apomixis: a social revolution for agriculture? // Biotechnology Development Monitor. 1994. №.19. P.1 – 16.

Toenniessen G.H. Feeding the World in the 21st Century: Plant Breeding, Biotechnology and Potential Role of Apomixis // The flowering APOMIXIS: from Mechanisms to Genetic Engineering. – Y.Savidan et al., editors. 2001. Chapter 1. P. 1 – 7.

Tyrnov V.S. Producing of parthenogenetic forms of maize // Maize Genetics Cooperation Newsletter. 1997. Vol.71. P.73 –74.

Tyrnov V.S., Smolkina Yu., Titovets V.V. Estimation of parthenogenesis frequency on the grounds of genetical and embryological data // Maize Genetics Cooperation Newsletter. 2001. Vol. 75. P.56-57.

УДК 582.988 : 581.163 +576.354.4

ХАРАКТЕР НАРУШЕНИЙ В МУЖСКОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЕ В ДВУХ ПОПУЛЯЦИЯХ АГАМНОГО КОМПЛЕКСА *PILOSELLA*

А.С.Кашин, Ю.А. Демочко, М.И. Цветова*

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

* НИИСХ Юго-Востока

Исследования апомиктичных форм покрытосеменных растений показали, что при автономном апомиксисе нередко наблюдаются явления морфологической редукции цветка. При этом в первую очередь происходят нарушения в развитии пыльцы, а у некоторых апомиктических видов пыльца вообще не образуется (Хохлов, Зайцева, 1971; Куприянов 1983). Характер процессов, ведущих к образованию дефектных пыльцевых зёрен у разных форм апомиктичных растений чрезвычайно разнообразен (Rutishauser, 1967). Так, у видов рода *Hieracium* в микроспорогенезе отмечали образование диад, полиад, монад, которые давали начало как диплоидным микроспорам, так и микроспорам с аномальным числом хромосом. У полиплоидных форм отмечали наряду с мультивалентами униваленты. У некоторых видов полностью отсутствовала конъюгация, хромосомы в первом делении мейоза претерпевали митотическое деление, давая начало диплоидным дочерним клеткам. В других случаях хромосомы в анафазе I расходились произвольно, и дочерние ядра получали разное количество хромосом. Нередко отмечалось возникновение реституционных ядер как в первом, так и во втором делениях мейоза (Gustafsson, 1947). Эти данные получены для видов, которым свойственна диплоспорическая форма апомиксиса. В данной работе приводятся результаты исследования микроспорогенеза у вида *Pilosella officinarum* F. Schultz et Sch. Bip. (синоним *Hieracium pilosella* L.), для которого характерна апоспория.

Исследование проводилось с целью выяснить, какие особенности микроспорогенеза определяют характеристики пыльцы растений, выявленные ранее (Кашин, Чернышова, 1997).

Материал и методика

Были изучены выборки растений из двух популяций *P. officinarum* заказчика «Алексеевские дачи» Б.-Карабулакского района, Саратовской области: 22а - с влажного луга и 33а - из остепненного соснового бора. Популяции находятся друг от друга на расстоянии 3,5 - 4 км. Это - пространство, поросшее широколиственным лесом. Условия обитания растений во второй популяции значительно более аридные, чем в первой.

Соцветия фиксировали в ацетоалкоголе (1:3) и хранили в 75% спирте при температуре 6-10° С. Окрашивали материал в 2% ацетокармине после обработки соцветий 4% раствором железо-аммонийных квасцов при $t=50^{\circ}\text{C}$ в течение 20 минут и двукратной промывки в дистиллированной воде (по 20 минут). Из окрашенных корзинок препаративными иглами извлекали цветки, которые после промывки в дистиллированной воде помещали на 1 час 10 минут в цитазу. После мацерации цветки промывали в воде и готовили мазок в смеси 70% хлоралгидрата и 45% уксусной кислоты, подкрашенной ацетокармином.

Результаты и обсуждение

В обеих исследованных популяциях отмечены цветки двух типов. К первому типу относятся гермафродитные цветки, несущие пестик и 5 пыльников. Цветки второго типа вместо пыльников содержат 5 стаминодиев - плоских образований, по длине равных пыльникам, состоящих из нескольких слоев клеток (рис. 1). При этом в популяции 22а из 15 растений 13 (86,7%) имели цветки со стаминодиями, а в популяции 33а из 11 проанализированных растений цветки со стаминодиями имело лишь одно (9,1%) растение.

В большинстве случаев строение всех проанализированных цветков у одного растения совпадало: все они были гермафродитными или имели пестик и стаминодии (независимо от того, проанализировано одно, два или три соцветия). Но у двух растений из популяции 22а отмечено по одному цветку, в стаминодиях которых имелась спорогенная ткань. В одном из них были микроспороциты на стадиях от лептономы до тетрад. Число хромосом в них превышало $2x=18$. У другого растения стаминодии содержали пыльцевые зёрна, размер которых очень сильно варьировал.

Очевидно, мы наблюдали явление, аналогичное тому, которое наблюдалось у левкоев и тюльпанов, у которых в лепестках, возникших из тычинок, иногда образуются пыльцевые гнёзда, которые вскрываются очень редко и пыльца в которых дегенерирует (Тутаюк, 1980).

В обоеполых цветках в процессе микроспорогенеза у растений популяции 33а наблюдали большое количество аберраций. В диакинезе часть клеток содержала униваленты (табл.), что является следствием нарушений конъюгации.

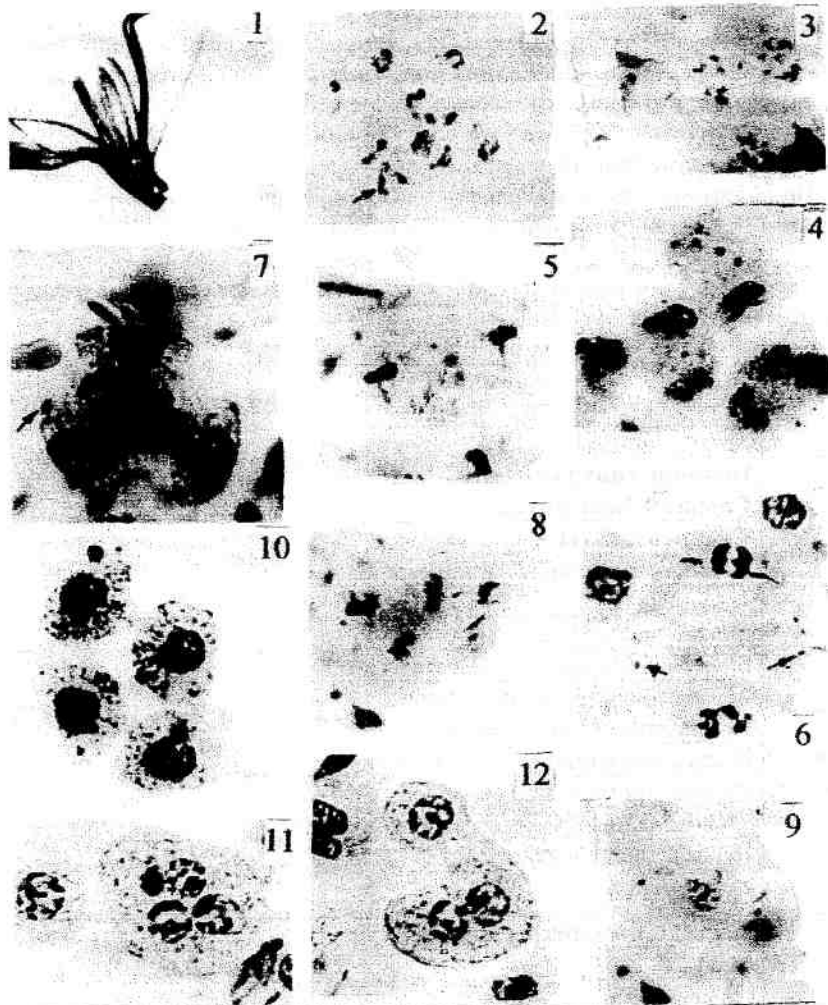


Рис.1. Цветок со стаминодиями. Рис.2. Диакинез (стрелкой указан крупный бивалент). Рис.3. Телофаза I с отставшим унивалентом. Рис.4. Диада с микроядрами. Рис.5. Хроматиновые тяжи в метафазе II. Рис.6. Хроматиновые тяжи (стрелкой указаны микроядра, образовавшиеся в телофазе I). Рис.7. Трёхполюсное веретено деления в телофазе II (стрелкой указаны микроядра, образовавшиеся в телофазе I). Рис.8. Отставание в телофазе II. Рис.9. Микроспора с микроядром. Рис.10. Тетрада с аномальным расположением микроспор. Рис.11. Монада. Рис.12. Продукт аномального II мейотического деления. (Рис.3,4. X280. Рис.2, 5-12. X630).

В метафазе I часть бивалентов и унивалентов не включалась в метафазную пластинку, и иногда они оказывались за пределами веретена деления. В ана-телофазе I чаще всего наблюдались нарушения в расхождении хромосом, причём клеток с отставанием единичных хромосом (рис.3) наблюдалось меньше, чем клеток, в которых хромосомы беспорядочно были разбросаны по веретену деления (табл.), в результате чего образовывались диады с множественными микроядрами (рис.4).

По-видимому, часть микроядер элиминировала ко времени наступления метафазы II, так как число мейоцитов с микроядрами на этой ста-

Частота мейоцитов с нарушениями (%) на разных стадиях мейоза у *Pilosella officinarum* (популяция 33a).

Фаза	Аномалия	Частота мейоци- тов, %
1	2	3
Диа- кинез	Наличие унивалентов	26,7
	Свыше 9 бивалентов	1,13
	Квадриваленты	1,13
Метафаза I	Нормальные микроспороциты	88,25
	1-2 унивалента за пределами пластинки *	1,04
	Бивалент за пределами пластинки	5,74
	Бивалент за пределами веретена	3,65
	Биваленты разбросаны по веретену	1,04
Ана-телофаза I	Нормальные микроспороциты	0,26
	Отставание единичных хромосом	32,86
	Разброс хромосом по веретену	41,07
	Расположение хромосомы на полюсе вне ядра	25,42
	Неразделившийся бивалент	0,13
	Дегенерация	0,26
Диада	Нормальные микроспороциты	0,26
	Микроядра	20,48
	Пикноз	78,55
	Несинхронное расхождение	0,73
Метафаза II	Нормальные микроспороциты	0,24
	Микроядра	62,26
	Хромосома вне метафазной пластинки	11,28
	Тяж хроматина	17,13
	Хроматиновые глыбки вне метафазной пла- стинки	17,13

1	2	3
Ана-телофаза II	Нормальные микроспороциты	4,67
	Микроядра	31,68
	Разброс хромосом по веретену деления	36,32
	Мосты**	20,16
	Хроматиновые тяжи перед расходящимися группами хромосом	2,40
	Другие нарушения	1,12
Тетрады	Нормальные тетрады	1,60
	С микроядрами	53,05
	Триады	39,14
	Пентада	0,18
	Дегенерация	0,18
	Отсутствие цитокинеза	3,68

* В этой графе объединены клетки, в которых униваленты находились а) в пределах веретена деления; б) за пределами веретена деления; в) в экваториальной плоскости клетки, но за пределами веретена деления

**В графе объединены клетки с одинарными или двойными мостами, с фрагментами и без таковых

дии снижалось до 11,3%. На стадии метафазы II в части клеток (табл.) наблюдались тяжи хроматина, направленные от метафазной пластинки к полюсу веретена деления, причём в клетке могло быть один или два таких тяжа, и в последнем случае они были направлены в одну или противоположные стороны (рис.5, 6). Эти образования были длиннее остальных хромосом и в анафазе II двигались к полюсу впереди них (рис.6). Возможно, что это - проявление необычного поведения самой большой хромосомы, хорошо выявляемой в диакинезе (рис. 2).

В ана-телофазе II наблюдали отклонения от обычного хода мейоза: а) в заложении веретена деления, б) в расхождении хромосом, в) в цитокинезе.

В норме в семействе *Asteraceae* образование тетрад происходит по симультанному типу. Тетрады микроспор имеют тетраэдральную крестообразную форму. Такие тетрады образуются в результате заложения в мейоците во втором делении мейоза двух перпендикулярно расположенных веретён деления (Сравнительная..., 1987)

В нашем материале в некоторых цветках до 10% мейоцитов содержали параллельные, расположенные в одной плоскости веретёна. Также во втором делении мейоза иногда закладывалось трёхполосное веретено деления (рис.7), что было, по-видимому, причиной образования пентад.

Независимо от взаиморасположения веретён деления, на стадии ана-телофазы II при расхождении хромосом с высокой частотой (табл.) наблюдалось отставание единичных или многих хромосом (рис.8), а также микроядра, образовавшиеся, по-видимому, в ана-телофазе I (рис. 7). Также на этой фазе мейоза продолжали быть видны «тяжи хроматина», выявившиеся в метафазе II (рис. 6). В результате беспорядочного расхождения хромосом образовывались многочисленные мироспоры с микроядрами (табл), (рис 9). Ко времени наступления первого митоза в пыльцевом зерне микроядра элиминировали.

В некоторых мейоцитах в конце II деления мейоза нарушался цитокинез. В мейоцитах с параллельно расположенными веретёнами наблюдалось необычное заложение борозд деления, и образование тетрад с не свойственной для *Assteraceae* конфигурацией (рис.10).

В других же мейоцитах цитокинез отсутствовал полностью, или же не формировались борозды деления, в результате чего образовывались многоядерные монады или совершенно аномальные продукты микроспорогенеза (рис 11, 12).

В популяции 22а удалось проанализировать микроспорогенез лишь у одного растения. Частота диад с множественными микроядрами равнялась 42,7%, тетрад с микроядрами – 61,4%. Также отмечены мейоциты с параллельными веретёнами во втором делении мейоза. Всё это свидетельствует о сходстве процессов микроспорогенеза в двух исследованных популяциях.

Выше отмечалось, что у многих апомиктичных форм ход микроспорогенеза резко отличается от такового у половых видов. В результате образуется либо нежизнеспособная пыльца, либо анеуплоидные, диплоидные или полиплоидные пыльцевые зёрна (ПЗ), причём процессы, ведущие к образованию таких ПЗ, чрезвычайно разнообразны (Gustafsson, 1947; Rutishauser, 1967; Richards, 1970; Davis, 1968; Bitari, 1980; Quarí, 1996 и др.).

В нашем материале большая часть аномалий связана с нарушениями в расхождении хромосом и неправильным цитокинезом.

Известно, что поведение хромосом в момент расхождения определяется ориентацией их центромер, а невозможность митотического деления центромеры в первом делении мейоза обеспечивается «слипанием» микротрубочек, присоединённых к центромерам сестринских хроматид (Dawe, 1998).

Характер цитокинеза определяется архитектоникой микротрубочкового скелета клетки. Известно, что у двудольных образование и рост борозд деления при цитокинезе начинается в точках у плазмалеммы, где сходятся микротрубочки первичных и вторичных веретён (Васильев, 1996). В нашем материале параллельное заложение веретён во втором делении мейоза определяет необычную форму тетрад (рис.10). В других случаях нарушения цитокинеза были ещё более глубокими (рис.11-12).

Всё это позволяет предположить, что у исследованных нами растений нарушения мейоза определяются нарушениями в поведении микротрубочек веретена деления и их взаимодействия с центромерами хромосом. Генетические последствия наблюдаемых нами явлений требуют дальнейшего исследования.

Васильев А.Е. Цитоскелет генеративной сферы высших растений // Журн. общ. биол., 1996. Т.57, №5. С.567-590.

Кашин А.С., Чернышова М.П. Частота апомиксиса в популяциях некоторых видов *Taraxacum* и *Hieracium* (Asteraceae) // Бот. журн., 1997.- Т. 82, № 9.- С.14-24

Куприянов П.Г. Соотносительная роль факторов, вызывающих появление дефектных пыльцевых зёрен у растений в природе // Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов, 1983. Вып.5. С.3-33.

Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987.- 391 с

Тутаюк В.Х. Анатомия и морфология растений. 2е изд. М., 1980. 317 с.

Хохлов С.С., Зайцева М.И. Опыт определения количества апомиктических видов во флоре окрестностей Саратова антморфологическим методом // Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов, 1971. Вып. 2. С.25- 40.

Birari S.P. Apomixis and sexuality in *Themeda Forssk.* at different ploidy levels (*Graminae*) // Genetica (Ned), 1980. V.54, № 2. P.133-139.

Davis G.L. Apomixis and abnormal anther development in *Calotis Lappilacea* Benth. (*Compositae*) // Austr. J. Bot., 1968. V.16, №1. P. 1-17.

Dawe R.K. Meiotic chromosome organization and segregation in plants // Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant Mol. Biol., 1998. V.49. P. 371-395.

Gustafsson A. Apomixis in higer plants. Part II. The causal aspect of apomixis. Lunds universitets arsskrift.N.F. Avd. 2, 1947. -Bd.43, №2. S.71-179.

Quarí C.L., Pozzobon M.T., Valls J.F.M. Cytology and reproductive behavior of diploid, tetraploid and hexaploid germplasm accessions of a wild forage grass: *Paspalum compressifolium* // Euphytica, 1996. V.90, №3. P. 345-349.

Richards A.J. Eutriploid facultative agamospermy in *Taraxacum* // New Phytol., 1970. V. 69, №3. P.761-774.

Rutishauser A. Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. // Protoplasmologia, 1967. N 3. S. 1-243.

УДК 581.143.6

ГОРМОНОНЕЗАВИСИМОЕ ПРОЯВЛЕНИЕ ЭМБРИОГЕНЕЗА *IN VITRO* У ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ЛИНИИ КУКУРУЗЫ

Т.А.Алаторцева, В.С.Тырнов

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Индукция автономного развития яйцеклетки *in vitro* зависит от многих факторов, включая состав питательных сред, их специфичность для разных видов и этапов культивирования. Обычно среды для индукции каллусо- и эмбриоидогенеза включают различные гормональные добавки в сочетании с углеводами (Yang, Zhou, 1982; Бугара, Русина, 1988; Mukhambetzhonov, 1997; Mol, 1999).

Установлено, что в культуре неопыленных завязей апомиктических форм сравнительно легко идет процесс формирования гаплоидных проэмбрио, эмбрионидов и регенерация из них растений, так как развитие зародыша без оплодотворения уже генетически предопределено (Алаторцева, Тырнов, 1989). Эту особенность нами предложено использовать как маркерный признак для диагностики апомиксиса и отбора на этот признак (Алаторцева, Тырнов, 1993). Фактором, ограничивающим возможность реализации этой идеи, может быть индуцированный эмбриогенез не связанный с генетически обусловленной предрасположенностью к апомиксису. Перспективным подходом к решению этой проблемы может быть выявление и использование сред, содержащих те компоненты (или их концентрации), которые являются недостаточными для индукции морфогенеза у обычных половых форм, но не препятствует его проявлению у апомиктов.

Цель данного исследования заключалась в изучении реакции неопыленных завязей партеногенетической линии кукурузы на средах, не имеющих гормона 2,4-Д или включающих его в минимальных концентрациях (0,2 и 0,25 мг/л), при разных количествах сахарозы.

Материал и методы

В качестве объектов исследования использовали партеногенетическую линию кукурузы АТ-1 (Тырнов, Еналеева, 1983). Контролем служили десять обычных линий, не имеющих склонности к апомиксису. Растения-доноры выращивали в поле. Спустя 5 суток после появления пестичных нитей, початки, закрытые изоляторами для исключения опыления, срезали с растений, стерилизовали в 70% этиловом спирте и растворе натриевой соли этилмеркуртиосалициловой кислоты. Питательная среда включала макро- и микроэлементы MS, витамины, агар-агар, а также в разных количественных соотношениях сахарозу и 2,4-Д. Для опытов отбирали завязи только средней части початка. Их культивировали в пробирках при температуре $25 \pm 2^\circ \text{C}$ в темноте. Перед посадкой на среду часть завязей каждого соцветия фиксировали в растворе ацетоалкоголя (1:3) для уточнения стадии развития зародышевого мешка.

Частоту эмбриогенеза оценивали по суммарному количеству эксплантов с данным признаком спустя 2,5 месяца развития *in vitro*.

Результаты и обсуждение

Эксперимент проводили, используя 7 вариантов питательной среды, отличающихся концентрациями 2,4-Д (0; 0,2; 0,25 мг/л) и сахарозы (1, 5, 9 %). Завязи в момент помещения на среду содержали зародышевые мешки либо с нормальной яйцеклеткой, либо с яйцеклеткой, вступившей в стадию деления. Иногда обнаруживали двух-шести-клеточные проэмбрио. В конце культивирования во вскрытых завязях были обнаружены глобулярные зародышеподобные структуры величиной до 2 мм в диаметре. Результаты количественной оценки таких явлений при разных условиях культивирования представлены в таблице 1.

Таблица 1. Частота эмбриогенеза *in vitro* в зависимости от количественных сочетаний 2,4-Д и сахарозы

		№ среды	Количество завязей	
2,4-Д, мг/л	Сахарозы, %		Всего	С эмбриогенезом, %
0	1	1	132	0
	5	2	130	9,2
	9	3	128	7,8
0,2	1	4	139	3,6
	5	5	131	12,2
	9	6	132	7,6

Было установлено, что на среде 1 (отсутствие 2,4-Д, 1% сахарозы) семечки прекращают развиваться и погибают.

Размеры завязей при этом остаются практически такими же, как и до культивирования. Их поверхность ослизняется и вскоре они полностью дегенерируют. Однако при больших концентрациях сахарозы (5 и 9%) частоты эмбриогенеза составляют 9,2 и 7,8%, в зависимости от количества углевода (среды 2 и 3).

В то же время при добавлении в среду 2,4-Д, даже в небольшом количестве (0,2 мг/л), частота встречаемости этого признака может варьировать от 3,6 до 12,2%, в зависимости от уровня сахарозы.

Однако достоверных различий (при уровне значимости 0,95) между всеми указанными частотами за исключением безгормонального варианта с минимумом углевода (среда 1), не выявлено.

Аналогичные исследования в другом эксперименте (табл.2) с использованием вариантов сред с малым количеством 2,4-Д (0,25мг/л) и безгормонального, в сочетании с 9 % сахарозы, показали, что, как и в первом опыте, отсутствие ауксина принципиально не сказывается на частоте проявления партеногенеза, и различия в величинах не являются достоверными.

Таблица 2. Частота эмбриогенеза в зависимости от присутствия в питательной среде 2,4-Д (при 9,0% сахарозы)

Концентрация 2,4-Д, мг/л	Количество завязей	
	Всего	С эмбриогенезом, %
0	127	3,2
0,25	129	4,7

Таким образом, возникновение и развитие апомиктического проэмбрио находятся в большей зависимости от количества углевода в среде, нежели от концентраций ауксина. И это, видимо, не случайно.

Партеногенез у этой линии генетически детерминирован и проявляется как *in vivo*, так и *in vitro*, в отличие от обычных амфимиктичных линий (Алаторцева, Тырнов, 1994). Именно поэтому нет особой необходимости добавлять ауксин. Он (2,4-Д) обычно требуется позже для того, чтобы переключить программу развития глобулярного зародыша на формирование регенерационноспособных эмбриоидов и поддержание их клонов. Что касается сахарозы, то, как правило, в исходных пассажах в период адаптации эксплантов к новым условиям потребность в ней значительно выше, чем на поздних этапах - при каллусогенезе, регенерации растений и т.д. Это отмечено для культуры как гаплоидных, так и диплоидных тканей (Laudenir, William, 1989; Benkirane et al., 2000). Зависимость от углевода вполне объяснима, поскольку его присутствие необходимо растениям и для энергетического питания клеток, и для поддержания скорости метаболических процессов. Именно поэтому только определенное его количество способно обеспечить зародышеподобным структурам любого происхождения, в том числе и апомиктичного, жизнеспособность *in vitro*, особенно в условиях, где невозможна фотосинтетическая активность.

Культивирование *in vitro* неоплодотворенных завязей десяти обычных половых линий при использовании всех тех же веществ и концентраций показало их неспособность к эмбриогенезу. Видимо, при указанных условиях культивирования уже возможен отбор форм, предрасположенных к апомиксису, хотя и не исключена дальнейшая оптимизация этих условий.

Выводы

1. Условием возникновения и развития проэмбрио *in vitro* у партеногенетической линии кукурузы является наличие в среде достаточного количества сахарозы (5 – 9 %).
2. Отсутствие ауксина 2,4-Д, при достаточном количестве сахарозы не оказывает негативного влияния на проявление эмбриогенеза у партеногенетической линии.
3. Показана принципиальная возможность отбора на партеногенез на основе использования технологии культуры завязей *in vitro*.

Литература

Алаторцева Т.А., Тырнов В.С. Использование техники *in vitro* для доращивания проэмбрио при редуцированном партеногенезе у кукурузы // Биология культивируемых клеток и биотехнология. Тр. II Междунар. конф. Алмата, 1989. С. 139.

Алаторцева Т.А., Тырнов В.С. Сравнительное изучение развития неоплодотворенных завязей апо- и амфимиктичных линий кукурузы *in vitro* // Апомиксис у

растений: состояние проблемы и перспективы исследований. Тр.Международ. симп. Саратов, 1994. С. 8-9.

Бугара А.М., Русина Л.В. Культура неоплодотворённых завязей и семяпочек как способ получения гаплоидных растений // Физиол. и биохимия культ. растений. 1988. Т.20. № 5. С.419-430.

Тырнов В.С., Еналеева Е.Х. Автономное развитие зародыша и эндосперма у кукурузы // Докл. АН СССР. 1983. Т. 272. №3. С. 722-723.

Alatortseva T.A., Tyrnov V.S. The use of culture for identification apomictic form// Trends in Plant Biotechnology: II Symp. Puschino, 1993. P.342.

Benkirane H., Sabounji K., Chlyah A., Chlyah H. Somatic embryogenesis and plant regeneration from fragments of immature inflorescence and coleoptiles of durum wheat // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2000. Vol.61. P. 107-113.

Laudenir P., William S., Somatic embryogenesis and regeneration capacity in tropical maize inbreds // Rev. Bras. Genet. 1989. Vol.12. N3. P. 553-566.

Mol R. Embryological aspects of *in vitro* gynogenesis in plant organ cultures. Acta Biol.Cracov. Ser. Bot. Vol.41. 1999. P.67-74.

Mukhambetzhanov S.K. Culture of nonfertilized female gametophytes *in vitro*. Plant Cell. Tissue and Organ Culture. Vol. 48. 1997. P.111-119.

Yang H.J., Zhou C. In vitro induction of haploid plants from unpollinated ovaries and ovules // Theor. And Appl. Genet. 1982. Vol.63. № 2. P.97-104.

УДК: 631.52

ПРЕДРАСПОЛОЖЕННОСТЬ К ПОЛИЭМБРИОНИИ СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ САРАТОВСКОЙ СЕЛЕКЦИИ

Н.Г. Геворгян

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Полиэмбриония у растений (возникновение в одном семени нескольких зародышей) связана с рядом явлений, которые имеют важное селекционное значение. К ним относятся партеногенез, андрогенез, гаплоидия, апомиксис (Хохлов и др., 1976; Селиванов, 1983; Тырнов, 1986). Все они у большинства возделываемых растений встречаются крайне редко и их очень трудно выявлять. Полиэмбриония, напротив, самый легко диагностируемый признак, поэтому не исключено, что, производя отбор на полиэмбрионию, можно будет выявить формы, предрасположенные к вышеперечисленным явлениям.

По литературным данным, использование только апомиксиса при воспроизводстве риса должно дать дополнительную продукцию не менее чем на 2,5 миллиарда долларов в год (Koltunow, 1998). Не меньшие результаты могут быть получены и при возделывании пшеницы. Использование гаплоидии и андрогенеза позволяет в несколько раз сокращать сроки селекции. Поэтому изучение полиэмбрионии может оказаться очень перспективным направлением. Встречаемость полиэмбрионии у пшеницы отмечалась разными авторами (Селиванов, 1983; Цветова, 1971; Зайкина, 1978). Нами проведена оценка разных

сортов и линий и выбраны формы, наиболее предрасположенные к полиэмбрионии.

Материал и методы

Для первоначальной оценки нами было выбрано 30 сортов мягкой пшеницы. Семена проращивались в медицинских эмалированных кюветах, в которые закладывались стекла обернутые фильтровальной бумагой и под которые заливалась обычная водопроводная вода. Каждый сорт проращивали отдельными выборками, каждая из которых включала 3000 семян. Такой подход позволяет проводить статистическую обработку, а также определять необходимую минимальную выборку, достаточную для правильной оценки частот полиэмбрионии. Сорта, у которых отмечалась ее наиболее высокая частота и встречалось проявление апомиксиса или гаплоидии, исследовались более детально. Расчеты производились на число проросших семян. Частоты полиэмбрионии приводятся не только в процентах, но и в числе зерновок, которое приходится на 1 полиэмбрион. Это дает возможность быстро определять число зерновок, необходимое для получения конкретного количества полиэмбрионов.

Результаты и обсуждение

Из 30 изученных сортов полиэмбрионы обнаружены лишь у 9. У 8 сортов выявлено лишь по одному полиэмбриону и частоты полиэмбрионии лежат в пределах 0,03- 0,05 %. И только у сорта Саратовская 70 выявлено 2 полиэмбриона (Табл.1).

Таблица 1. Результаты первичной оценки полиэмбрионии у 30 сортов пшеницы (урожай 2000 года)

Сорт	Количество		Сорт	Количество	
	Зерновок	пэ		Зерновок	
Альбидум 28	2377	0	Саратовская 38	2468	0
Альбидум 29	2552	0	Саратовская 42	2183	0
Альбидум 43	2750	1	Саратовская 46	2782	0
Альбидум с2015	2646	0	Саратовская 52	2640	0
Альбидум с2065	2710	0	Саратовская 55	2674	0
Белянка	2570	0	Саратовская 58	2520	0
Ершовская 32	2550	1	Саратовская 60	2472	0
Л1503	2480	0	Саратовская 62	2555	1
Лютесценс 62	2758	0	Саратовская 64	2680	1
Лютесценс с2052	2690	0	Саратовская 66	2579	0
Полтавка	2870	1	Саратовская 68	2755	0
Прохоровка	2730	0	Саратовская 70	2670	2
Тулайковская 1	2790	1	Саррубра	2485	1
Тулайковская 5	2790	1	Целинная 20	2540	0
Саратовская 29	2786	0	Юго-Восточная 2	2470	0

У всех сортов, у которых обнаружены полиэмбрионы, число выборок было увеличено, а кроме того, исследовался также материал следующего года репродукции (5 сортов). Увеличение числа выборок и, следовательно, увеличение общего количества пророщенных семян, наряду с получением полиэмбрионов, преследовало еще одну цель. Желательно было выяснить, какова роль случайности попадания в исследуемую партию семян определенного числа полиэмбрионов, какова должна быть минимальная величина выборок, чтобы объективно судить о средних частотах полиэмбрионии и не проращивать на стадии первичной оценки разных сортов излишне большое количество семян. Результаты представлены в таблице 2. Выборка в 3000 семян, вероятно, недостаточна для первичной оценки, если частоты явления лежат в пределах от 0,1% и менее. Так из 9 сортов лишь у Саратовской 70 выявлено 2 полиэмбриона. Однако, у этого же сорта в двух других выборках они не были найдены, а в третьей выделен лишь один.

Таблица 2. Частоты полиэмбрионии у разных сортов в разные годы и в разных выборках семян одного года

Сорт	Год	Число		Частоты пэ		**
		зерно- вок	пэ	%	*	
Саратовская 64	2000	10630	10	0,09	1:1063	1,2,3,4
	2001	33842	44	0,13	1:769	1,2,3,3,5,6,7,8,9
Саррубра	2000	10515	8	0,08	1:1314	1,1,3,3
	2001	8191	4	0,05	1:2048	1,1,2
Юго-Восточ. 2	2000	10824	12	0,11	1:902	1,2,3,6
	2001	8208	6	0,07	1:1368	1,2,3
Саратовская 62	2000	11113	2	0,02	1:5556	0,0,1,1
	2001	8526	0	0	0:8526	0,0,0
Ершовская 32	2000	10904	3	0,03	1:3635	0,1,1,1
	2001	2794	0	0	0:2794	0
Альбидум 43	2000	11070	2	0,02	1:5535	0,0,1,1
Тулайковская 5	2000	11385	4	0,04	1:2846	0,1,1,2
Саратовская 70	2000	11202	3	0,03	1:3734	0,0,1,2
Полтавка	2000	8380	3	0,04	1:2793	0,1,2
Саратовская 29	2000	8136	0	0	0:8136	0,0,0

Примечание: *Число зерновок, на которое встречается одна двойня

** Число двоен (через запятую), встречающихся в каждой из выборок, входящих в общее число семян.

Следовательно, если сначала этот сорт можно было считать перспективным, то после дополнительного проращивания семян его из этой группы пришлось исключить. Наибольшее число выборок (13) исследовано для сорта Са-

ратовская 64. Случаи полиэмбрионии варьировали от 1 до 9 на выборку со всеми промежуточными значениями, то есть 2, 3, 4, 5, 6, 7 и 8. Разные значения были отмечены и у других сортов. Из этого следует, что вследствие случайного распределения полиэмбрионных зерновок среди массы семян, частоты полиэмбрионии у одного и того же сорта могут различаться почти на порядок. Видимо, выборка для сортов, характеризующихся частотами полиэмбрионии около 0,1 % (или 1:1000) должна быть не менее 10000.

Сорта, у которых сначала было обнаружено по одному полиэмбриону, при дальнейшей оценке дали неоднозначные результаты. В группу «высокочастотных» сортов можно отнести только три – Саратовская 64, Саррубра и Юго-Восточная 2 (частоты в пределах 1:1000 – 1:2000). Сходные результаты у этих сортов были получены и в следующем году. Кроме того, у них не было ни одной выборки, в которой не отмечено случаев полиэмбрионии. У других сортов полиэмбриония встречалась значительно реже (около 1:3000 – 1:5500). У сорта Саратовская 29 случаев полиэмбрионии не выявлено даже при достаточно большом количестве семян (0: 8136). Сорта или линии, характеризующиеся признаком «редкая частота полиэмбрионии» также могут представлять интерес для селекционно-генетических работ. Они могут использоваться в скрещиваниях с «высокочастотными» формами для генетического анализа наследования этих признаков.

Поэтому для оценки стабильности частот полиэмбрионии мы сравнили свои данные с литературными. Так, в опытах М.И.Цветовой (1971), у сорта Саратовская 29 в 1968 и 1969 годах частоты полиэмбрионии были соответственно 1:10800 и 1:9000, а в опытах Т.Ф.Зайкиной (1978) – 1:6941. Таким образом, с учетом наших опытов, низкая частота полиэмбрионии у сорта Саратовская 29 проявилась 10 и 30 лет спустя. Наши данные (1:5535) для сорта Альбидум 43 также сходны с данными М.И.Цветовой 1968 и 1969 годов (1:3690 и 1:6325).

Исходя из полученных данных, остальные 20 сортов, у которых в первичных выборках полиэмбриония не выявлена, нуждаются в дополнительной проверке на склонность к этому явлению.

У сорта Саратовская 64 среди близнецов выявлено 8 гаплоидов. Два гаплоида обнаружены у сорта Юго-Восточная 2. Следовательно, случаи полиэмбрионии у пшеницы могут быть связаны с какими-то элементами апомиксиса, вероятнее всего, с партеногенезом.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 01 – 04 – 40385).

Литература

Зайкина Т.Ф. Встречаемость полиэмбрионии у яровой мягкой и твердой пшеницы //Апомиксис и цитозембриология растений. Вып.4. Саратов, 1978. С.38-39.

Селиванов А.С. Многозародышевость семян и селекция. Саратов, 1983. 84 с.

Тырнов В.С. Андрогенез *in vivo* у растений //Биология развития и управление наследственностью. М., 1986. 128 –164

Хохлов С.С., Тырнов В.С., Гришина Е.В. и др. Гаплоидия и селекция. М., 1976. 221 с.

Цветова М.И. Исследование полиэмбрионии у некоторых сортов мягкой пшеницы // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Вып.2. Саратов, 1971. С. 94-103.

Grossniklaus U., Koltunow A., van Lookeren Campagne. A bright future for apomixis // Trends in plant science. Vol.3, № 3. P.415 – 416.

УДК 581.331.2, 575.224.234

ХАРАКТЕРИСТИКА ПЫЛЬЦЫ У ТЕТРАПЛОИДНЫХ И ГИПОТЕТРАПЛОИДНЫХ ФОРМ ТАБАКА, ПОЛУЧЕННЫХ НА ОСНОВЕ ДЕСИНАПТИЧЕСКОГО МУТАНТА Ds_y1

А.Ю. Колесова, О.Л. Госснова, Н.Х. Еналеева

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Для понимания механизмов генетической регуляции систем размножения растений необходимо создание и изучение коллекции форм с мутационными изменениями отдельных генеративных признаков. У *Nicotiana tabacum* L. экспериментальным путем получена мутантная форма, характеризующаяся уменьшенным числом элементов в зародышевых мешках и остановкой развития пыльцевых зерен на одноядерной или ранней двухклеточной стадиях (Еналеева, 1997; Колесова, Еналеева, 2001). Установлено, что основной эффект мутации (Ds_y1) заключается в десинапсисе по одной хромосоме, приводящем к формированию анеуплоидных 23-хромосомных мега- и микроспор, из которых развиваются аномальные мега- и микрогаметофиты (Еналеева, Колесова, 2000; Колесова, 2000).

Путем культивирования *in vitro* соматических тканей мутанта Ds_y1 получен 96-хромосомный тетраплоид, характеризующийся частичной фертильностью. В настоящей работе представлены результаты подсчета числа хромосом и цитологического анализа пыльцы у самоопыленного потомства тетраплоида.

Материалы и методы

Объектом исследования служили тетраплоид, несущий мутацию Ds_y1 в двойной дозе (далее обозначаемый как «Тетраплоид (Р)»), и 14 его потомков. У каждого растения на стадии проростков фиксировали ацетоалкоголем (1:3) кончики корешков, предварительно обработанные 0,002 М раствором оксигидрохинолина. Корневые меристемы окрашивали ацетогематоксилином по стандартной методике (Турков и др., 1988) и подсчитывали числа хромосом.

Растения выращивали на экспериментальном участке и во время цветения фиксировали зрелые пыльники (по 3 из разных цветков).

Пыльцу окрашивали в смеси ацетокармина, глицерина и хлоралгидрата (1:1:1), после чего проводили детальный анализ пыльцевых зерен (ПЗ). Морфо-

логически нормальные ПЗ измеряли на ацетокарминовых препаратах с помощью окуляр-микрометра. Для каждого растения анализировали по 300 ПЗ из 3 разных пыльников и измеряли по 100 морфологически нормальных ПЗ.

Статистическую обработку результатов проводили с помощью программы Excel для Windows.

Результаты

Кариологический анализ потомков тетраплоида ($4n=96$) показал, что 12 растений содержат от 90 до 95 хромосом (то есть, они являются гипотетраплоидами), а два растения имеют тетраплоидный набор хромосом (табл. 1).

В результате изучения качества пыльцы установлено, что частота возникновения морфологически нормальной пыльцы у потомков тетраплоида варьирует от 17,0 до 63,3% (рис. 2). Среди аномальных ПЗ у большинства растений преобладали пустые ПЗ (13,3-43,0% от общего числа ПЗ), представляющие собой результат полной дегенерации содержимого ПЗ. Далее по частоте встречаемости следовали двуклеточные недоразвитые ПЗ (13,3-43,0%), отличавшиеся от нормальных меньшими размерами и морфологией ядер (рис. 3, а). В отличие от морфологически нормальных ПЗ, где просматривалось интенсивно окрашенное генеративное ядро веретеновидной формы, в двуклеточных недоразвитых ПЗ генеративное ядро имело овальную или округлую форму. Частота образования 1-ядерных ПЗ (рис. 3, а) у разных растений составляла от 5,7 до 37,0%. У исходной родительской формы морфологически нормальные ПЗ составили 44,7%; остальные ПЗ в большинстве случаев останавливались в своем развитии на 1-ядерной стадии (рис. 2).

Морфологически нормальная пыльца у изученных растений значительно варьировала по размерам (табл. 1, рис. 3, б), при этом наиболее многочисленную группу составляли ПЗ размером от 30 до 42 мкм (рис. 4).



Рис. 1. Соотношение разных типов пыльцевых зерен у тетраплоида и его потомков.

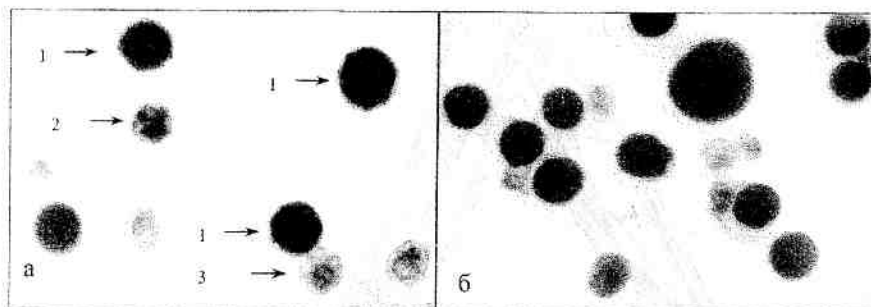


Рис. 2. Пыльца гипотетраплоидов: а - №6 (1 - морфологически нормальные ПЗ; 2 - двуклеточное недоразвитое ПЗ; 3 - одноядерное ПЗ); б - №8. Варьирование пыльцы по размеру.

Таблица 1. Размеры морфологически нормальной пыльцы у тетраплоида и его потомков

Форма	№ растения	Число хромосом	Диаметр ПЗ, мкм			
			($\bar{x} \pm m$)	min	max	σ
Потомки тетраплоида	1	93	34,68 \pm 0,15	27,69	42,60	4,3
	2	95	31,16 \pm 0,23	25,56	38,34	7,4
	3	94	31,59 \pm 0,35	23,43	51,12	11,1
	4	95	37,21 \pm 0,34	21,13	40,47	9,1
	5	96	36,74 \pm 0,22	23,43	46,86	6,0
	6	94	34,76 \pm 0,22	23,43	44,73	6,3
	7	95	32,84 \pm 0,24	12,78	40,47	7,3
	8	95	31,52 \pm 0,13	21,13	55,38	12,1
	9	96	32,78 \pm 0,24	17,04	38,34	7,3
	10	93	34,02 \pm 0,32	23,43	40,47	9,4
	11	93	30,31 \pm 0,15	14,91	40,47	4,9
	12	93	34,85 \pm 0,35	23,43	46,86	10,0
	13	94	34,53 \pm 0,25	23,43	44,73	7,2
	14	90	33,76 \pm 0,35	17,04	44,73	10,4
Тетраплоид (Р)	1	96	34,59 \pm 0,29	23,43	42,60	8,25

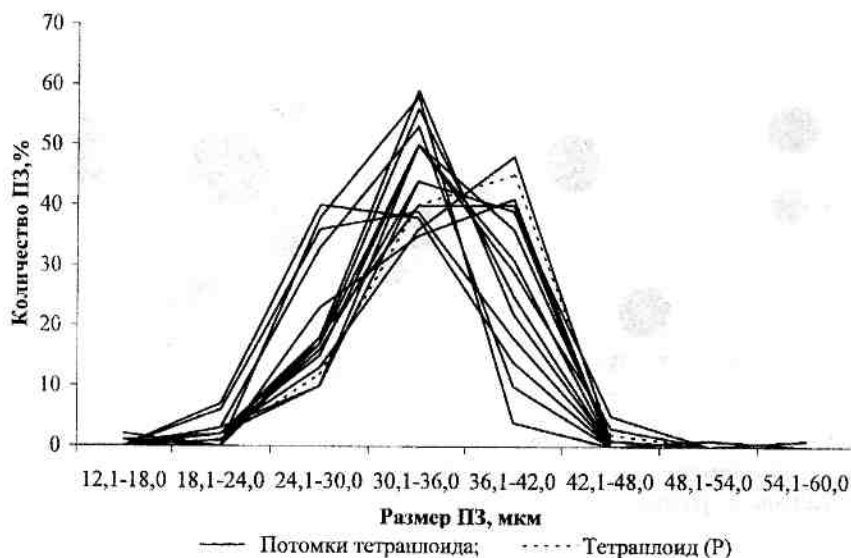


Рис. 3. Распределение морфологически нормальной пыльцы по размеру у тетраплоида и его потомков

Обсуждение

Цитогенетический анализ потомков мутантного тетраплоида показал, что большая часть растений (12 из 15) являются гипотетраплоидами с числами хромосом от 90 до 95. Лишь два растения имели тетраплоидный набор хромосом. Высокая частота появления гипотетраплоидов, по всей вероятности, связана с действием десинаптического гена *Dsy1*, обуславливающего образование у мутантного тетраплоида анеуплоидных гамет с недостающими хромосомами.

В результате изучения качества пыльцы установлено, что у исследованных растений уровень морфологически нормальной пыльцы составляет от 17,0 до 63,3%, при этом морфологически нормальные ПЗ значительно варьируют по размерам. Наблюдаемая картина может быть связана, во-первых, с аномальным протеканием мейоза, что характерно для анеуплоидных и тетраплоидных форм (Машталер, Чеченева, 1977; Ярмолук, 1972); во-вторых, с действием гена *Dsy1*, увеличивающем частоту нарушений в мейозе. Следует отметить, что гипотетраплоидные растения существенно не отличались от тетраплоидных ни по частоте возникновения аномальных ПЗ, ни по размерам пыльцы.

Данные, полученные при изучении пыльцы у потомков мутантного тетраплоида, аналогичны результатам проведенного ранее исследования пыльцы потомков гипертриплоидного растения табака, спонтанно возникшего в потомстве десинаптического мутанта *Dsy1* (Колесова и др., 2002). У изученных потомков гипертриплоида, числа хромосом которых составляли от 66 до 83, также наблюдалось значительное варьирование пыльцы по размеру и качеству (частота морфологически нормальных ПЗ у разных растений варьировала от 14 до 79%).

Полученные нами анеуплоидные формы табака частично фертильны, что позволяет в течение многих поколений получать анеуплоидные растения различной генетической конституции для дальнейших эмбриологических исследований.

Работа выполнена при поддержке фондов «Университеты России» (грант УР.07.01.016) и МО РФ по фундаментальным исследованиям в области естественных наук (грант Е02-6.0-315).

Литература

Еналеева Н.Х., Колесова А.Ю. Цитологическое и генетическое исследование гаметофитной мутации табака, вызывающей редукцию числа элементов в зародышевых мешках // Тез. докл. ВОГИС. СПб., 2000. С.211-212.

Колесова А.Ю., Еналеева Н.Х. Состояние мужского гаметофита у мутантов *Nicotiana tabacum* L. с уменьшенным числом элементов в зародышевых мешках // Известия СГУ. Серия биологическая, Вып. специальный. 2001. С.184-189.

Колесова А.Ю., Еналеева Н.Х., Белоконова С.А. Цитологическое и морфологическое исследование анеуплоидов *Nicotiana tabacum* // репродуктивная биология, генетика и селекция. Саратов, 2002. С. 61-68.

Машталер С.Г., Чеченева Т.Н. Цитогенетические исследования тетраплоидной ржи // Экспериментальная генетика растений. Киев, 1977. С.36-52.

Турков В.Д., Гужов Ю.Л., Шелепина Г. А., Кишмария Я.Ш., Кометиани Д. Г. Хромосомные исследования растений в проблемах селекции, клеточной инженерии и генетическом мониторинге. М., 1988. 64с.

Ярмолук Г.И. Явление анеуплоидии у полиплоидной сахарной свеклы // Полиплоидия и селекция. Минск, 1972. С.212-218.

Enaleeva N. A tobacco mutant with a reduced cell number in embryo sacs. 1. Expression of the mutation in plants of different generations at the mature gametophyte stage// Sex. Plant Reprod. 1997. № 10. P. 300-304.

УДК 581.331.2 + 576.354.4

РАЗЛИЧИЯ В ПРОЯВЛЕНИИ МУТАЦИИ ДОМИНАНТНОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ У СОРГО В РАЗНЫХ ГЕНОТИПАХ

М.И. Цветова, Л.А. Эльконин
НИИ СХ Юго-Востока

К настоящему времени у десятков видов цветковых растений открыты гены мужской стерильности (Kaul, 1988). Признак мужской стерильности чаще определяется одним или немногими рецессивными генами, однако, у ряда видов обнаружены и доминантные гены мужской стерильности. Ранее проведенные исследования показали, что стерилизующее действие генов, обуславливающих мужскую стерильность (*ms* и *Ms*), проявляется чаще во время гаметогенеза, как это наблюдается и у форм с цитоплазматической мужской стерильностью (Kaul, 1988). Однако выявлены гены, нарушающие микроспорогенез, причём большинство из них вызывает нарушения на строго определённых стадиях формирования пыльцевого зерна.

Существование мутаций, нарушающих процессы микроспорогенеза у растений при сохранении нормального мейоза в женской сфере, указывает на то, что у растений генетические системы, контролирующие «женский» и «мужской» мейоз, различаются между собой.

Общепризнано, что анализ мейоза у организмов, несущих мейотические мутации, позволяет выделить элементарные события, происходящие в мейозе, и выявить гены, определяющие эти события. Очевидно, что накопление данных о действии генов, определяющих ход микроспорогенеза у мужски стерильных обоеполоых растений, может быть полезным для более глубокого понимания такого общебиологического явления как мейоз.

У сорго ранее выявлен ряд рецессивных генов мужской стерильности, причём, по крайней мере, семь из них являются неаллельными друг другу (Dogget, 1988; Ишин и др., 1987).

Нами ранее из каллусных культур, полученных из листьев и метелок гаплоида сорго (сорт Майло-145) были регенерированы мутанты с мужской стерильностью (Elkonin et al, 1994). При скрещивании мутантов с линией СК-723 наблюдалось закрепление мужской стерильности. В результате серии последовательных бэккроссов мутантов с линией СК-723 был создан аналог данной линии на цитоплазме мутантов, обозначенной как [Atc], [Atc]СК-723. У этого

аналога в каждом бэккроссном поколении присутствуют стерильные растения и растения с частичным или полным восстановлением мужской фертильности в соотношении 1:1. В результате серии скрещиваний было установлено, что стерильные растения данного аналога несут доминантную мутацию, обозначенную как Ms_{ic} (*male sterile from tissue culture*), которая индуцировала мужскую стерильность также у гибридов F_1 , полученных от скрещивания стерильных растений [Atc]CK-723 с другими линиями (Elkonin, 2000). С помощью последовательных бэккроссов был создан ряд аналогов данных линий с мутацией Ms_{ic} на исходной цитоплазме [Atc].

В данной работе представлены результаты исследования цитологических механизмов стерилизации пыльцы у двух линий сорго под действием мутации Ms_{ic} , указывающие на то, что в разных генотипических средах данный ген оказывает действие на разных стадиях процесса образования пыльцы.

Материал и методы

Процессы формирования пыльцы исследовали у стерильных растений линии [Atc]CK-723 и полученной на её основе [Atc]B-4в. Последняя была получена путём бэккроссирования стерильных растений линии [Atc]CK-723 с линией Волжское 4 - восковидное (B4-в), используемой в качестве рекуррентного родителя, и в ней также в каждом поколении присутствуют стерильные и фертильные растения.

Предварительно произведён анализ микроспоро- и микрогаметогенеза у исходных фертильных аналогов - линий CK-723 и B-4в.

С целью исследования мейоза, метёлки выращенных в поле растений сорго фиксировали в ацето-алкоголе (1:3), дважды промывали и хранили в 80% спирте. Окрашивали их 4% ацетогематоксилином, проводя через серию растворов в следующей последовательности: 1) соляная кислота 1N - 15 минут; 2) соляная кислота 6N - 30 минут; 3) промывка в дистиллированной воде - 1-2 минуты; 4) 45% уксусная кислота - 30 минут; 5) 4% ацетогематоксилин - 10-15 суток; 6) промывка в проточной воде - 30 минут; 7) приготовление мазка в 45% растворе уксусной кислоты (1:1), подкрашенном несколькими каплями ацетогематоксилина.

Зрелую пыльцу анализировали на временных препаратах, окрашенных йодистым калием.

Результаты

Развитие пыльцы у фертильных исходных линий в целом происходит в соответствии с путём, описанным для хлебных злаков (Романов, 1966; Батыгина, 1987). При этом у исследуемых образцов отмечен ряд аномалий при прохождении различных стадий мейоза.

На стадиях профазы I от лептономы до диплономы нарушений практически отмечено не было во всём исследованном материале. Лишь однажды у растения CK-723, отмечена одна материнская клетка микроспор (МКМ) с пикнотическим ядром.

В диакинезе у СК-723 в двух клетках наряду с закрытыми бивалентами отмечены униваленты, расположенные в клетке парами, т.е., по-видимому, в ранней профазе имел место частичный десинапсис.

Таблица 1. Типы и частота нарушений мейоза у растений линий [Atc] СК-723 и [Atc] В-4в, содержащих мутацию Ms_{tc} , и их фертильных аналогов (%)

Фаза	Аномалия	Линия			
		СК-723	[Atc]СК-723	В-4в	[Atc] В-4в
1	2	3	4	5	6
Диакинез	Закрытые и открытые биваленты		32,0		4,19
	Один/несколько унивалент-ов	1,74	8,0		3,96
	Все или большинство хро-мосом в унивалентном со-стоянии		12,0		
Метафаза I	Униваленты за пределами пластинки ¹	2,03	3,30	2,23	0,96
	Биваленты за пределами пластинки ²	2,03	6,59	0,37	0,70
	2 веретена	0,45	0,55		
	Пикноз		0,55		0,17
Ана-телофаза I	Отставание ³	7,85	11,91	10,72	6,71
	Аномальное расхождение ⁴	2,81	2,59	0,35	1,51
	Унивалент за пределами веретена		0,52		
	Неразделившийся бивалент	1,31		0,69	0,43
	Мост ⁵		2,59		0,43
	Отсутствие цитокинеза		0,52		
	Пикноз		3,11	1,04	
	Монада	0,33	0,86		0,47
Диада	Микроядра	5,84	26,18	2,67	6,65
	Хроматин вне ядра			0,33	0,16
	Больше 2х ядер	0,22	2,57		
	В одной половинке верете-но без хромосом		0,86		
	Перпендикулярные веретё-на			1,33	0,16
	Несинхронное расхождение	0,77	13,73	4,67	0,95
	Пикноз	0,44	0,42		0,16
	Дегенерация	1,98		1,33	

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
Мета-фаза II	Микроядра	0,21	1,19	0,39	0,54
	Хроматида за пределами пластинки ⁶	3,12	8,33	2,21	3,10
	Пикноз	0,42			
Ана-телофаза II	Микроядра		0,94		0,60
	Отставание	5,68	15,09	6,21	6,14
	Аномальное расхождение ³	0,17	7,54	1,99	1,20
	Мост	0,17	1,89		0,30
	Нерасхождение хроматид	1,03		0,44	
	Пикноз				0,30
Микро-споры	Микроядра	2,25	3,82	3,11	3,07
	Больше одного ядра	0,24	0,86	0,08	0,14
	Крупная микроспора	0,12	7,27		0,07
	Митоз	0,15	0,22	0,13	0,11
	Пикноз		0,22		0,18
	Дегенерация	0,96	2,38		0,14

¹ Объединены клетки, в которых унивалент (ы) находился а) в пределах веретена деления; б) за пределами веретена деления; в) в экваториальной плоскости клетки, но за пределами веретена деления;

² Объединены клетки, в которых бивалент (ы) находился а) в пределах веретена деления; б) за пределами веретена деления;

³ В этой графе (также и для данных относительно ана-телофазы II) объединены клетки, в которых в дочерние ядра не включились а) целые хромосомы; б) хроматиды из хромосом, претерпевших эквационное деление в А-Т I и А-Т II; фрагменты хромосом;

⁴ Сюда включены разброс хромосом, опережение и расхождение на несколько групп;

⁵ Включены одинарные и двойные мосты с фрагментами и без фрагментов

⁶ Объединены клетки, в которых хроматида (ы) находилась а) в пределах веретена деления; б) за пределами веретена деления.

У В-4 в во всех отмеченных клетках имелось 10 закрытых бивалентов.

В метафазе I у обеих фертильных линий отмечены униваленты и биваленты, находящиеся за пределами метафазной пластинки и даже веретена деления (табл.1). Кроме того, отмечены материнские клетки микроспор (у СК-723), в которых два унивалента располагались в экваториальной плоскости, но вне метафазной пластинки (рис.3).

К редким аномалиям микроспорогенеза относится заложение в мейоците двух веретён деления. Одна такая материнская клетка микроспор отмечена у СК-723 в метафазе I (рис.4).

В ана-телофазе I чаще всего встречались отставшие хромосомы. Часть микроспороцитов содержала униваленты, не включившиеся в группы расходящихся хромосом или в образующиеся ядра. В случаях, когда видны одна или две пары хромосом, расположенных симметрично относительно экваториальной плоскости, это являлось, очевидно, результатом запоздавшего распада бивалентов. Также на этой фазе отмечены не распавшиеся на хромосомы биваленты, задержавшиеся на экваторе, в то время как другие хромосомы уже объединены в телофазные ядра (рис.5) и фрагменты хромосом. Все эти аберрации объединены в класс «отставание», который оказался самым большим классом среди мейотических нарушений у исследованных фертильных линий (табл. 1).

Также в начале анафазы I отмечены микроспороциты с «опережающими» хромосомами, располагающимися около полюсов веретена деления в момент, когда другие хромосомы находятся ещё в бивалентах или только начинают своё передвижение к полюсам. По всей видимости, это результат частичного десинапсиса, наблюдаемого в диакинезе.

Отмечены клетки с полностью асинхронным расхождением хромосом, у которых хромосомы разбросаны по всему веретену деления.

"Опережающие", а также отстающие хромосомы, либо фрагменты хромосом, часто не включаются в ядра, результатом чего является образование микроядер, которые наблюдаются в диадах (табл.1). К аномальным отнесены также диады, в которых обе клетки приступают ко II делению не одновременно, и диады, у которых при II делении веретёна располагались перпендикулярно друг к другу.

Во II делении мейоза характер нарушений в большой степени совпадает с таковыми в I делении (табл.1). В некоторых случаях в метафазных клетках наблюдаются хроматиновые глыбки, лежащие вне веретена деления, которые, возможно, являются остатками микроядер, образовавшихся в телофазе I. Также, как и при первом делении, в ана- и телофазе II отмечены "опережающие" и отстающие хромосомы, дезориентация хромосом на веретене деления; хромосомные и хроматидные аберрации.

В результате образуются микроспоры с микроядрами. Количество отмеченных микроспор с микроядрами относительно меньше по сравнению с числом аберраций, отмеченных на предыдущих стадиях микроспорогенеза (табл.1). Это, по-видимому, объясняется элиминацией микроядер и других структур, образованных хроматином, не включённым в ядра на предыдущих стадиях микроспорогенеза.

У обеих изученных линий на разных стадиях микроспорогенеза встречаются единичные клетки с пикнотическими ядрами, а также клетки с признаками дегенерации (табл.1).

Освободившиеся из тетрад микроспоры вскоре приобретают «сморщенную поверхность», а в ходе дальнейшего развития становятся шарообразными. Дальнейшее развитие пыльцевого зерна, в основном, не отличается от описанного ранее для злаков.

Интересно отметить, что у обеих фертильных линий сорго отмечено до 20% микроспор, у которых в результате вакуолизации ядро расположилось не напротив поры, а сбоку. Однако не было замечено влияния этого фактора на дальнейшее развитие пыльцевого зерна. К моменту созревания в пыльце у СК-723 содержится 61.85%, а у Волжского-4в - 94.11% нормально развитых пыльцевых зёрен (табл.3).

У *стерильных растений* линии [Atc]СК-723 наблюдаются значительные отклонения в развития пыльников: часто нарушается симметричность в строении пыльников, обусловленная разной длиной тек и разной выполненностью гнезд; концы лопастей стерильных пыльников заострены, что придает им своеобразную форму (рис.1); пыльники в одном цветке могут различаться по размеру и по стадии микроспорогенеза.

Процессы дегенерации начинаются до начала мейоза: примерно в 50% пыльников (размером 1.2-1.3 мм) отмечались целые пласты дегенерирующих клеток; в некоторых пыльниках совсем не удавалось выделить спорогенную ткань; встречались пыльники, из которых удавалось выделить лишь несколько МКМ, а остальная часть представляла собой пласты дегенерирующей ткани. Поэтому приведённые данные по стерильным растениям касаются лишь небольшой части материнских клеток микроспор, изначально заложившихся в пыльнике.

В пыльниках, в которых сохранилась недегенерировавшая спорогенная ткань, наблюдалась асинхронность в прохождении стадий мейоза: одновременно с микроспороцитами, находящимися на стадии пахитены, присутствовали клетки, в которых проходило второе деление мейоза.

В диакинезе у стерильных растений линии [Atc]СК-723 в 12% микроспороцитов все или большинство хромосом были в унивалентном состоянии. На последующих стадиях мейоза чаще всего наблюдали нарушения такого же характера, как и у исходной линии СК-723 (табл.1).

Однако отмечен ряд нарушений, не обнаруженных у исходной линии СК-723. Так, некоторые диады представляли собой продукт абсолютно аномального расхождения хромосом, в результате чего в половинках диады оказывалось по два или более ядер разного размера. Также отмечены синцитиальные структуры (рис.12), находящиеся на разных стадиях микроспорогенеза. В них насчитывали от двух до восьми ядер, и в трёх случаях некоторые ядра были полиплоидными.

Кроме того, в некоторых пыльниках стерильных растений линии [Atc]СК-723 в микроспорах не развивались оболочки и пора, хотя происходила вакуолизация. Образовавшиеся в результате «пыльцевые зёрна» имели тонкую оболочку и часто слипались друг с другом (Рис.14).

В сумме частота нарушений на всех стадиях у линии [Atc]СК-723 была достоверно выше ($P < 0,05$), чем у фертильного аналога (табл.2).

Таблица 2. Частота нарушений на разных стадиях микроспорогенеза у растений сорго с мутацией Ms_{ic} и их фертильных аналогов (%)

Стадия мейоза	Линия			
	SK-723	[Atc] SK-723	В-4 в	[Atc] В-4 в
Метафаза I	4.5 а (443)*	11.0 b (182)	2.6 а (269)	2.5 а (1143)
Ана-телофаза I	12.0 а (535)	21.2 b (193)	12.8 а (289)	9.1 а (462)
Диада	9.6 а (907)	44.6 b (233)	10.3 а (300)	8.5 а (632)
Метафаза II	3.7 а (481)	9.5 b (84)	2.6 а (543)	3.6 а (742)
Ана-телофаза II	7.0 а (581)	25.5 b (106)	8.6 а (451)	8.5 а (668)
Микроспоры	3.7 а (3243)	14.8 b (1389)	3.3 а (2378)	3.7 а (2768)

* процент клеток с аномалиями, в скобках - общее число изученных клеток; на каждой стадии мейоза данные, обозначенные разными буквами, значимо различаются при $p < 0.05$ в соответствии с F-критерием.

Однако нарушения в ходе мейоза не являются единственной причиной стерилизации пыльцы у этой линии. По завершении мейоза часть микроспор визуально представлялись нормальными и приступали к гаметогенезу. Но на стадиях одно- и двуядерных пыльцевых зёрен начинались дегенерационные процессы, проявлявшиеся в виде нарушения их окрашивания, обусловленные, возможно, нарушениями накопления крахмала (рис. 13). К моменту созревания в пыльниках содержатся как пустые, так и с нарушенной окраской пыльцевые зёрна (табл.3).

У стерильных растений линии [Atc]В-4в нарушения в строении пыльников наблюдались редко. Значимые отличия в количестве аномалий в ходе мейоза в сравнении с фертильным аналогом отсутствовали (табл.2).

Таблица 3. Частота различных типов пыльцевых зёрен в растениях с мутацией Ms_{ic} в линиях [Atc] SK-723 и [Atc] Волжское-4 восковидное и их фертильных аналогов

Типы пыльцевых зёрен	Линия			
	SK-723	[Atc] SK-723	В-4 в	[Atc] В-4 в
Нормально окрашенные	61.85	0.67	94.11	58.50
Дегенерирующие	28.85	5.66	3.78	28.15
Пустые	9.30	93.67	2.11	13.35

На стадиях одно- и двуядерных пыльцевых зёрен наступали процессы дегенерации, которые визуально проявлялись в виде нарушения окраски и образования пустых пыльцевых зёрен. Пыльца растений с мутацией Ms_{ic} у этой линии стерилизуется не полностью (табл.3), и растения являются полустерильными и завязывают некоторое количество зерновок.

Обсуждение

Известно, что спектр аномалий, регистрируемых в мейозе у разных видов цветковых растений, примерно одинаков: псевдоуниваленты в MI, мосты и фрагменты, нарушения в расхождении хромосом, микроядра в диадах и тетрадах, снижение числа хиазм в диакинезе. Эти аномалии были обозначены как неспецифические (Соснихина и др., 1994). Нарушения, характерные для отдельных линий, несущих определённые гены, были определены как специфические.

По данным литературы, наблюдается значительное варьирование частоты нарушений мейоза у сортов и линий различных видов культурных растений. Так, у разных сортов *Triticum aestivum* частота нарушений в AI колебалась от 0,18 до 40,8% (Boyd et al., 1970; Кравченко, 1977; Вишневская, 1990; Мухамбетжанов, Нургалиева, 1990; Soliman, 1980), у *T. durum* - от 0,5 до 12,6% (Вишневская, 1990; Soliman, 1980). У инцухтных линий кукурузы до 10,0 % клеток имели аномальный характер расхождения хромосом в AI (Defani-Scoarize et al., 1995).

Таким образом, выявленный нами уровень нарушений микроспорогенеза у фертильных линий СК-723 и В-4в является нормальным, по крайней мере, для злаковых культур. При этом надо учесть, что в качестве используемого нами материала служили линии, которые в течение 10-12 поколений подвергались инбридингу, который обычно ведёт к повышению частоты аномалий в мейозе (Соснихина и др., 1994; Defani-Scoarize et al., 1995). Хотя сорго внешне не подвержено инбридинговой депрессии, вероятно, что инбридинг всё же повлиял отрицательно на стабильность микроспорогенеза.

Выше мы уже отмечали, что в литературе чаще описываются гены мужской стерильности, нарушающие процессы формирования пыльцевых зёрен на строго определённых стадиях развития. Данных о генах мужской стерильности, действие которых проявляется на разных стадиях развития мужской генеративной сферы, намного меньше. Так, у линии ржи MS-W нарушения наблюдались до, во время и после делений мейоза (Cebrat et al, Zadecka, 1978). У сои действие гена *msr* отмечено в ранней профазе, в мейозе и в микроспорах (Stelly, Palmer, 1982). На разных стадиях мейоза отмечены нарушения у *Limnanthes* (Kaul, 1988) и немногочисленных других видов (Kaul, Singh, 1991).

В исследованном нами материале мутация *Ms_{ic}* в генотипе линии СК-723 оказывает действие на ранних этапах развития пыльника, формирования МКМ, мейоза и микрогаметогенеза. У стерильных растений линии [Atc]СК-723 на всех стадиях мейоза отмечено значительное превышение числа aberrаций по сравнению с СК-723 и стерильных растений линии [Atc]В-4в (табл.2), хотя спектр аномалий у *Ms_{ic}*-растений линии [Atc]СК-723 примерно такой же, как и у других изученных линий, а отмеченные «специфические» нарушения имелись в небольшом количестве.

Полученные данные позволяют предположить, что этот ген не относится к комплексу мейотических генов; результат его действия у растений, несущих ген *Ms_{ic}* в линии [Atc]СК-723 — дегенерационные процессы на разных этапах

развития мужской генеративной сфере. В то же время в генотипе линии В-4в ген оказывает действие преимущественно на этапе микрогаметогенеза.

Обычно исследуя действие того или иного гена мужской стерильности на механизмы стерилизации пыльцы, авторы априорно считают, что характер экспрессии генов однозначен, и поэтому часто даже не указывают, действие какого гена в каком генотипе исследуется. Полученные нами данные показывают, что действие гена в различной генетической среде может различаться. Это тем более интересно, что хотя исследуемые линии различались своими геномами, но они имели не только один и тот же ген мужской стерильности, но и цитоплазму, произошедшую из одного источника.

Работа частично выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 00-04-48686).

Литература

- Батыгина Т.Б. Хлебное зерно. Л., 1987.- 217 с.
- Вишневская Г.В. Цитогенетические исследования пшеницы с ЦМС (особенности микроспоро- и микрогаметогенеза).// Теоретические и прикладные исследования по генетике. Алма-Ата, 1990. С. 48-56
- Ишин А.Г., Эльконин Л.А., Тырнов В.С. Сорго. Проблемы генетики и селекции. Саратов, 1987. 120 с.
- Кравченко А.Н. Особенности мейоза у пшеницы и её гибридов. Кишинёв, 1977. 160 с.
- Мухамбетжанов К.К., Нургалиева З.Ж. Некоторые цитогенетические и физиолого-биохимические показатели мутантов яровой пшеницы, индуцированных гамма-излучением.// Теорет. и прикл. исслед. по генет. Алма-Ата, 1990. С.57-63.
- Романов И.Д. Особенности развития пыльцы злаков и значение их для некоторых генетических исследований // Генетика, 1970. Т.6, №10. С.11-25.
- Соснихина С.П., Федотова Ю.С., Смирнов В.Г., Михайлова Е.И., Богданов Ю.Ф. Изучение генетического контроля мейоза у ржи.// Генетика, 1994 Т.30, № 8. С. 1043-1056
- Boyd W.J.R., Sisodia N.S., Larter E.N. A comparative study of the cytological and reproductive behaviour of wheat and tritcale subjected to two temperature regimes.// Euphytica, 1970. V.19. P. 490-497
- Cebat J., Zadecka A. Development of anthers in three male-sterile lines of rye (*Secale cereale* L.).// Genet. Pol, 1978.V.1, № 1. P.25-31
- Defani-Scoarize M.A., Pagliarini M.S., de Aguiar C.G. Evaluation of meiotic behavior in double-cross maize hybrids and their parents.// Maydica, 1995. V.40, №4. P. 319-324
- Dogget H Sorghum. 2nd ed. Longman Scientific and Technical. London, 1988. 512 pp.
- Elkonin L.A. Dominant male sterility mutation induced in Sorghum tissue culture and its inhibition.// Intern. Sorghum and Millet Newslett., 2000. № 41. P.28-30.

Elkonin L.A., Gudova T.N., Ishin A.G. Inheritance of male sterility mutations induced in haploid sorghum tissue culture. // *Euphytica*, 1994. V.80, № P.111-118.

Kaul M.L.H. Male sterility in Higher Plants. Springer, Berlin Heidelberg New York, 1988. 1005 pp.

Kaul M.L.H., Singh R.B. Male sterility in barley. 5. Gene action and microsporangogenesis. // *Cytobios*, 1991. V. 66, № 265.-P.71-85.

Soliman A.S., Al-Najjar N.R. Cytological effects of fungicides. II Chromosomal aberrations induced by Vitavax-200 and Dithane S-60 in meiotic cells of wheat and two related species. // *Cytologia*, 1980. V. 45, №1-2.-P. 169-175

Stelly M.D., Palmer R.G. (1982) Variable development in anthers of partially male-sterile soybeans. *J. Hered.*, 1982. V.73, №2. P. 101-108.

УДК 581.321.1 + 581.331.1: 582.951.4

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЭЛЕМЕНТОВ ГИНЕЦЕЯ У ФОРМ ТАБАКА С КОРОТКИМ ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛОМ

С.Ю. Белашов, А.Ю. Колесова, Н.Х. Еналеева

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Формы табака с коротким жизненным циклом, полученные в университете Северной Каролины (США) и обозначенные как RF-формы (rapid flowering), являются перспективным материалом для экспериментальных исследований. Они характеризуются небольшими размерами растений, зацветают в среднем через 55 дней после посева семян и могут выращиваться в условиях оранжереи (McDaniel, 1999). Показана возможность зацветания RF-растений в условиях горшечной культуры (Белашов, 2002). В результате эмбриологического анализа установлена высокая константность в проявлении цитологических признаков женского и мужского гаметофитов (Колесова и др., 2002).

Одно из направлений экспериментальной эмбриологии связано с изучением влияния физических и химических факторов на женскую генеративную сферу растений. Эти факторы могут вызывать не только структурные изменения в ЗМ, семяпочках и завязях, но и влиять на их размеры. В связи с этим необходима оценка морфометрических показателей генеративных структур в контроле.

Цель настоящей работы состояла в оценке изменчивости размеров женских генеративных структур (завязей, семяпочек и ЗМ) у двух RF-линий при нормальных условиях цветения.

Материал и методы

Материалом служили растения линий RF-1 и RF-3, выращенные в полевых условиях. Цветение проходило в августе. Завязи из предварительно кастрированных цветков с подвявшими венчиками фиксировали в ацетоалкоголе (1:3). Измерение завязей (от основания до вершины) проводили с помощью окуляр-микрометра на стереомикроскопе МБС-9. В каждом варианте измеряли

по 30 завязей. Для анализа семяпочек отбирали завязи определенной длины (4,5, 5,0 и 5,5 мм). Измерение длины семяпочек и ЗМ проводили на микроскопе "Jenaval" при увеличении $\times 375$ с помощью окуляр-микрометра. Препараты для микроскопирования готовили по методике просветления (Herr, 1971) с предварительным выдерживанием завязей в смеси глицерина и кармина. Для каждой завязи измеряли по 50 семяпочек и ЗМ. Результаты измерений обрабатывали статистически с помощью программы Windows для Excel.

Результаты и обсуждение

В результате измерения завязей установлено, что их длина у RF-форм варьирует от 4,58 до 6,23 мм (табл. 1, рис.1) и в большинстве случаев составляет 4,8-5,9 мм.

Таблица 1. Результаты морфометрического анализа завязей RF-форм

Форма	Число завязей	Длина завязи, мм		
		min	max	$\bar{x} \pm m$
RF1	30	4,69	6,12	$5,40 \pm 0,62$
RF3	30	4,58	6,23	$5,39 \pm 0,85$

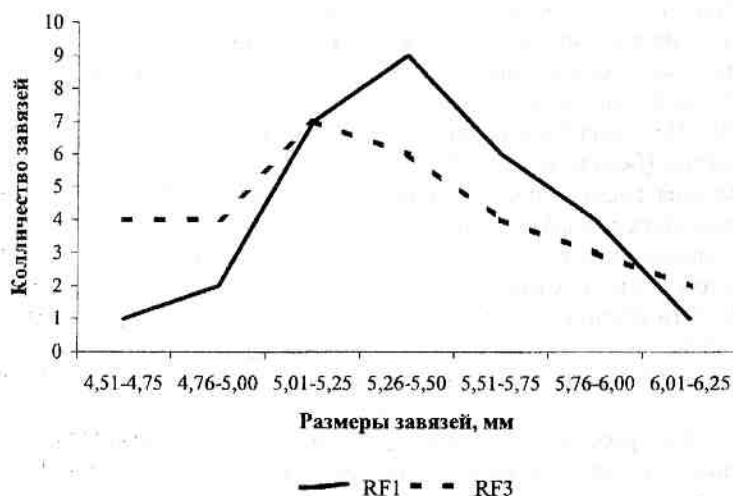


Рис. 1. Распределение завязей RF-форм по размеру.

Размеры семяпочек и ЗМ у RF-1 и RF-3-форм существенно не различались (рис.1,2, табл.1,2). Длина семяпочек у них варьировала в пределах от 171 до 307 мкм, длина ЗМ — от 91 до 176 мкм, при этом максимальный класс приходился на семяпочки размером 200-270 мкм и ЗМ размером 100-150 мкм. Индекс ЗМ (отношение длины ЗМ к длине семяпочки) варьировал не столь существенно и в среднем составил 0,50-0,57.

Таблица 2. Результаты морфометрического анализа семян и 3М RF-1 формы

Длина завязи мм	№ завязи	Длина, мкм				Индекс 3М по длине			
		семяпочек		3М					
		lim	$\bar{x} \pm m$	v	lim	$\bar{x} \pm m$	v	lim	$\bar{x} \pm m$
4,5	1	171-275	232,0 \pm 5,1 a*	10,8	93-176	129,0 \pm 2,9 ac	17,8	0,41-0,75	0,56 \pm 0,03
	2	190-281	232,0 \pm 5,8 a	14,4	99-154	127,6 \pm 3,6 ac	11,8	0,42-0,66	0,54 \pm 0,02
	3	176-262	227,7 \pm 5,1 a	7,7	86-147	114,6 \pm 2,9 b	11,3	0,40-0,64	0,50 \pm 0,02
5,0	1	219-289	233,8 \pm 7,3 b	7,7	108-167	134,9 \pm 5,1 ac	10,5	0,44-0,65	0,54 \pm 0,02
	3	204-289	242,2 \pm 9,4 ab	8,3	99-150	130,5 \pm 3,6 ac	8,3	0,41-0,66	0,50 \pm 0,05
	2	201-307	235,6 \pm 5,1 a	8,0	104-146	123,3 \pm 3,6 ab	9,2	0,40-0,66	0,54 \pm 0,02
5,5	1	218-282	235,6 \pm 5,1 a	13,1	100-152	125,4 \pm 5,8 abc	8,8	0,44-0,61	0,53 \pm 0,01
	2	193-270	237,0 \pm 11,6 a	1,2	91-166	126,2 \pm 3,6 ac	12,4	0,33-0,67	0,53 \pm 0,03
	3	189-268	232,0 \pm 5,8 a	7,5	102-144	122,5 \pm 3,6 ab	7,7	0,41-0,62	0,53 \pm 0,02

* Здесь и в табл. 3. Значения, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не различаются (при $P < 0,05$)

Таблица 3. Результаты морфометрического анализа семян и 3М RF-3 формы

Длина завязи мм	№ завязи	Длина, мкм				Индекс 3М по длине			
		семяпочек		3М					
		lim	$\bar{x} \pm m$	v	lim	$\bar{x} \pm m$	v	lim	$\bar{x} \pm m$
4,5	1	197-255	228,4 \pm 2,2 a	6,1	98-146	116,0 \pm 2,2 a	10,0	0,42-0,65	0,52 \pm 0,02
	2	197-237	217,5 \pm 15,9 a	2,7	96-133	113,8 \pm 5,8 a	7,8	0,44-0,62	0,53 \pm 0,01
	3	200-286	224,85 \pm 9,4 a	16,5	91-146	120,4 \pm 5,1 ab	9,3	0,42-0,72	0,53 \pm 0,02
5,0	1	200-260	217,5 \pm 2,2 b	12,9	99-137	116,0 \pm 5,8 ab	7,8	0,45-0,66	0,53 \pm 0,01
	3	173-260	226,8 \pm 15,9 a	8,2	92-133	113,8 \pm 5,1 a	13,4	0,37-0,64	0,51 \pm 0,02
	2	178-248	217,5 \pm 9,4 a	7,0	89-144	108,8 \pm 5,8 a	12,2	0,42-0,66	0,51 \pm 0,02
5,5	1	175-244	216,0 \pm 2,2 b	6,0	91-147	121,0 \pm 5,1 ab	10,0	0,44-0,68	0,57 \pm 0,02
	2	220-284	241,4 \pm 15,9 a	7,3	104-153	130,5 \pm 5,8 b	9,4	0,40-0,67	0,57 \pm 0,03
	3	199-284	226,4 \pm 10,2 a	15,0	92-149	123,3 \pm 5,8 ab	11,5	0,41-0,68	0,54 \pm 0,03

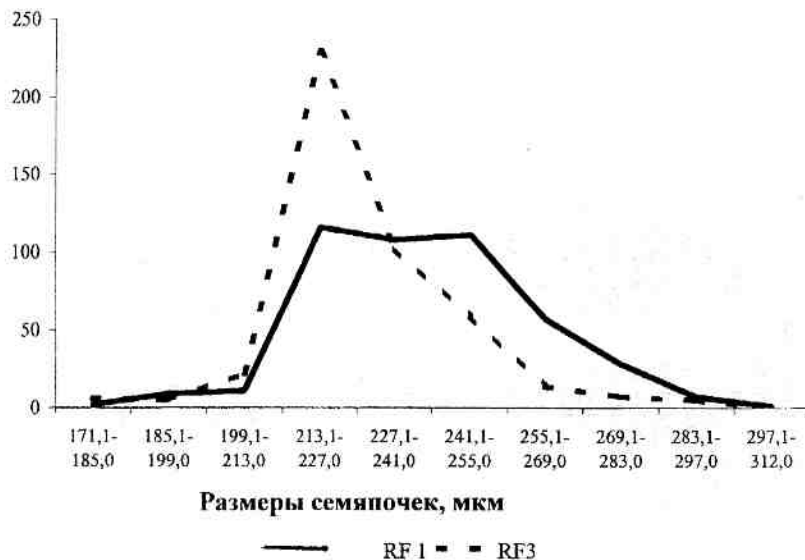


Рис. 2. Распределение семяпочек RF-форм по размеру.

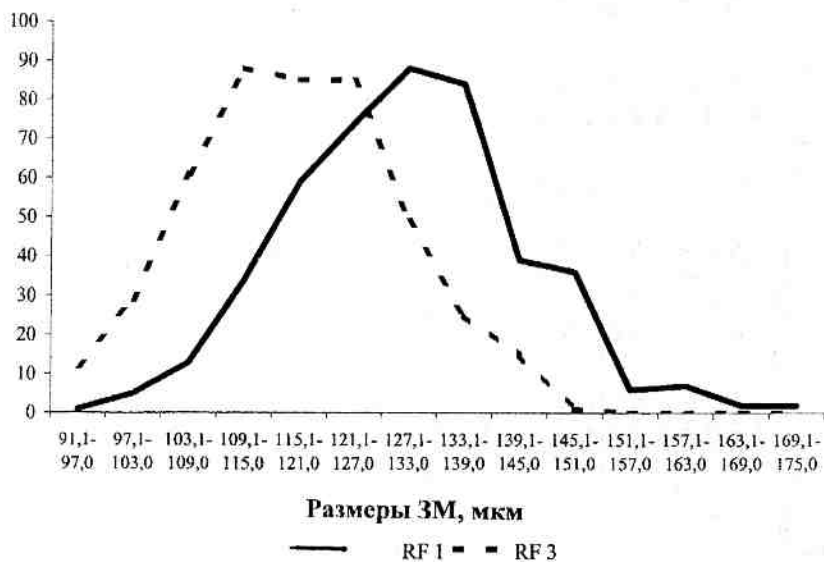


Рис. 3. Распределение 3М RF-форм по размеру.

Статистический анализ с использованием критерия Стьюдента показал, что в пределах одной и той же линии большая часть завязей достоверно не различается по размерам ЗМ и семяпочек, но в ряде случаев были обнаружены статистически достоверные различия по данным показателям между разными завязями одного и того же размера, а также между завязями разных размеров. Поскольку в данном опыте для анализа использовали смесь цветков от разных растений в пределах линии, нельзя исключить вклад генотипа в изменчивость. Для подтверждения (или исключения) факта внутрилинейной генотипической изменчивости и ее роли в варьировании параметрических характеристик генеративных структур требуются дополнительные эксперименты.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что линейные размеры завязей, семяпочек и ЗМ у двух форм табака с коротким жизненным циклом - RF-1 и RF-3 варьируют в достаточно широком диапазоне. Однако наиболее высокочастотными являются показатели: для завязей 4,8-5,9 мм, для семяпочек - 200-270 мкм и для ЗМ - 100-150 мкм. Полученные данные могут быть использованы в качестве контрольных значений при сравнении эффектов экспериментальных воздействий на генеративные структуры.

Работа выполнена при поддержке грантом НП «Университеты России» (№ УР.07.01.0601).

Литература

Белашов С.Ю. Оценка возможности зацветания растений табака линии RF-3 в условиях горшечной культуры. // Тез. докл. науч. конф. Саратов, 25-30 ноября 2002 г. Саратов, 2002. С. 13-15.

Колесова А.Ю., Белашов С.Ю., Еналеева Н.Х. Эмбриологическое и морфологическое исследование форм табака с ранним зацветанием // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. Саратов, 2002. Вып. 1. С. 80-86.

Herr J. M. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58, N 8. P. 785-790.

McDaniel C. N. Rapid flowering *Nicotiana tabacum* L. // Sex. Plant Reprod. 1999. №12. P. 123-124.

АСИМБИОТИЧЕСКОЕ СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ОРХИДЕЙ В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*, НА ПРИМЕРЕ *LUDISIA DISCOLOR* (KER-GAWL). RICH.

О.Л.Госенова, Т.А.Алаторцева, Е.А.Киреев

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Красота и оригинальность цветков орхидей, их особенности размножения издавна вызывали к этим растениям научный и коммерческий интерес. Почти полное отсутствие эндосперма в семенах не позволяет их прорастить в обычных условиях культуры. Необходимо, как выяснилось, симбиоз с грибом (Bernard, 1899). Обойти препятствие позволяет проращивание семян на искусственной питательной среде, содержащей углеводы. Такая методика впервые была разработана Кнудсоном (Knudson, 1922). Позднее Морелем был предложен и метод микроклонального размножения орхидей (Morel, 1964). С тех пор появилось огромное количество работ в этой области. Однако орхидеи по-прежнему остаются объектом внимания учёных и цветоводов-любителей, так как по сей день многие проблемы, связанные с размножением орхидных, в том числе вопросы дифференциации и регуляции развития зародышей, остаются нерешёнными. Возможно, поэтому работа над совершенствованием методик размножения сортовых и диких форм орхидей *in vitro* продолжается.

Цель настоящей работы заключалась в изучении развития *Ludisia discolor* из семян в асимбиотической культуре *in vitro*.

В задачи работы входило:

- а) проследить в динамике все стадии развития от семени до высадки в грунт;
- б) определить возможность клонирования протокормов;
- в) оценить влияние типа питания углеводного на рост и развитие проростков;
- г) определить способность семян разного срока хранения к проращиванию в культуре *in vitro*.

Материал и методы

В эксперименте использовали семена *Ludisia discolor*, полученные спустя месяц после искусственного опыления комнатных растений. Перед культивированием семена стерилизовали в 70% этаноле и растворе гипохлорита натрия, содержащем 1,5% активного хлора.

Питательная среда для проращивания включала макро- и микроэлементы MS, витамины, агар-агар, активированный уголь, в качестве источника углевода: сахарозу, глюкозу, либо виноградный сок. Проращивание проводили при естественном освещении.

Результаты и обсуждение

Наблюдения за семенами показали, что в первые две недели культивирования происходит набухание семян, они увеличиваются в размерах и приобретают молочно-белую окраску. После 30-40 дней у протокормов с явно выра-

женной полярностью поверхность базальной части покрывается всасывающими волосками. По мере роста и удлинения появляется членистое строение, характерное для взрослого растения. По достижении «критической массы» (Батыгина, Шевцова, 1985), определённого размера и формы, у 40-50-суточных семян на верхней части закладываются листовые примордии, а у 70-90-суточных – начинают разворачиваться зелёные листочки, зеленеет и сам протокорм. Позже появляется корешок. В итоге через 10-11 месяцев после опыления материнских растений формируются молодые растеньица, готовые к пересадке из стерильных сосудов в субстрат. Замечено, что в основании членистых протокормов из боковых почек возникают протокормы следующего порядка, то есть происходит самовоспроизводство, или клонирование протокормов. В результате образуются группы протокормов, связанных между собой основаниями. При механическом воздействии такие комплексы легко рассыпаются на отдельные части. Каждый из отделившихся дочерних протокормов способен далее развиваться как самостоятельное растение. Таким образом, *in vitro* семена *Ludisia* проходят все стадии, свойственные орхидным *in vivo*.

Кроме сахарозы было проведено испытание и других источников углеводного питания, глюкозы и виноградного сока. Протокормы и проростки на разных стадиях развития переносили на новую среду. Замена сахарозы на другой углевод практически не повлияла на способность протокормов к «самоклонированию». Однако на среде с виноградным соком развивались более крупные проростки, но лишённые зелёной окраски и не образующие настоящих листьев. В то же время зелёный цвет, приобретенный ранее (до смены углевода), сохранялся и в новом пассаже. Подобные явления не были свойственны сеянцам на среде с глюкозой и сахарозой.

Следует отметить, что для проращивания использовали семена разных сроков хранения (см. таблицу). Было установлено, что они довольно быстро теряют жизнеспособность. После четырёхмесячного хранения в холодильнике при температуре 1-2°C всхожесть семян снижалась с 90 до 70%, а после 14 месяцев составляла лишь 30%, что сопровождалось удлинением сроков проращивания семян.

Влияние сроков хранения семян на их способность к проращиванию

Время после опыления, мес.	Количество проросших семян, %	Время вступления в очередную стадию проращивания, сутки от начала культивирования			
		Начало проращивания	Появление всасывающих волосков	Появление зелёной окраски	Проросток с 1-2 листьями
1	90	10-14	30-40	50-60	75-90
5	70	12-14	30-40	50-60	75-90
14	30	20-26	55-60	70-80	100-120

Сравнение наших результатов с литературными данными показало, что развитие из семян *Ludisia discolor* принципиально не отличается от развития других орхидей в культуре *in vitro*, и для получения посадочного материала.

могут быть использованы стандартные безгормональные питательные среды. При этом проявляется характерная для *Orcidaceae* способность проростков к образованию дочерних протокормов, что обеспечивает высокий коэффициент размножения и вполне компенсирует затраты при использовании данной методики.

Выводы

1. Используемая питательная среда обеспечивает прорастание семян *Ludisia discolor in vitro*, при этом семена проходят все стадии развития, характерные для орхидных.
2. Весь процесс от опыления материнского растения и до формирования проростков, готовых к пересадке в грунт, составляет 11 месяцев.
3. Образовавшиеся первичные протокормы в условиях *in vitro* обладают способностью к самостоятельной вегетативной репродукции дочерних протокормов.
4. Процессы роста и развития *Ludisia discolor* протекают сходно на средах, содержащих сахарозу и глюкозу, наличие виноградного сока в среде препятствует развитию хлорофилла.
5. Семена быстро теряют жизнеспособность, их всхожесть за 13 месяцев хранения при температуре 1-4°C уменьшается в три раза по сравнению с семенами, посеянными сразу после сбора.

Литература

Батыгина Т.Б., Шевцова Г.Г. Метаморфоз в культуре орхидных (на примере *Cymbidium hybridum*, *Orchidaceae*) // Бот. журн. 1985. Т.70. №12. С.1614-1621.

Поддубная-Арнольди В.А., Селезнёва В.А. Выращивание орхидей из семян // Тер. Гл. Бот. сада. 1953. №3, С.33-35.

Черевченко Т.М., Кушнир Г.П. Орхидеи в культуре. // Киев, 1986. 197 с.

Bernard N. Sur la germination du *Neottia nidus avis* // C.R. Acad. Sci. 1899. Vol.128. P.23-27.

Knudson L. Non Symbiotic germination of orchids seeds // Bot. Gar. 1922. Vol. LXXXIII. №1. P. 8-12.

Morel G. Tissue culture – a new means of clonal propagation of Orchids // Idid. 1964. Vol.33. №6. P.473-478.

ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.331.1+575.2

ОБ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ ПОДХОДЕ К РЕШЕНИЮ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ МЕГАГАМЕТОФИТА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Н.Х.Еналесва

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Согласно сложившемуся представлению семязачаток (= семязачаток) представляет собой мегаспорангий, в котором происходит заложение археспория, дающего начало спорогенным клеткам, из которых путем мейоза формируются гаплоидные споры, а затем одна из них развивается в зародышевый мешок (ЗМ). Это означает, что исторически ЗМ является гаплоидным поколением, то есть эволюционно преобразованным мегагаметофитом (МГ) (= женским гаметофитом) предков покрытосеменных (=цветковых) растений (Романов, 1960 а, б).

По мнению ряда авторов цветковые имеют монофилетическое происхождение (Тахтаджян, 1948; Гроссгейм, 1966; Doyle, 1994; Боброва и др., 1995 и др.). В соответствии с гипотезой А. Л. Тахтаджяна (1948, 1964, 1970) цветковые возникли однократно путем неотении, то есть в результате макромутации, вызывающей остановку онтогенеза на более ранней, чем у исходной формы стадии. В результате такого преждевременного завершения онтогенеза взрослая стадия предка выпала из их индивидуального развития, при этом одновременно неотеническому преобразованию подверглись все органы и части цветковых растений.

Мысль о том, что ЗМ также представляет собой неотенически преобразованный, то есть значительно сокращенный в развитии и упрощенный в структуре женский гаметофит предковых форм покрытосеменных, впервые высказанная И.Д. Романовым в 1944 (цит. по: Терехин, 1991), поддержана многими эмбриологами, хотя по вопросу об эволюционных предшественниках ЗМ и исторических соответствиях его структурных элементов существуют разные мнения (Модилевский, 1953; Магешвари, 1954; Фавр-Дюшартр, 1990; Терехин, 1991, 1994, 1996; Battaglia, 1989 и др.). Поскольку, как считает большинство авторов, наиболее вероятной предковой формой покрытосеменных является представитель *Gymnospermae*, исходной структурой для ЗМ цветковых растений также может быть гаметофит голосеменных. Тот факт, что МГ некоторых родов голосеменных (*Gnetum* и *Welwitschia*) характеризуются упрощением организации (редукция архегониев и сокращение числа циклов свободноядерных делений), служит дополнительным аргументом в пользу этой гипотезы. По мнению Э.С. Терехина (1991, 1994, 1996) в организации женского гаметофита гнетовых и покрытосеменных существует принципиальное сходство. Для гаметофитов этих растительных форм характерна так называемая «поляризован-

ная зональность» (Терехин, 1991), то есть расположение в микропилярной, центральной и халазальной частях МГ аналогичных цитологических образований: половых структур, питательной запасающей ткани (трофофита) и гаусториального структурно-функционального комплекса. У покрытосеменных с "нормальным" типом ЗМ такими образованиями соответственно являются: яйцевой аппарат, центральная клетка и антиподы. Это совпадение не означает, что современные Gnetales являются прямыми предками цветковых, но оно указывает на существование между ними филогенетической связи (Модилевский, 1953; Терехин, 1991; Battaglia, 1989).

Однако, наряду с идеей выведения ЗМ покрытосеменных из МГ голосеменных, существуют взгляды, согласно которым историческими предшественниками ЗМ могут быть иные структуры. В частности, согласно гипотезе М.С. Яковлева (1974), у покрытосеменных нет гаметофита как некоего полового поколения. Ценоцитную фазу ЗМ следует рассматривать как гаметоцит, из которого путем цитокинеза и дифференциации формируются гаметы. Поскольку такая схема (мейоцит- гаметоцит - гаметы) характерна для бурых водорослей, автор предполагает, что Fucales являются основоположниками ветви, давшей начало Proangiospermae.

Y.Tourte (1969) на основе сравнительного электронномикроскопического изучения ЗМ покрытосеменных и архегония лептоспорангиевых папоротников пришел к заключению о принципиальном сходстве этих структур, позволяющем рассматривать папоротниковые в качестве предковых форм цветковых.

По мнению В. Swami (1974) ЗМ покрытосеменных вовсе не имеет аналогов в других (нижестоящих) таксонах, поскольку он является первичной структурой (*sui generis*), впервые возникшей лишь у растений этого типа. Предположение о том, что ЗМ покрытосеменных филогенетически не связан с гаметофитом голосеменных, а возник независимо, также высказала М.А. Гусаковская (1998).

Исходя из концепции полифилетического происхождения покрытосеменных, предполагающей параллельное или конвергентное историческое развитие разных таксонов в направлении к покрытосемянности (Берг, 1977; Цвелев, 1975, 1977; Meeuse, 1986; Красилов, 1989, Красилов и др., 1997; Курбатский, 1993; Syvanen, 1997), цветковые не являются потомками единственного исторического предка. Из этого должно следовать, что ЗМ представителей разных таксонов крупных рангов, например, порядков или семейств, могут иметь разное происхождение. На возможность неоднократного возникновения ЗМ покрытосеменных в процессе эволюции указывали А.С. Joshi (1938), Е.Н. Герасимова-Навашина (1954), Дж.М. Герр (1990). Крайнюю позицию в этом вопросе занимает Е.Н. Герасимова-Навашина (1954), по мнению которой формирование структуры типа ЗМ происходит на основе универсальных клеточных закономерностей, и при определенных условиях структура подобная ЗМ возникает с неизбежностью. «В ЗМ нет ничего специфического, что можно было бы истолковать как унаследованную конструкцию, возникшую однажды в истории у единственного предка» (Герасимова-Навашина, 1954).

Хотя до настоящего времени при рассмотрении проблемы происхождения ЗМ преимущественно использовались данные, полученные на основе сравнительного анализа женских генеративных структур у представителей разных таксонов, перспективным может оказаться применение экспериментального подхода, основанного на индукции изменчивости структурно-функциональной организации ЗМ.

Как известно, количество ДНК, содержащейся в ядерных геномах эукариот, намного превосходит то, которое необходимо для кодирования белков этих организмов» (Доувер, Флейвелл, 1986). Присутствие большого количества избыточной ДНК не исключает возможности того, что в ней содержится информация об историческом прошлом, которая при некоторых мутациях или стрессовых ситуациях может проявиться. То есть, выражаясь словами Б.М. Житкова (1922), «организм... ничего не забывает. Он хранит в себе факторы всех признаков всей линии своих предков, и при условиях благоприятствующих древние признаки могут вновь вступать в жизнь». Иногда признаки предков проявляются в виде отклонений от нормы, то есть, как аномалии.

ЗМ аномального строения (с нарушениями структуры) ранее регистрировались многими «классическими» эмбриологами при исследовании растений разных систематических групп, но в большинстве случаев вследствие тератологической природы таких ЗМ интерес к ним был незначительным, и авторы нередко ограничивались лишь констатацией факта их встречаемости. Однако, поскольку по выражению Палласа (1772), «природа соблюдает известные закономерности даже в самих своих ошибках» (цит по: Федоров, 1958), анализ аномалий может иметь не меньшую научную значимость, чем анализ нормы. Тератогенез - это постоянно проявляющийся творческий процесс, «своего рода "попытки" природы, а не случайность, и они (аномальные формы, Н.Е.) подчиняются тем же законам, что и нормально образованные организмы» (Wolf, 1759; цит по: Федоров, 1958). Изучению тератологических преобразований животных и растительных форм придавалось большое значение при рассмотрении разных проблем биологии на протяжении всей истории ее развития. Так, Е. Гийено (1921) считал, что одни и те же уродства у некоторых групп беспозвоночных представляются то как случайные индивидуальные особенности, то как постоянные признаки видов, родов и семейств, и любое животное можно описать в терминах тератологического языка (цит. по: Корочкин, 1999). Согласно А.А. Федорову (1958) «...аномальные отклонения в строении растительных организмов, рассматриваемые в сравнительном морфолого-эволюционном плане, помогают не только понять пути возникновения тех или иных структурных особенностей растений в процессе эволюции, но также представляют значительный интерес для различных обобщений, например, для целей филогении. Об этом имеются вполне обоснованные заключения в работах Н.П.Кренке, Б.М.Козо-Полянского, В.Л. Рыжкова, А.Л.Тахтаджяна и др.».

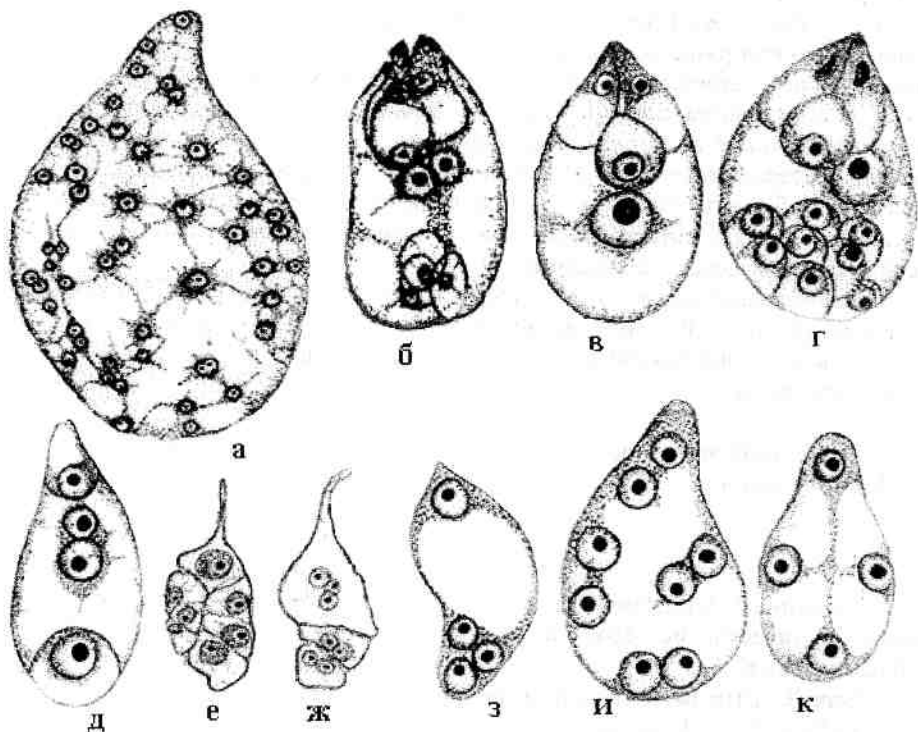
Подтверждением перспективности использования мутагенеза в качестве эвристического приема при решении проблем эволюционного плана может служить работа Дж. Герра (Herr, 1995), посвященная происхождению семян, в которой в качестве аргумента в пользу существования генетической свя-

зи между древними и современными формами приводится факт возникновения индуцированной мутации *bell-3 Arabidopsis thaliana*, вызывающей отсутствие внутреннего интегумента семяпочки. По мнению автора, возникновение подобного атавистического признака может означать тот факт, что гены примитивных форм «не теряются» в ходе эволюционного процесса. Аналогичным примером являются мутации кукурузы *lar-487* и *mas1*, фенотипический эффект которых состоит в развитии множественного археспория; проявление этого признака также рассматривается как реверсия к примитивному признаку (Батыгина и др., 1994; Воронова, 1998).

Исходя из этого, индукция мутационной и модификационной изменчивости ЗМ может быть использована в качестве эвристического приема при решении проблем происхождения и эволюции женского гаметофита. Можно предположить, что массовое получение и анализ гаметофитных мутаций и модификаций позволит выявить те из них, при которых экспрессируются анцестральные признаки мегагаметофита.

Нами при цитозембриологическом исследовании радиомутантов, гаплоидов *Nicotiana tabacum* L., и межвидовых гибридов *N. tabacum* L. x *N. sylvestris* Speg et Comes. среди более 3000 аномальных ЗМ зарегистрированы некоторые типы структурной организации, которые, возможно, относятся к разряду подобных феноменов. В одном из таких случаев структура имела вид значительно увеличенной, по сравнению с обычными ЗМ, полости с разбросанными многочисленными ядрами; иногда число ядер составляло около 50 (Рис. а). Внешне эти образования очень напоминали нуклеарный эндосперм, как известно, не свойственный *Solanaceae*. Поскольку аналогичное строение характерно для мегагаметофита гнетовых на начальных этапах развития, не исключено, что в данном случае имело место проявление атавистического признака. Структуры подобного типа были обнаружены не только у форм с генотипическими нарушениями но и у нормальных растений в культуре изолированных завязей при воздействии стрессовыми повышенными температурами на гаметофитогенез. Другие примеры аномального развития имеют отношение к проблеме эволюционного преобразования ЗМ в пределах покрытосеменных. В частности, обнаружены ЗМ, которые по фенотипическим признакам (числу ядер, характеру их распределения и клеточной дифференциации) отличались от ЗМ *Polygonum*-типа, характерного для *Nicotiana*, и были сходными с ЗМ типов *Plumbagella*, *Oenothera*, *Drusa*, *Plumbago* (Рис. в-д, з-к). При анализе спорогенеза и формирования инициальной клетки зародышевого мешка у некоторых мутантов и нормальных растений в экстремальных температурных условиях были зарегистрированы случаи би- и тетраспорического развития ЗМ. Однако, вопрос о том, являются ли эти факты свидетельством исторического прошлого типа *Polygonum*, или же они демонстрируют его «цитологические потенции», в случае реализации которых при определенных обстоятельствах могут возникать иные типы ЗМ, пока остается открытым.

Также определенный интерес представляет явление формирования клеточных комплексов, достаточно часто отмечающееся в семяпочках некоторых гаплоидов. Они имели вид клеток генеративного типа, и их число варьировало



Зародышевые мешки и клеточные комплексы, выделенные из завязей мутантных и гибридных форм табака: а – крупная ценоцитная структура с многочисленными ядрами; б- ЗМ типичного для табака строения; в-д, з-к – ЗМ, морфологически сходные с мегагаметофитами других типов развития (в- *Oenothera*, г- *Drusa*, д- *Plumbagella*, з-к – на стадии ценоцитного ЗМ типов *Fritillaria*, *Plumbagella*, *Drusa*, *Plumbago*); е, ж – комплексы из семи и трех клеток.

от 2 до 7 (Рис. е, ж). Клетки были одноядерными или с разным числом ядер, одинакового или разного размера. Вероятно, их возникновение связано с заложением многоклеточного археспория либо с явлением апоспорического развития клеток нуцеллуса, блокированного на ранних стадиях. Поскольку ни одно из этих явлений не свойственно *Nicotiana*, этот факт означает возможность изменения генеративных признаков, выходящего за пределы внутривидовой изменчивости. То есть, и в этом случае, по-видимому, имела место экспрессия генетических систем, которые в обычных условиях при нормальном состоянии генотипа оказываются "молчащими".

Приведенные примеры, безусловно, являются лишь частными случаями аномалий развития ЗМ, которые могут быть интерпретированы в эволюционном аспекте, но они доказывают перспективность дальнейших исследований в этом направлении.

Работа выполнена при поддержке грантом НП «Университеты России» (№ УР.07.01.0601).

Литература

Батыгина Т. Б., Шамров И. И., Голубовская И. Н., Шеридан В. Ф. Значение генетических исследований для эмбриологии // Генетика. 1994. Т. 30 (Приложение). С. 13.

Берг Л.С. Труды по теории эволюции. Л., 1977. 387 с.

Боброва В.К., Горемыкин В.В., Троицкий К.М., Вальехо-Роман К.М., Антонов А.С. Молекулярно-биологические исследования происхождения покрытосеменных растений // Журн. общ. биол. 1995. Т.56. № 6. С. 665-662.

Воронова О.Н. Особенности развития женской репродуктивной сферы у мутанта кукурузы *ram* // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. Тез.докл. II(X) съезда Русского ботан. об-ва (26-29 мая 1998г., СПб). Т.1. 1998. С.10.

Герасимова-Навашина Е.Н. Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосеменных // Бот. журн. 1954. Т.39. N 5. С. 655-680.

Герр Дж.М. Эмбриология и систематика // Эмбриология растений / Под ред. Джори В.М. Ч. 2. М., 1990.- С. 243-299.

Гроссгейм М.А. Обзор новейших систем цветковых растений. Тбилиси, 1966. 198 с.

Гусаковская М.А. О происхождении зародышевого мешка *Polygonum*-типа // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. Тез.докл. II (X) съезда Русского ботан. об-ва (26-29 мая 1998 г., СПб). Т.1. 1998. С.113

Доувер Г., Флейвелл Р. Эволюция генома. М., 1986. С. 9-10.

Житков Б.М. Возрастная изменчивость и эволюция. М. 1922. С. 1-70

Корочкин Л.И. Введение в генетику развития. М., 1999. 254 с.

Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989. 263 с.

Красилов В.А., Бугдасва Е.В., Маркевич В.С., Маслова Н.П. Проангиоспермы и происхождение цветковых растений. Рос. наука: Выстоять и возродиться. 1997. С.294-302

Курбатский В.И. Происхождение покрытосеменных (новые взгляды на решение проблемы). Томск, 1993. 183 с.

Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. М., 1954. 440 с.

Модилевский Я.С. Эмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1953. 224 с.

Романов И.Д. Эволюция онтогенеза зародышевого мешка покрытосеменных растений // Тез.докл. III Всесоюз.Сов. эмбриолог. 1960 а. С.145-146.

Романов И.Д. Параллелизм в эволюции зародышевого мешка покрытосеменных// Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции.- М.-Л. 1960 б. С. 217-223.

Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. МОИП. 1948. 301 с.

Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.- Л. 1964.289 с.

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970.146 с.

Терехин Э.С. Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений// Тр. Бин им. В.Л.Комарова АН СССР. 1991. Вып. 2. 68 с.

Терехин Э.С. Иерархическая классификация зародышевых мешков //Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.1. Генеративные органы цветка. С-Пб, 1994 а. С. 239-248.

Терехин Э.С. Эволюция женского гаметофита //Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции.Т.1. Генеративные органы цветка. С-Пб, 1994 б. С. 248-255.

Терехин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб, 1996. 386 с.

Фавр-Дюпартр М. Гомологии и филогения//Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии: в 2 томах. Т. 2 М., 1990. С. 300-342.

Федоров А.А. Тератология и формообразование у растений. М.-Л. 1958. 28 с.

Цвелев Н.Н. О происхождении и основных направлениях эволюции злаков// Проблемы эволюции. Новосибирск, 1975. Т. 4. С. 107-117.

Цвелев Н.Н. О первичной жизненной форме покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол.- 1977. Т. 82. Вып. 1. С. 79-87.

Battaglia E. The evolution of the female gametophyte of angiosperms: an interpretative key. (Embryological Questions: 14) // Annali di Botanica. 1989. Vol. 47. P. 7-144.

Doyle J.A. Origin of the angiosperm flower: A phylogenetic perspective // Plant Systematics and Evolution. 1994. 8. P. 7-29

Heit J.M. The origin of the ovule// Source American Journal of Botany.- 1995. V. 82, N 4. P. 547-564.

Joshi A.C. Systematic distribution of the Fritillaria-type of embryo sac and the mono or polyphyletic origin of Angiosperms// *Chronica Bot.*1938.V. 4, N 6. P. 507-508.

Meeuse A.D. Again: double fertilization and the monversus the pleiophyletic evolution of angiosperms// *Phytomorphology*.- 1986.- V. 36, N 1-2.- P. 17-21.

Swamy B.G.L. On the presumed ancestry of angiosperm embryo sac// *Phytomorphology*.1974. 24, N 1-2. P 102-106.

Tourte Y Interpretation des cellules du sac embryonnaire des angiospermes a la lumiere des etudes de de l'oogenese chez les Pteridophytes// *Rev. Cytol. Biol. Veg.*- 1969. V. 32. P. 241-251.

УДК 582.998 + 575.22 : 581.163

ИССЛЕДОВАНИЕ АПОМИКТИЧНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОЛОВЫХ И АПОМИКТИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *TARAXACUM* И *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*): ПОЛИМОРФИЗМ ПО ПЕРОКСИДАЗЕ, СУПЕРОКСИДИДСМУТАЗЕ, ТИРОЗИНАЗЕ И ЭСТЕРАЗЕ

А.С. Кашин, В.Э. Анфалов, Ю.А. Демочко

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Проблема гаметофитного апомиксиса у покрытосеменных по-прежнему приковывает к себе пристальное внимание. Более того, в последнее десятилетие интерес к ней значительно возрос. Но и использование самых современных методов исследования (молекулярно-генетических, генноинженерных) в сочетании с традиционными, такими как гибридологический, цитозбриологический, цитогенетический методы, пока не прибавляют ясности в отношении большинства вопросов, связанных с этой проблемой. Не более как гипотетичными остаются, например, представления о характере генетического контроля явления, хотя определенный прогресс в этом направлении очевиден (Savidan, 1982; Nogler, 1984; Kindiger, Dewald, 1996; Grimanelli et al., 1998; Koltunow, Johnson, Bicknell, 1999; Grossniklaus, Nogler, van Dijk, 2001; Bantin, Matzk, Dresselhaus, 2001). Много неясностей остаётся в ответах на вопрос о характере и природе генетической изменчивости в апомиктичных популяциях (Richards, 1986) и о роли гаметофитного апомиксиса в эволюции (Поддубная-Арнольди, 1984; Кашин, Куприянов, 1993).

Доминирует представление о том, что апомикты уступают половым формам в эволюционной и адаптационной пластичности (Грант, 1984), хотя это плохо согласуется с тем, что в агамных комплексах предковые половые формы всегда имеют ограниченные ареалы, а нередко – эндемики, в то время как многие апомиктичные виды имеют обширнейшие ареалы. Последнее, очевидно, без эволюционной и адаптационной пластичности невозможно.

Одним из основных современных критериев оценки изменчивости в популяциях является степень биохимического полиморфизма. Как правило, молекулярно-генетические методы анализа дают более точные и объективные представления о характере изменчивости (Глазко, Созинов, 1993). В последнее два десятилетия появился ряд публикаций по результатам исследования биохимического полиморфизма в апомиктичных популяциях растений (Ford, Richards, 1985; Ellstrand, Roose, 1987; Bayer et al., 1990; Yahara et al., 1991; Morita, 1994; Menken et al., 1995; Noyes, Soltis, 1996; Schmelzer, Renno, 1999; Chapman et al., 2000; Horandl et al., 2001; Storchova et al., 2002, и др.). Однако, проведённые в этом направлении исследования явно недостаточны, и пока не выработан какой-либо единый универсальный критерий оценки параметра. Остаётся неясным, насколько приложимы критерии оценки полиморфизма, используемые в отношении половых популяций, к апомиктичным популяциям.

В этой связи было интересно провести сравнительное изучение методом гелеэлектрофореза характера изменчивости энзимов в естественных популяциях половых и апомиктичных форм родов *Pilosella* и *Taraxacum* (*Asteraceae*), - по сути классических объектов исследований по проблеме апомиксиса.

Материал и методы

Объектом исследования служили популяции двух половых (*T. serotinum*, *P. echioides*) и двух апомиктичных (*T. officinale*, *P. officinarum*) видов *Asteraceae* (табл. 1). Сбор материала для исследования осуществляли случайным образом с площади 5 га по каждой популяции. Растения *T. officinale* брали из популяции в районе Ботанического сада СГУ (г. Саратов); *T. serotinum* - из популяции на склоне Лысой горы (г. Саратов). Растения *P. echioides* в равных пропорциях брали из двух популяций: на склоне Лысой горы (г. Саратов) и в окрестностях поселка Кр. Октябрь, Саратовского района. Растения *P. officinarum* в равных пропорциях брали из двух популяций заказника «Алексеевские дачи» Б.-Карабулакского района: с влажного луга и из остепненного соснового бора.

По предварительным данным растения популяции *T. serotinum* - половые диплоиды ($2x = 16$), популяции *T. officinale* - апомиктичные триплоиды ($3x = 24$) (Кашин, Чернышова, 1997). При более подробном изучении в популяции обоих видов обнаружены растения иных уровней плоидности (Кашин и др., в печати). Это уже отмечалось в литературе для апомиктичных видов *Taraxacum* (Morita, 1994).

Таблица 1. Видовая принадлежность растений исследованных популяций

Род	Секция	Вид	Способ размножения
<i>Taraxacum</i> Wigg.	<i>Taraxacum</i>	<i>T. officinale</i>	апомиктичный
	<i>Serotina</i> <i>Soest.</i>	<i>T. serotinum</i> (Waldst. et Kit.) Poir	половой
<i>Pilosella</i> Tausch.	<i>Pilosella</i>	<i>P. officinarum</i> F. Schultz et Sch Bip.	апомиктичный
	<i>Echinina</i> (Naeg. et Peter.) Schljak.	<i>P. echioides</i> (Lumn) F. Schultz et Sch Bip.	половой

В половой популяции *P. echioides* встречаются растения двух уровней плоидности ($2x$; $4x$), а в апомиктичной популяции *P. officinarum* обнаружены растения пяти уровней плоидности ($2x-6x$) (Кашин и др., 2000б). Для *P. officinarum* отмечен высокий уровень гибридизации с другими видами рода. Участие в гибридизационном процессе, правда гораздо меньшей интенсивности, отмечено и для *P. echioides* (Кашин и др., 2000а).

Для анализа использовали листья, взятые у растений в фазе цветения. Навеску образца (300 мг) гомогенизировали в 0,5 мл Трис - HCl буфере для экстракции (pH 6,8) с защитными добавками: 0,5% аскорбиновая кислота, 0,01%

меркаптоэтанол и поливинилпирролидон для связывания фенолов. Тщательно гомогенизированную смесь помещали в холодильник на 15 мин для экстракции ферментов. Далее центрифугировали в течение 3 мин при 17 000 об./мин и $t=4^{\circ}\text{C}$. Отбирали 100 мкл надосадочной жидкости, которую использовали для разделения методом диск-электрофореза.

Диск-электрофорез проводили в вертикальных блоках полиакриламидного геля 150 x 150 мм, используя систему №1, предложенную Г. Маурером (1971). Концентрация разделяющего геля - 15%. Электрофорез проводили при 4°C и силе тока в стартовом режиме - 25 мА, в основном режиме - 35 мА.

Исследовали пероксидазу (Prx, КФ 1.11.1.7), эстеразу (Est, КФ 3.1.1.1), супероксиддисмутазу (Sod, КФ 1.15.1.1) и тирозиназу (Tir, КФ 1.10.3.1). Для обнаружения зон активности использовали в случае Sod - реакцию восстановления нитросинего тетразолия (НСТ) кислородом (Гааль и др., 1982); Prx - гистохимическую окраску по методу Makinen, Brewbaker (1967), с использованием в качестве субстрата бензидаина; Est - методику, предложенную Przybylska e.a. (1978); цитир по: Сарсенбаев и др., 1982); Tir - методику, предложенную Shaw и Prasad (1970); цит. по: Генетика изоферментов, 1977).

В качестве мер генетической изменчивости популяций, согласно руководству (Айала, Кайгер, 1988), использовали долю **полиморфных локусов**, или **полиморфность (P)** (полиморфными считали локусы с частотой наиболее распространенного аллеля, не превышающей 0.95) и **долю гетерозиготных локусов на особь**, или наблюдаемую **гетерозиготность (H)**. Рассчитывали **ожидаемую гетерозиготность ($H_{\text{ожид}}$)** для каждого локуса по формуле:

$$H_{\text{ожид}} = 1 - (I_1^2 + I_2^2 + \dots + I_m^2),$$

где I_m - частота каждого аллеля в отдельном локусе. Затем полученные значения усреднялись.

Результаты и обсуждение

1. Идентификация локусов изоферментов

Образцы электрофореграмм аллозимов представлены на рис. 1. Для идентификации локусов использовали литературные данные и характер расположения полос в спектрах изоферментов. Эстеразы у растений обычно контролируются большим числом локусов (до 10-12) и имеют в основном мономерную и лишь иногда димерную структуру. При этом по всем локусам обычно выявляются нуль-аллели. По большинству локусов выявлен множественный аллелизм (Левитес, 1986). При изучении эстераз у пентаплоидного *Taraxacum albidum*, таксономически близкого объектам нашего исследования, из общей совокупности локусов было идентифицировано четыре. Все эстеразы при этом имели мономерную структуру, один из локусов был мономорфным (Menken, Morita,

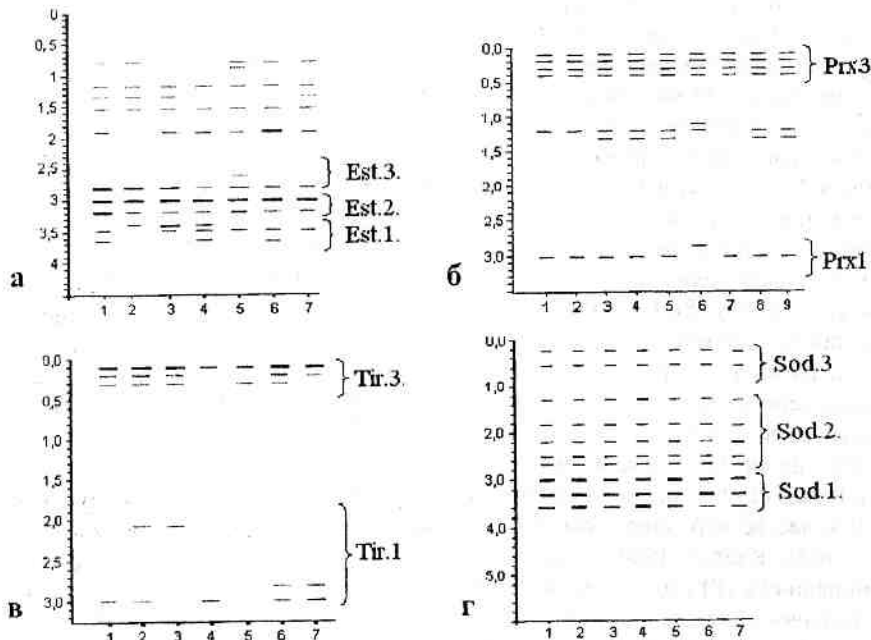


Рис. 1. Образцы электрофореграмм эстеразы (а), пероксидазы (б), супероксид-дисмутазы (в) и тирозиназы (г) в популяциях *T. officinale*

1989). У видов *Taraxacum* секции *Taraxacum (Vulgaria)* в эстеразном комплексе также идентифицировано четыре локуса (Est1 – Est4). При этом локус Est4 был мономорфным, мономерные эстеразы Est1 и Est3 имели активные аллели и нуль-аллель, локус Est2 был представлен тремя аллелями (Ford, Richards, 1985). Исходя из этого, в полученных нами спектрах эстераз в зависимости от видовой принадлежности мы выделили от 8 до 10 локусов эстераз, имеющих мономерную структуру: *T. serotinum* – 10 локусов; *T. officinale* – 9 локусов; *P. echinoides* – 8 локусов; *P. officinarum* – 10 локусов. Большинство из них представлены множественными и нуль-аллелями. При этом локусы Est1–Est3 представлены наиболее яркими полосами, остальные – проявляются слабо (рис. 1а). Фракции, соответствующие отмеченным трём локусам, совпадают по электрофоретической подвижности с указанными для *T. albidum* (Mencken, Morita, 1989). В дальнейшем при подсчёте частоты аллелей, а также при определении полиморфизма и гетерозиготности мы учитывали результаты, полученные именно по этим трём локусам эстераз.

По пероксидазам во многих работах отмечено большое число локусов, причём эти ферменты имеют почти исключительно мономерную структуру (Huang et al., 1994). Лишь у некоторых видов покрытосеменных выявлены димеры (Левитес, 1986). На рис. 1б хорошо видно, что спектр пероксидаз иссле-

дованных нами форм распадается на три блока полос, каждый из которых соответствует отдельному мономерному локусу. Все они содержат множественные и нуль-аллели, причём локус Prx3 чаще всего представлен четырьмя полосами, а Prx1 и Prx2 – одной или двумя полосами. В анализе полиморфизма и гетерозиготности нами используются данные, полученные по локусам Prx1 и Prx3.

Sod обычно представлена локусами, контролирующими димерные формы фермента. Их, как правило, – три. У ржи один локус контролирует тетрамерную форму фермента, остальные – димерные (Левитес, 1986). У *Taraxacum albidum* также идентифицировано три локуса, два из которых (Sod1; Sod2) были мономорфны, а третий (Sod3) – гетерозиготный локус димерной формы фермента с тремя аллелями (Menken, Morita, 1989). Спектры Sod у растений исследованных популяций мы интерпретировали как состоящие из трёх локусов, контролирующих димерную форму фермента. У *P. echinoides* локус Sod1 гомозиготен (рис. 1в). В расчётах полиморфизма и гетерозиготности использовали данные по всем локусам Sod.

Tir у *Taraxacum lacistophyllum* и *T. brachyglossum* была представлена тремя мономорфными локусами, один из которых был гомозиготным и два – гетерозиготными (Ford, Richards, 1985). Картина спектров изоформ Tir убеждает в том, что у исследованных видов Tir представлена также тремя мономерными локусами. Все локусы имеют множественные и нуль-аллели. В анализе полиморфизма и гетерозиготности учитывали данные по всем трём локусам.

Трудные для прочтения локусы, например, контролирующие димерную форму фермента в случае присутствия не одной или трёх, а двух полос, мы объясняли полиплоидностью форм или наличием нуль-аллелей. Полиплоидия без гибридгенеза, как правило, не изменяет число полос, но существенно влияет на активность ферментов и на интенсивность проявления полос (Левитес, 1986). В части случаев подавление активности ферментов за счёт полиплоидии могло быть столь сильным, что при димерной форме фермента, контролируемого локусом, одна из полос не проявлялась. В случаях, когда при димерной форме фермента в локусе вместо трёх полос наблюдали четыре-пять, а при тетрамерной форме фермента – вместо пяти – шесть, происхождение лишних полос мы объяснили гибридной полиплоидностью растений или наличием у них кроме основных, ещё и мутантных аллелей. Во всех таких случаях полагали, что речь может идти только о гетерозиготах. Градацию зон активности по интенсивности проявления на минорные и мажорные в анализе не учитывали, хотя по интенсивности проявления окраски зоны активности различались существенно. Это связано, вероятно, с дозой генов у полиплоидных форм, каковыми в большинстве своём являются исследованные виды.

2. Частота встречаемости и число спектров изоформ в популяциях *Taraxacum* и *Pilosella*

На рис. 2 приведены диаграммы частот встречаемости различных спектров изоферментов. Показано, что наибольшее число спектров эстераз имело место в половой популяции *T. serotinum* (24 спектра). В апомиктической популя-

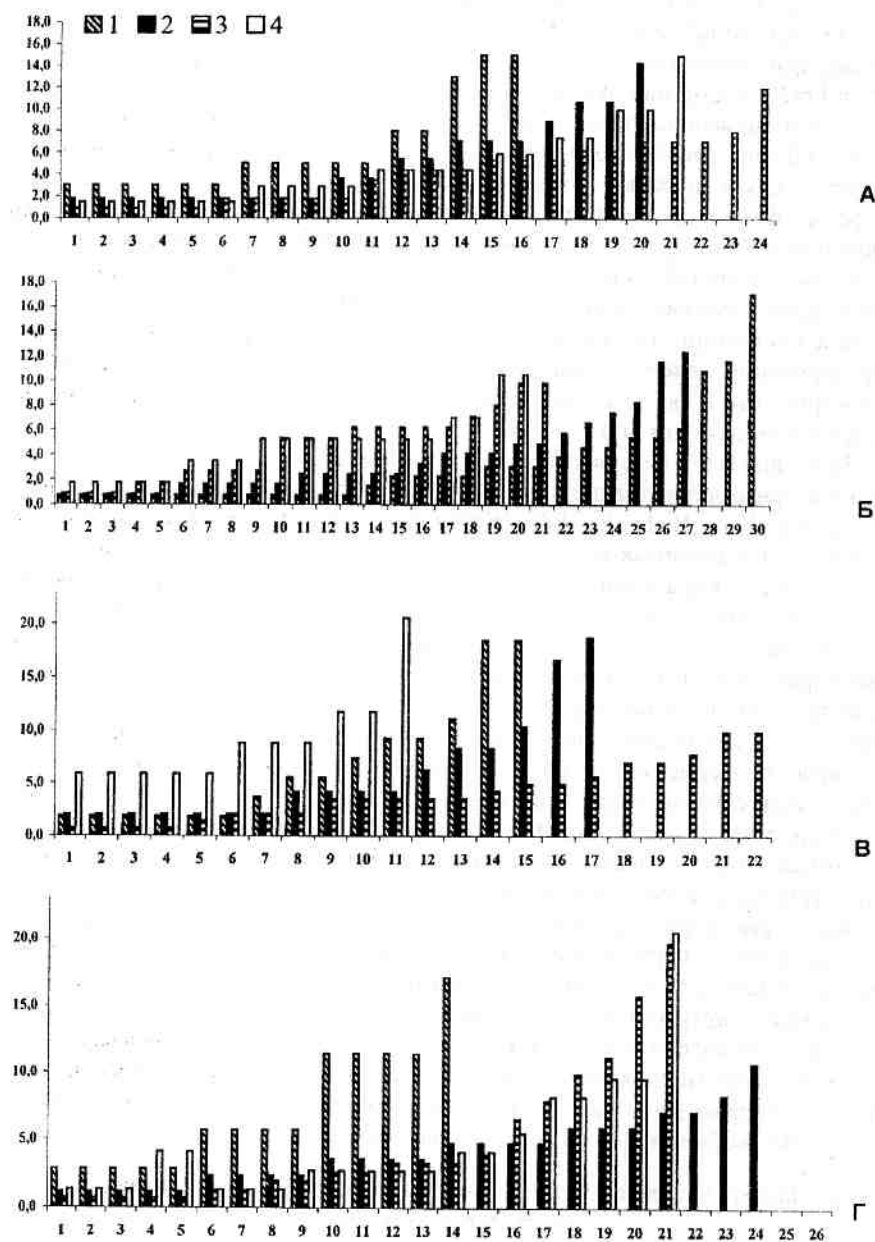


Рис.2. Частота встречаемости и число спектров Sod (А), Prx (Б), Tir (В), Est (Г) в популяциях *T.officinale* (1), *T.serotinum* (2), *P.officinatum* (3), *P.echioides* (4). По оси абсцисс - номер спектра, по оси ординат - частота встречаемости спектра, %

ции *P. officinarum* и в половой популяции *P. echinoides* обнаружено по 21 спектру Est. Наименьшее число спектров выявлено в апомиктичной популяции *T. officinale*. Редкие спектры эстераз (с частотой встречаемости ниже 5%) у *T. officinale* составляют 35 %, и они отмечены у 15% исследованных в популяции особей. В популяциях остальных трёх видов редкие спектры составляют более 70 % от общего числа спектров эстеразы в популяции. Они отмечены у 20% растений в половых популяциях *T. serotinum* и *P. echinoides* и всего у 10% растений апомиктичной популяции *P. officinarum*.

Довольно сходная картина распределения редких спектров наблюдается в популяциях исследованных видов по Sod и Tir. Правда, в отношении тирозиназы исключением является половая популяция *P. echinoides*, в которой редкие спектры вообще не обнаружены. Редкие спектры пероксидаз в популяциях обоих видов *Taraxacum* составляют одинаково высокую (около 80%), а в популяциях видов *Pilosella* — значительно меньшую долю (около 40%). Они отмечены у 17-19% и у 8-15% растений, соответственно.

Таким образом, редкие спектры в исследованных половых популяциях обоих родов в целом составляют большую долю, чем в апомиктичных популяциях. По всем четырём популяциям процент редких изозимных спектров значителен и позволяет говорить о том, что популяции по изозимным спектрам чрезвычайно полиморфны. В среднем на каждый изозимный спектр приходится три-четыре растения в каждой исследованной популяции.

3. Полиморфизм и гетерозиготность в исследованных популяциях

В популяциях половых и апомиктичных форм *Taraxacum* и *Pilosella* по результатам исследования 11 локусов ферментов доля полиморфных локусов у *T. officinale*, *P. officinarum* и *P. echinoides* оказалась равной 1.000, у *T. serotinum* - 0.875 (табл. 2, 3, 5).

Доля полиморфных локусов, как уже отмечалось, является не очень надёжной мерой генетической изменчивости популяций. Однако, в нашем случае она по всем исследованным популяциям высока. Это свидетельствует в пользу того, что все исследованные популяции как апомиктичных, так и половых видов чрезвычайно полиморфны. Степень их полиморфизма превышает обычно выявляемый полиморфизм в популяциях растений. Известно, что у растений доля полиморфных локусов редко превышает 0.5 (Айала, Кайгер, 1988; Левонтин, 1978). Чаше же всего она близка к 1/3 (Алтухов, 1989). Однако не исключено, что полученные нами данные по полиморфизму популяций половых и апомиктичных видов *Taraxacum* и *Pilosella* завышены по той причине, что в анализ включено малое число локусов (11 локусов 4-х ферментов), среди которых непропорционально высок процент полиморфных и высоковариабельных. Пероксидазы и эстеразы, в частности, известны как одни из самых полиморфных ферментов (Левитес, 1986). Как правило, достоверными в популяционно-генетических исследованиях считаются данные, полученные не менее чем по 20 локусам и не менее чем на 100 растениях из каждой популяции (Айала, Кайгер, 1988).

Таблица 2. Частота аллелей по 11 аллозимным локусам в популяциях половых и апомиктичных форм *Taraxacum*

Локус	Частота аллелей								Исследовано растений
	A	B	C	D	E	F	G	H	
<i>T. officinale</i>									
Prx1	0.796	0.052	0.028	0.124					129
Prx4	0.559	0.441							129
Est1	0.414	0.114	0.100	0.371					35
Est2	0.115	0.461	0.423						35
Est3	0.205	0.151	0.379	0.068	0.152	0.046			35
Tir1	0.614	0.114	0.272						54
Tir2	0.614	0.114	0.272						54
Tir3	0.355	0.319	0.259	0.067					54
Sod1	0.173	0.212	0.193	0.115	0.038	0.038	0.038	0.193	39
Sod2	0.392	0.102	0.010	0.019	0.445	0.032			39
Sod3	0.200	0.130	0.210	0.460					39
<i>T. serotinum</i>									
Prx1	1.000								124
Prx4	0.214	0.153	0.314	0.319					124
Est1	0.487	0.052	0.461						84
Est2	0.103	0.144	0.288	0.103	0.137	0.226			84
Est3	0.205	0.151	0.379	0.068	0.152	0.045			84
Tir1	0.823	0.161	0.016						48
Tir2	0.040	0.100	0.020	0.280	0.100	0.260	0.180	0.020	48
Tir3	0.669	0.138	0.193						48
Sod1	0.141	0.095	0.005	0.126	0.382	0.251			56
Sod2	0.288	0.005	0.137	0.312	0.258				56
Sod3	0.230	0.370	0.050	0.350					56

Таблица 3. Частота аллелей по 11 аллозимным локусам в популяциях половых и апомиктичных форм *Pilosella*

Локус	Частота аллелей								Исследовано растений
	A	B	C	D	E	F	G	H	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>P. officinarum</i>									
Prx1	0.920	0.067	0.013						112
Prx4	0.626	0.096	0.106	0.172					112
Est1	0.037	0.075	0.047	0.377	0.470				152

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Est2	0.844	0.009	0.150						152
Est3	0.073	0.009	0.579	0.032	0.307				152
Tir1	0.840	0.160							141
Tir2	0.173	0.359	0.141	0.141	0.010	0.032	0.014	0.141	141
Tir3	0.078	0.058	0.055	0.546	0.264				141
Sod1	0.357	0.137	0.006	0.022	0.462	0.016			113
Sod2	0.198	0.275	0.453	0.074					113
Sod3	0.433	0.199	0.122	0.246					113
<i>P. echioides</i>									
Prx1	0.714	0.214	0.072						56
Prx4	0.081	0.173	0.428	0.318					56
Est1	0.048	0.315	0.075	0.500	0.062				73
Est2	0.097	0.368	0.083	0.451					73
Est3	0.038	0.392	0.038	0.012	0.155	0.366			73
Tir1	0.882	0.118							34
Tir2	0.467	0.133	0.067	0.033	0.033	0.067	0.100	0.100	34
Tir3	0.031	0.141	0.828						34
Sod1	0.039	0.471	0.059	0.431					68
Sod2	0.430	0.070	0.050	0.400	0.050				68
Sod3	0.238	0.148	0.025	0.110	0.279	0.160	0.040		68

Реальную и ожидаемую частоту гетерозигот в популяциях половых и апомиктичных видов мы определяли также для 11 локусов (табл. 4). При этом максимальная доля гетерозиготных локусов выявлена в популяции апомиктичного вида *T. officinale*. Реальная гетерозиготность равнялась 0.641, а ожидаемая – 0.611. В популяции его полового сородича (*T. serotinum*) средняя гетерозиготность, как реальная, так и ожидаемая, была несколько ниже (0.547 и 0.579, соответственно). В популяциях полового и апомиктичного видов рода *Pilosella* гетерозиготность примерно соответствовала таковой в популяции *T. serotinum*.

Так же как и в случае с полиморфностью, доля гетерозиготных локусов в исследованных популяциях оказалась значительно выше среднего уровня гетерозиготности, известного для растений. Средняя гетерозиготность у растений обычно не превышает 0.200 (Айала, Кайгер, 1988), хотя у ржи, например, при анализе по 10 локусам аспарат-аминотрансфераз и эстераз реальная гетерозиготность равнялась 0.405, а ожидаемая по Харди-Вайнбергу – 0.440 (Забродина и др., 1998), т.е. была довольно близкой к уровню данного параметра, выявленного в наших исследованиях.

Исследуемые виды входят в состав соответствующих агамных комплексов. Именно с этим и может быть связана чрезвычайная полиморфность и гетерозиготность популяций, выявленная на уровне аллозимных спектров. Извест-

но, что в агамных комплексах чрезвычайно сложна таксономическая структура. Наши данные говорят в пользу того, что сложная картина изменчивости не ограничивается только таксономической сложностью. Чрезвычайный биохимический полиморфизм свидетельствует о сложной структуре самих популяций

Таблица 4. Реальная и ожидаемая (в скобках) частота гетерозигот в популяциях половых и апомиктичных форм *Taraxacum* и *Pilosella*

Локус	Частота гетерозигот			
	<i>T. officinale</i>	<i>T. serotinum</i>	<i>P. officinarum</i>	<i>P. echinoides</i>
Prx 1	0.240 (0.347)	0.000 (0.000)	0.161 (0.150)	0.571 (0.439)
Prx 4	0.829 (0.494)	0.718 (0.819)	0.910 (0.558)	0.946 (0.679)
Est 1	0.771 (0.768)	0.922 (0.548)	0.171 (0.633)	0.822 (0.639)
Est 2	0.846 (0.595)	0.466 (0.809)	0.276 (0.266)	0.750 (0.648)
Est 3	0.682 (0.761)	0.405 (0.600)	0.599 (0.159)	0.352 (0.686)
Tir 1	0.318 (0.535)	0.355 (0.297)	0.214 (0.267)	0.235 (0.208)
Tir 2	0.581 (0.537)	0.400 (0.988)	0.261 (0.780)	0.303 (0.746)
Tir 3	0.870 (0.712)	0.667 (0.499)	0.922 (0.620)	0.344 (0.293)
Sod1	0.654 (0.833)	0.407 (0.746)	0.876 (0.640)	0.000 (0.587)
Sod2	1.000 (0.636)	1.000 (0.734)	0.558 (0.674)	1.000 (0.645)
Sod3	0.258 (0.687)	0.678 (0.685)	0.775 (0.698)	0.639 (0.804)
Средняя	0.641 (0.611)	0.547 (0.579)	0.520 (0.495)	0.543 (0.579)

Таблица 5. Генетическая изменчивость локусов Est, Prx, Sod и Tir в популяциях исследованных видов

Вид	Доля полиморфных локусов	Число аллелей на локус	Гетерозиготность	
			реальная	ожидаемая по Харди-Вайнбергу
<i>T. officinale</i>	1.000	3.630	0.641	0.611
<i>T. serotinum</i>	0.875	4.250	0.547	0.579
<i>P. officinarum</i>	1.000	4.380	0.520	0.495
<i>P. echinoides</i>	1.000	4.380	0.543	0.579

видов агамного комплекса. Отчасти это связано, вероятно, с высоким уровнем геномной изменчивости и отдалённой гибридизации, обнаруженными ранее в исследованных популяциях (Кашин и др., 2000а, б). Все они, за исключением *T. serotinum*, - полиплоиды. Именно с полиплоидной природой апомиктичных форм и может быть связан высокий уровень гетерозиготности. В пользу этого говорит то, что, в частности, у позвоночных (рыбы, амфибии), у полиплоидных форм (3х-4х) гетерозиготность значительно выше, чем у диплоидных и сравнима с обнаруженной в наших исследованиях (0.30-0.80) (Dawley, 1987, Межжерин, Писанец, 1995). Высокий уровень гетерозиготности обнаружен и у беспозвоночных с апомиктичным типом партеногенеза, в частности, в полиплоидных

(3х-4х) партеногенетических популяциях долгоносика *Otiorthynchus scaber* (Coleoptera) (Суомалайнен и др, 1977). Одни авторы (Dawley, 1987, Межжерин, Писанец, 1995) связывают это с гибридной природой полиплоидов и фиксированной за счёт этого гетерозиготностью, другие (Суомалайнен и др, 1977) – с мутационным процессом. Почти во всех случаях при этом речь идёт об унипарентальных (партеногенетических) видах. Наиболее вероятно, что для эволюции партеногенетических форм важными оказываются оба эти фактора. О вкладе каждого из них на настоящий момент сказать что-либо определённое невозможно. Необходимо проведение специальных исследований для выяснения роли того и другого фактора в обеспечении изменчивости в апомиктичных популяциях.

Таким образом, результаты нашего исследования показали, что популяции апомиктичных форм в агамных комплексах *Taraxacum* и *Pilosella* по полиморфизму лишь незначительно уступают популяциям половых видов этих же агамных комплексов. Ранее высокая степень полиморфности у апомиктичных форм была показана на межпопуляционном уровне (Akhter et al., 1993). В нашей работе показано, что не меньший полиморфизм имеет место и на внутривидовом уровне. Этот вывод перекликается с результатами ряда работ (Ford, Richards, 1985; Yahara et al., 1991).

Апомиктичные формы стали объектом молекулярно-генетических исследований с использованием биохимических маркёров с конца 70-х гг.. Сделать какие-то однозначные выводы по их результатам трудно. Так, в одной из ранних работ (Ford, Richards, 1985) при выявлении характера изоэимной изменчивости в популяциях и клонах 10 агамных видов *Taraxacum* (*Asteraceae*) на площади 100 м² по трем генетическим локусам показано, что агамные виды отличались между собой по эстеразной зимограмме, но по зимограммам кислой фосфатазы и тирозиназы не отличались. При этом пять из десяти агамовидов характеризовались и внутривидовой изменчивостью. Более того, даже в потомстве отдельных растений изменчивость по эстеразе в среднем была выше 45%.

Иная картина аллоэимной изменчивости была обнаружена у пентаплоидного вида *Taraxacum albidum*, считающегося облигатно апомиктичным. Было изучено 109 растений 12 популяций этого вида по 19 локусам 10 ферментов. Гетерозиготными оказались 84 % локусов. Все образцы имели одинаковое распределение полос по всем 19 локусам, за исключением одного. Этот единственный мутант отличался от остальных растений по одному аллелю одного локуса (Menken, Morita, 1989). Авторы вслед за другими исследователями (Mototany, 1978; Yamaguchi, 1978; цитир. по: Menken, Morita, 1989) связывают низкую степень изменчивости у данного вида с недавностью и моноклональностью его возникновения. При этом они полагают, что исследованный вид является облигатно апомиктичным.

Т. Яхара с соавт. (Yahara et al., 1991) провели сравнительное исследование степени генетической гетерозиготности (H) в половых и апомиктичных популяциях *Eupatorium altissimum* (*Asteraceae*) по четырем локусам (фосфоглюкоизомеразы, триозо-фосфатизомеразы, алкогольдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы). Так же как и в более ранних работах (Bayer, Cracoford, 1986; Watano,

Jcoatstri, 1998; Bayer, 1989 и др.; цитир по: Yahara et al., 1991), у апомиктов была обнаружена в целом более высокая гетерозиготность, чем у половых форм. Это противоречило теоретическим представлениям о степени гетерозиготности у апомиктичных форм (Мэйнард Смит, 1981).

Ш. Актер с соавторами (Akhter et al., 1993) изучили аллозимную изменчивость в 74 полиплоидных апомиктичных популяциях *Taraxacum hondoense* северной части острова Хонсю (Япония). Большая часть популяций (94,4%) состояла из триплоидов ($2n = 24$). Около 42,6% содержали тетраплоиды ($2n = 32$), а пять растений были пентаплоидами ($2n = 40$). Электрофоретический анализ 6-фосфоглюконатдегидрогеназы растений совокупности всех популяций выявил 12 фенотипов по 4 локусам. Гетерозиготными были 82,4% триплоидов и все тетра- и пентаплоиды. При этом по каждой популяции в среднем электрофоретически исследовано 7 растений, а кариологически – 3 растения. Обнаружено, что только 5% популяций содержали множественные фенотипы по 6-фосфоглюконатдегидрогеназе. Все из 21 исследованных клонов различались по 3 из 8 изученных локусов (6-фосфоглюконатдегидрогеназе, глутаматоксалоацетат трансферазе и малатдегидрогеназе), а значительное число клоновой изменчивости было обнаружено внутри и между полиплоидными популяциями. Сделан вывод о том, что естественные популяции *T. hondoense* когда-то были моноклональными, но позднее стали мультиклональными, состоящими из 2-4-х клонов (Morita, 1994). Исследования Minken et al. (1995; цит. по: Morita, 1994) с помощью электрофореза трех энзимных локусов показали, что у этого вида в популяциях триплоидных растений число клонов было ещё более значительным (от 6 до 17 – в каждой популяции).

Таким образом, при всей неоднозначности полученных разными авторами результатов приходится говорить о том, что апомиктичные популяции характеризуются высокой степенью аллозимной изменчивости. Она зависит от времени возникновения и степени облигатности апомиктичных форм. При этом исследованные нами популяции не только апомиктичных, но и половых видов *Taraxacum* и *Pilosella* характеризуются высокой долей полиморфных (0.875 – 1.000) и гетерозиготных (реальная гетерозиготность – 0.439–0.642; ожидаемая – 0.429–0.701) локусов. Они существенно превосходят средние уровни полиморфности и гетерозиготности, обнаруженные у растений (0.179–0.511 и 0.058–0.185, соответственно). Это может свидетельствовать о том, что агамные комплексы, к которым относятся исследованные популяции, характеризуются не только чрезвычайным таксономическим полиморфизмом, но и обладают более сложной генетической структурой как апомиктичных, так и половых популяций, чем популяции видов, не входящих в состав агамных комплексов. Исследованные популяции половых и апомиктичных видов характеризуются большим числом спектров изоформ (более 11 на популяцию), множественным аллелизмом (средняя частота аллелей – 3.63–4.38, максимальная – 8 на локус). Показано, что в популяциях и половых, и апомиктичных форм *Taraxacum* и *Pilosella* высок процент редких (с частотой встречаемости ниже 5 %) спектров по большинству исследованных ферментов (35–80 %). Однако следует отметить,

что сделанные выводы носят предварительный характер, так как изучена нерепрезентативная выборка локусов для каждой популяции.

Тем не менее, это позволяет говорить о том, что априорное представление о том, что генетическое разнообразие у клональных растений, в частности у апомиктов, ниже, чем у половых видов, не соответствует действительности. К такому выводу приводят не только приведённые выше данные, но и результаты исследований целого ряда авторов, причём как теоретических (Капин, 1998), так и морфологических и изозимных (Ellstrand, Roose, 1987; Chapman et al., 2000), а в последнее время - и исследований с использованием различных маркеров ДНК (Widen et al., 1994; Diggle et al., 1998; Wittzell, 1999; Campbell, Alice, Wright, 1999; Larson, 2001). Эти исследования показывают, что бесполое популяции генетически разнообразны, причём во многих случаях - не менее чем половые. Значительный генетический полиморфизм изоферментов обнаружен и в популяциях унипарентальных видов животных - например, у видов *Daphnia* (Crustaceae) (Toline, Linch, 1994; Giessler, 1997), *Pycnoscelus* (Insecta) (Gade, Parker, 1997), *Prionocypris* и *Candona* (Ostracoda) (Little, Hebert, 1997), *Lacerta* (Reptilia) (Murphy et al., 1997; Куприянова, 1999) и др. Это, на наш взгляд, полностью снимает аргументы популяционных биологов (Darlington, 1939; Stebbins, 1950; Mayr, 1970; Grant, 1981; Richards, 1986), приводимые ими в пользу того, что апомиктические виды являются эволюционными тушиками.

Справедливости ради следует отметить, что в популяциях апомиктических форм, вероятно, не только выявление доли полиморфных локусов, но и выявление доли гетерозиготных локусов, даёт картину изменчивости, неадекватную реальной. Гетерозиготность у апомиктов является фиксированной как в силу полиплоидности этих форм, так и благодаря самому апомиктическому способу размножения, а потому, скорее всего, не может являться корректным показателем степени полиморфизма апомиктических популяций. Необходимо найти какой-то более универсальный параметр, адекватно характеризующий биохимическую изменчивость в апомиктических популяциях. Из использованных нами параметров, вероятно, более адекватно характеризуют изменчивость в апомиктических популяциях число аллозимных спектров и частота редких спектров в популяциях.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 00-04-49376) и гранта № Е 00-6.0-42 МО РФ по фундаментальным исследованиям в области естественных наук.

Литература

- Айала Ф., Кайгер Д. Современная генетика Т.3. М., 1988. 331 с.
 Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М., 1989. 326 с.
 Гааль Э., Медьеша Г., Верецкеи Л. Электрофорез в разделении биологических макромолекул. М., 1982. 432 с.
 Генетика изоферментов / Корочкин Л.И. и др. М., 1977. 275 с.
 Глазко В.И., Созинов И.А. Генетика изоферментов животных и растений. Киев, 1993. 528 с.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528с.

Забродина М.В., Силис Д.Я., Хавкин Э.И. Сравнение многолетней и однолетней ржи и их гибридов с помощью изоферментного анализа // Генетика. 1998. Т. 34. N 6. С. 778-787.

Кашин А.С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 2. С. 171—191.

Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений: онто- и филогенетические аспекты проблемы. Саратов, 1993. 196 с.

Кашин А.С., Чернышова М.П. Частота апомиксиса в популяциях некоторых видов *Taraxacum* и *Hieracium* // Бот. журн. 1997. Т. 82, N 9. С. 14-24.

Кашин А.С., Залесная С.В., Титовец В.В., Киреев Е.А. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 2. Естественные межвидовые гибриды // Бот. журн. 2000а. Т. 85, № 3. С. 1-13.

Кашин А.С., Залесная С.В., Титовец В.В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 3. Геномная изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 12. С. 13-28.

Кашин А.С., Демочко Ю.А., Мартынова В.С. Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов агамных комплексов *Astegassae* // Ботан. журн. (в печати).

Куприянова Л.А. Генетическое разнообразие гибридных однополых видов и форм рода *Lacerta* (*Lacertidae*, *Reptilia*): его возможные цитогенетические механизмы, цитогенетика мейоза природных полиплоидных форм // Цитология. 1999. Т. 41. № 12. С. 1038-1047.

Левитес Е. В. Генетика изоферментов растений. Новосибирск, 1986. 144 с.

Левонтин. Генетические особенности эволюции. М., 1978. 352 с.

Маурер Г. Диск-электрофорез. Теория и практика электрофореза в полиакриламидном геле. М., 1971. 247 с.

Межжерин С.В., Писанец Е.М. Генетическая структура и происхождение тетраплоидной жабы *Bufo danatensis* (*Amphibia*, *Bufo*) Средней Азии. Биохимический полиморфизм и сравнение уровней гетерозиготности диплоидных видов с тетраплоидным // Генетика. 1995. Т. 31. N 1. С. 43-53.

Мэйнард Смит Дж. Эволюция полового размножения. М., 1981.

Поддубная-Арнольди В.А. Цитозебриология покрытосеменных растений. М., 1984. 528 с.

Сарсенбаев К.Н., Беков А.А.-Х., Рахимбаев И.Р. Изоферменты в хемосистематике высших растений. Алма-Ата, 1982. 160 с.

Суомалайнен Е., Саура А., Локки Ю. Полиморфизм генов и эволюция пареногенетических насекомых // Проблемы экспериментальной биологии. М., 1977. С. 7-20.

Akhter S., Morita T., Yoshida Y., Clonal diversity in the agamospermous polyploids of *Taraxacum hondoense* in northern Honshu, Japan // J. Plant Res. 1993. Vol. 106, P. 167-179.

Bantin J., Matzk F., Dresselhaus T. *Tripsacum dactyloides* (*Poaceae*): a natural model system to study parthenogenesis // Sex Plant Reprod. 2001. Vol. 14. P. 219 – 226.

Bayer R., Ritland K., Purdy B. Evidence of partial apomixis in *Antennaria media* (Asteraceae: Inuleae) detected by the segregation of genetic markers // Botany. 1990. Vol. 77, №8. P. 1078-1083.

Chapman H.M., Parh D., Oragisic N. Genetic structure and colonizing success of a clonal, weedy species, *Pilosella officinarum* (Asteraceae) // Heredity. 2000. Vol. 84. P. 401-409.

Chapman H.M., Parh D., Oragisic N. Genetic structure and colonizing success of a clonal, weedy species, *Pilosella officinarum* (Asteraceae) // Heredity. 2000. Vol. 84. P. 401-409.

Darlington C.D. Apomixis: the escape // The evolution of genetic systems. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1939. P. 108-113.

Dawley R.M. Hybridization and polyploidy in a community of three sunfish species (*Pisces: Centrarchidae*) // Copeia. 1987. N 2. P. 326-335.

Diggle P.K., Lower S., Ranker T.A. Clonal diversity in alpine populations of *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) // Int. J. Plant Sci. 1998. Vol. 159. P. 606-615.

Ellstrand N.C., Roose M.L. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. // Am. J. Bot. 1987. Vol. 74. P. 123-131.

Ford H., Richards A. J. Isozyme variation within and between *Taraxacum* agamospecies in a single locality // Heredity. 1985. Vol. 55. P. 285-291.

Gade B., Parker E.D. The effect of life cycle stage and genotype on desiccation tolerance in the colonizing parthenogenetic cockroach *Pycnoscelus surinamensis* and its sexual ancestor *P. indicus* // J. Evol. Biol. 1997. N 10. P. 479-493.

Giessler S. Analysis of reticulate relationships within the *Daphnia longispina* species complex. Allozyme phenotype and morphology // J. Evol. Biol. 1997. Vol. 10. P. 87-105.

Grimanelli D., Leblanc O., Espinosa E., Perotti E., Gonzalez L.D., Savidan Y. Non - Mendelian transmission of apomixes in maize-*Tripsacum* hybrids caused by a transmission ratio distortion // Heredity. 1998. Vol. 80, № 1. P. 40 - 47.

Grant V. Plant speciation. 2nd ed. New York, 1981. 563 p.

Grossniklaus U., Nogler G.A., van Dijk P.J. How to Avoid Sex: The genetic control of gametophytic apomixes // Plant Cell. 2001. Vol. 13. P. 1491-1498.

Horandl E., Jakubowsky G., Dobes C. Isozyme and morphological diversity within apomictic and sexual taxa of the *Ranunculus auricomus* complex // Plant Syst. Evol. 2001. Vol. 226. P. 165-185.

Huang H., Dane F., Norton J.D. Genetic analysis of 11 polymorphic isozyme loci in chestnut species and characterization of chestnut cultivars by multi-locus allozyme genotypes // J. Am. Soc. Hortic. Sci. 1994. Vol. 119. P. 840-849.

Kindiger B., Dewald C.L. A system for genetic change in apomictic eastern gamagrass // Crop Sci. 1996. Vol. 36. P. 250-255.

Koltunow A.M., Johnson S.D., Bicknell R.A. Apomixis is not developmentally conserved in related, genetically characterized *Hieracium* plants of varying ploidy // Sexual Plant Reproduction. 1999. Vol. 12, № 5. P. 253 - 260.

Larson S. R., Waldron B. L., Monsen S. B., et al. AFLP Variation in Agamospermous and Dioecious Bluegrasses of Western North America // Crop Science. 2001. Vol. 41. P. 1300-1305.

- Little T.J., Hebert P.D.N. Clonal diversity in high arctic ostracodes // J. Evol. Biol. 1997. Vol. 10. P. 233-252.
- Makinen Y., Brewbaker S.L. Isoenzyme patterns *Polonica* // Physiol. Plantarum. 1967. Vol. 14, №1. P. 61-69.
- Mayr E. Populations, Species and Evolution. Belknap, Cambridge, MA, 1970.
- Menken S.B.J., Morita T. Uniclinal population structure in the pentaploid obligate agamosperm *Taraxacum albidum* Dahlst. // Plant Species Biol. 1989. Vol. 4. P. 29-36.
- Menken S.B.J., Smit E., Den Nijs H.J.C.M. Genetical population structure in plants: Gene flow between diploid sexual and triploid asexual dandelions (*Taraxacum* section *Ruderalia*) // Evolution. 1995. Vol. 49. P. 1108-1118.
- Morita T. Phytogeography and speciation *Taraxacum* (Asteraceae) in East Asia. // Plant Tax. 1994. Vol. 24, № 3. P. 145-155.
- Murphy R.W., Darevsky I.S., MacCulloch R.S., et al. Old age, multiple formations or genetic plasticity? Clonal diversity in the uniparental Caucasian rock lizard, *Lacerta Dahli* // Genetica. 1997. Vol. 101, № 2. P. 125-130.
- Noyes D.N., Soltis D.E. Genotypic variation in agamosperous *Erigeron compositus* (Asteraceae) // Amer. J. Bot. 1996. Vol. 83. P. 1292-1303.
- Nogler G.A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. Berlin e.a., 1984. P. 475-518.
- Richards A.J. Chapter 11. Agamospermy // Plant breeding systems. L.: George Allen & Univ., 1986. P. 403-456.
- Savidan Y.H. Nature et heredité de L'apomixie chez *Panicum maximum* Jacq. // Travaux et documents d L'ORSTOM. 1982. V. 153. P. 3-159.
- Schmelzer G.H., Renno J.-F. Genotypic variation in progeny of the agamic grass complex *Pennisetum* section *Brevivalvula* in West Africa // Plant Systematics and Evolution. 1999. Vol. 215, N 1-4. P. 71-83.
- Stebbins G.L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 643 p.
- Storchova H., Chrtek J., Bartish I.V., et al. Genetic variation in agamosperous taxa of *Hieracium* sect. *Alpina* (Compositae) in the Tatry Mts. (Slovakia) // Plant Systematics and Evolution. 2002. Vol. 235, N 1-4. P. 1-17.
- Toline C.A., Linch M. Mutational divergence of life-history traits in an obligate parthenogen // Genome. 1994. Vol. 37. P. 33-35.
- Yahara T., Ito M., Watanabe K. et al. Very low genetic heterozygosities in sexual and agamosperous populations of *Eupatorium altissimum* (Asteraceae) // Botany. 1991. Vol. 78, № 5. P. 706-710.
- Widen B., Cronberg N., Widen M. Genotypic diversity, molecular markers and spatial distribution of genetics in clonal plants, a literature survey // Folia Geobot. Phytotax. 1994. Vol. 29. P. 245-263.
- Wittzell H. Chloroplast DNA variation and reticulate evolution in sexual and apomictic sections of dandelions // Molecular Ecology. 1999. Vol. 8, N 12. P. 2023-2035.

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.42/4:[581.14+581.143+581.132]

РЕАКЦИЯ ПИГМЕНТОВ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЛИСТЬЕВ УКОРЕНЯЮЩИХСЯ БРАХИБЛАСТОВ GINKGO BILOBA L. НА ФАКТОРЫ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

О.В. Францева, В.А. Спивак

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Широкое географическое распространение гинкго является исключительно результатом деятельности человека. Разнообразие условий обитания, в которых данному виду в настоящее время приходится произрастать, свидетельствует о высокой пластичности его физиологических механизмов.

В последнее время гинкго привлекает внимание биологов не столько как живое ископаемое, сколько как объект, обладающий уникальными особенностями, позволяющими ему выжить, а также как источник ценных биологически активных соединений, используемых в медицине. Однако, растения этого вида не менее интересны в связи с использованием в фитодизайне, поскольку обладают такими важными свойствами, как способность расти и развиваться в условиях ограниченного светового и почвенного довольствия. Другим не менее важным свойством гинкго является высокая регенерационная и ризогенная способность его тканей.

Известно, что в центральной части Восточной Европы гинкго успешно произрастает и плодоносит до 50° северной широты (Федоров, 1978). В более северных районах оно, как правило, значительно подмерзает и не цветет. В условиях оранжереи на 55° северной широты вегетативный период гинкго значительно растянут, а период укоренения черенков достигает 8-9 месяцев (Сулейманова, 2002). Эти данные свидетельствуют о высокой чувствительности фоторегуляторных систем растений данного вида к изменяющимся условиям освещения. В черте г. Саратова, расположенном на 51°30' северной широты в юго-восточном регионе Европы, в естественных условиях произрастают два разновозрастных и разнополых цветущих экземпляра. Однако образования плодов не обнаружено ввиду их значительного территориального разобщения и различий в сроках наступления фазы цветения.

Целью нашего исследования являлось выявление оптимальных условий культивирования для укоренения облиственных черенков, полученных из укороченных побегов – брахибластов. Проведена оценка влияния на укоренение состава почвенных смесей и спектра освещения.

Материал и методы

Объектом исследования служили облиственные, содержащие 4-5 листьев, черенки укороченных побегов гинкго – брахибласты, отобранные с 65-летнего дерева, произрастающего в естественных условиях г. Саратова. Данные

побеги маточного растения находились в состоянии окончания роста верхнего листа.

Перед посадкой в грунт черенки выдерживали в водном растворе ИУК (50 мг/л) 24 часа. Глубина посадки черенков 1,5-2 см.

Черенки культивировали в парнике с пленочным покрытием. В качестве светофильтров (СФ) использовали пленку (производство Германия) трех цветов: красную, с максимумом пропускания в области от 670 нм и выше, зеленую - с 515-545 нм, синюю - 490-510 нм (Рис.1).

Состояние укореняющихся черенков контролировали по изменению их морфогенеза и содержанию хлорофиллов а и b (в мг/г сырого веса), которые определяли по методу В.Ф. Гавриленко (1975) на спектрофотометре СФ-46. Мезофилл для анализа отбирали с терминального листа брахибласта, который по сравнению с нижележащими листьями является наиболее ксероморфным. Терминальный лист определяет жизнеспособность апикальной меристемы, поскольку от его функционального состояния зависит приток веществ из базальной части черенка и из него самого. Согласно ранее полученным данным, верхушечные листья проявляют максимальную чувствительность на условия выращивания (Спивак, Можаяева, Спивак, 1996).

Культивирование черенков осуществляли на трех почвенных смесях: песок/лигнин, песок/лигнин/лесная почва, песок/лигнин/лесная почва/ шелуха семян подсолнечника. Данный выбор вариантов субстратов был обоснован тем, что укоренение проводилось в условиях повышенной влажности, в промывном режиме. В естественных условиях необходимы более плотные почвенные смеси. В почвенные субстраты был внесен комплекс удобрений, включающий такие макроэлементы, как азот, фосфор, калий в пропорции 1:1:1, соответственно, из расчета 100 мг/м². В качестве удобрений использовали двойной суперфосфат, калий сернокислый, аммиачную селитру. Отбор проб и проведение анализов на содержание хлорофилла проводили в течение 40 дней с интервалом в декаду. Статистическую обработку полученного материала проводили по Доспехову (1985).

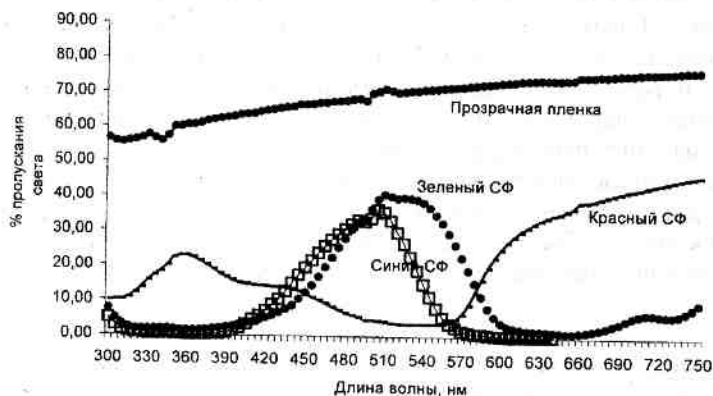


Рис.1- Области пропускания света различными пленками

Результаты и обсуждение

На основании реакции пигментов фотосинтетического аппарата листьев укореняющихся черенков были выявлены следующие особенности. Во-первых, во всех вариантах опыта в течение первой декады культивирования происходило снижение содержания содержания обоих форм хлорофилла (Рис. 2-7). Как известно (Кренке, 1950), в этот период происходит заживление травмированной поверхности и образование первичного каллуса. Естественно, что основными аттрагирующими зонами в укореняющемся черенке становятся меристемы и живые дифференцированные ткани коровой паренхимы, флоэмы и ксилемы.

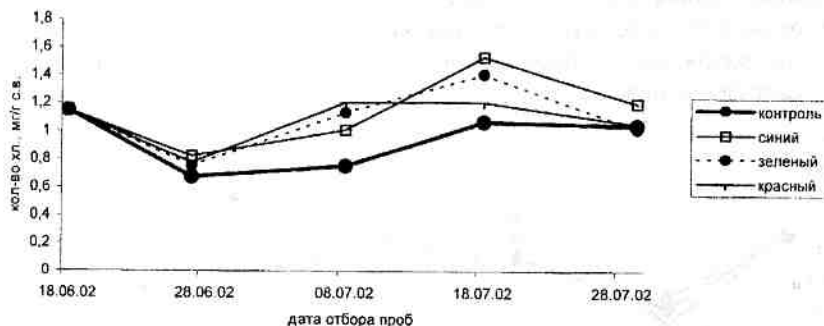


Рис. 2 — Динамика содержания хлорофилла а, субстрат песок/лигнин

Во-вторых, наибольшей вариабельностью концентраций обладал хлорофилл b. Содержание хлорофилла а, за некоторым исключением (Рис. 3), имело близкие показатели в разных вариантах освещения и субстратов.

Во вторую декаду культивирования во всех вариантах опыта наблюдали возрастание концентрации хлорофиллов.

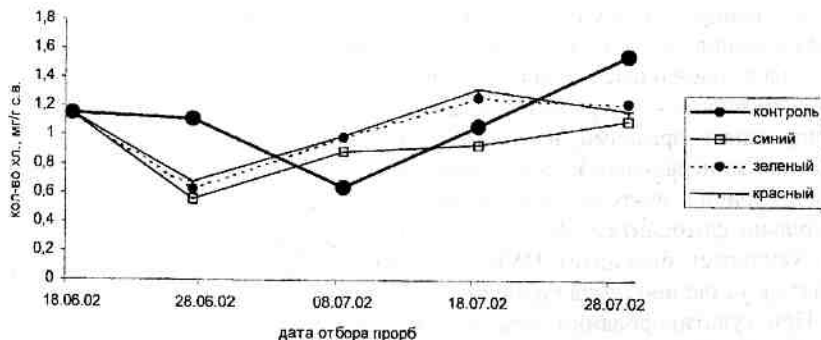


Рис. 3 Динамика содержания хлорофилла а; субстрат - песок/лигнин/лесная почва

Наибольшая вариабельность в концентрации хлорофилла *b* проявлялась в 2-х и 4-х компонентных смесях (Рис.2, 3). Причем, просматривается связь этого параметра со спектральным составом освещения. Колебания в концентрации хлорофилла *b* особенно четко заметны при культивировании исследуемых растений на синем и красном свете. При зеленом освещении кривые содержания хлорофиллов имели более ровный характер.

Комплексное применение красного спектра и 4-х-компонентного субстрата обеспечивает повышенное содержание как хлорофилла *a* так и хлорофилла *b*; особенно заметным это становится во второй декаде культивирования, когда, по нашим наблюдениям, идет процесс активного каллусообразования (Рис. 4,7). Причем, количество хлорофилла *a* превышало исходное на 23%, а количество хлорофилла *b* на - 51%. В других вариантах субстрата содержание хлорофиллов не превышало исходное значение и даже было существенно ниже.

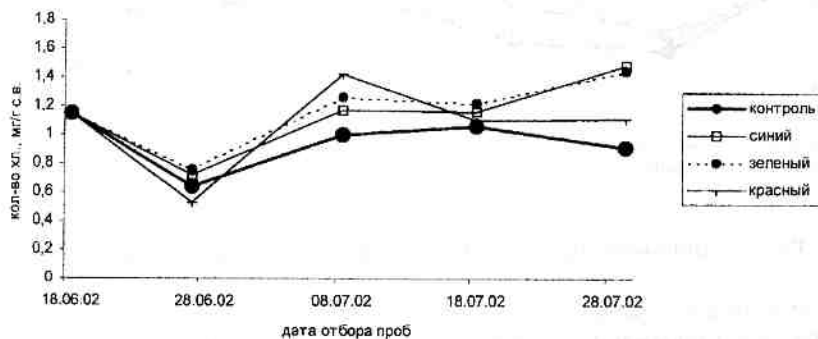


Рис.4 Динамика содержания хлорофилла *a*; субстрат – песок/лигнин/почва/подсолнечниковая шелуха

К концу третьей декады культивирования, когда произошло корнеобразование и длина корешков составила 0,3-0,8 см, в содержании хлорофиллов наблюдался спад. Эта реакция фотосинтетического аппарата может объясняться перераспределением пластических веществ между аттрагирующими органами, в частности, усилением синтетических процессов поглощения минеральных веществ новообразованными корнями. Очевидно, в данный период деятельность корневой системы получает приоритет относительно фотосинтеза. К тому же, красный свет, по данным Карначука (2001), усиливает биосинтез ИУК и некоторых ГК, что, очевидно, должно приводить к усилению роста корней.

При культивировании черенков на субстрате песок/лигнин под синим светофильтром содержание хлорофилла *b* заметно возросло (Рис.5). Количество хлорофилла *b* во вторую и третью декады составило 41% и 39% относительно исходного.

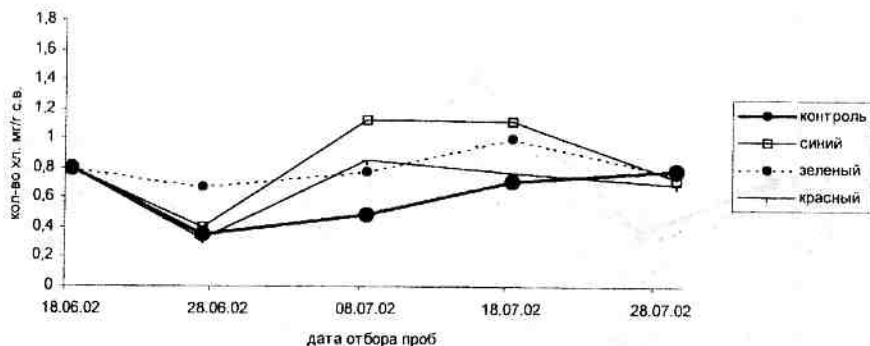


Рис.5 Динамика содержания хлорофилла b; субстрат - песок/лигнин

Известно (Карначук, 2001), что коротковолновое видимое освещение способствует усилению биосинтеза цитокининов, которые задерживают разрушение хлорофиллов. Примечательно, что во всех вариантах с синим светом изменчивость концентрации хлорофиллов была невысокой. Более того, синий свет усиливает окислительные процессы (Гарчевский И.А., 1971), что, очевидно, способствовало быстрому заживлению раневой поверхности черенка. В этих условиях в третью декаду культивирования, приходящуюся на фазу органообразования, отмечено повышение содержания хлорофилла **a** на 33% (Рис.2)

Анализ полученных данных показал, что 4-х компонентный субстрат также способствует повышению уровня хлорофилла **b** (Рис.7), однако, в этих условиях было отмечено некоторое запоздание регенерационных процессов, что, по-видимому, связано с переизбытком влаги в данном субстрате.

При культивировании черенков под зеленым светофильтром не отмечено резких колебаний в динамике содержания хлорофиллов. Возможно, здесь сказывается небольшое поглощение в области пропускания зеленого светофильтра как хлорофиллом **a**, так и хлорофиллом **b**. Следует указать и такой факт, что согласно данным других авторов, в листьях растений, выращенных на зеленом свете, увеличивается содержание АБК и ГК (Карначук, 2001), что также может оказывать положительное влияние на целостность фотосинтетической системы.

При укоренении черенков в условиях естественного освещения (контроль) в 2-х и 4-х компонентном субстратах содержание хлорофиллов имело самые низкие показатели. Так, после резкого понижения количества зеленых пигментов в первую декаду культивирования наблюдалось некоторое повышение, однако, до конца опыта оно оставалось ниже исходного. В данном варианте опыта растения подвергались максимальной инсоляции. Освещенность в контроле превышала вариант "синий свет" в 10 раз, "зеленый" - в 6,5 раз, "красный" - в 3 раза, что, очевидно, препятствовало нормальному прохождению процессов укоренения.

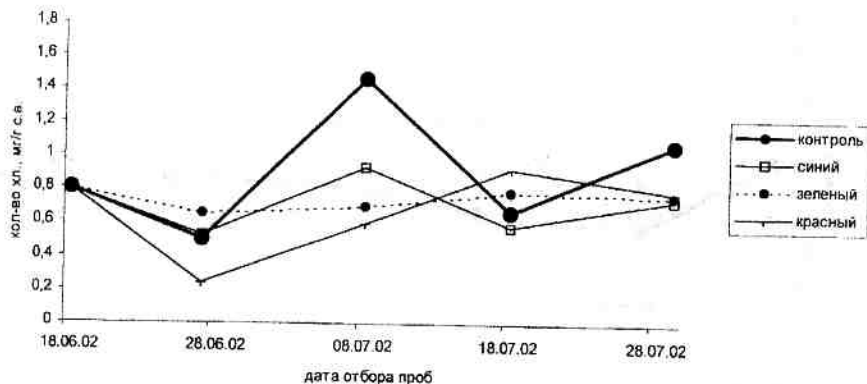


Рис. 6. Динамика содержания хлорофилла b, субстрат песок/лигнин/лесная почва

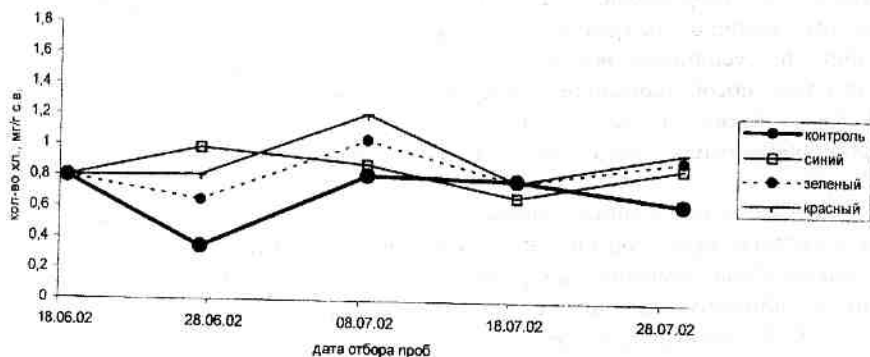


Рис. 7. Динамика содержания хлорофилла b, субстрат песок/лигнин/почва/подсолнечниковая шелуха

Из двух факторов - спектр и почвенный субстрат, спектр оказывал большее влияние на содержание хлорофиллов. На процесс укоренения, безусловно, влияет комплекс факторов. Однако в данном случае спектр освещения и субстрат дополняют друг друга, поскольку они обладают разными механизмами воздействия на укореняющийся растительный организм. Механические свойства субстрата, степень аэрации, его водоудерживающая способность во многом обуславливают успешное укоренение исследуемого материала. Следовательно, для обеспечения оптимальных условий прохождения всех этапов процесса регенерации необходимо тщательно подбирать компоненты почвенной смеси при культивировании растений до и после укоренения.

В результате анализа полученных данных следует заключить, что пониженная инсоляция и действие коротковолнового освещения в сочетании с

соответствующим субстратом способствуют корнеобразованию. Однако после укоренения для обеспечения нормального процесса фотосинтеза необходимо изменить условия светового довольствия, водного и минерального режимов.

Литература

Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. Учебное пособие. М., 1975. 392 с.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследования). М., 1985. 351с.

Жизнь растений. В 6-ти т. Гл. ред. Ал. А. Федоров Т.У. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. М., 1978. С. 309-315.

Спивак Н.А., Можаяева Е.В., Спивак В.А. Изменчивость хлорофилла в листьях укореняющихся зеленых черенков яблони и крыжовника //Защита растений от вредителей и болезней: Сборник научных работ.- Сар. гос. с-х академия. 1996. С.134-154.

Карначук Р.А., Головацкая Н.Ф., Тищенко С.Ю. Гормональная регуляция морфогенеза растений на свету //Международная конференция "Актуальные вопросы физиологии растений в 21 веке". Сыктывкар, 2001. С.242-243.

Сулейманова З.Н. Интродукция и опыт размножения *Ginkgo biloba* L. в оранжерее Ботанического сада института УНЦРАН //Материалы конференции, посвященной 65-летию Бот.сада им. Проф. Б.М. Козопольянского Воронежского гос ун-та (24-27 июня 2002 г). Воронеж, 2002.- 260 с.

Тарчевский И.А. Основы фотосинтеза. М., 1971. 294 с.

УДК 632.954:581.143

РОСТОВЫЕ РЕАКЦИИ ПРОРОСТКОВ КАК ОЦЕНОЧНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ДЕЙСТВИЯ ГЕРБИЦИДОВ

В.А.Спивак, Т.Н.Семихина, А.Б.Халтурин*

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

**Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И.Вавилова*

Потери урожая от вредителей, болезней и сорняков значительны во всем мире. Важнейшим методом борьбы с вредителями до настоящего времени остается химический метод (Пестициды, 1992). На современном этапе развития сельского хозяйства и в обозримом будущем не предвидится отказа от технологии применения гербицидов. Использование гербицидов в промышленно развитых странах высвобождает до 35% населения из сельскохозяйственного производства (Багтинг, 1997; Гамс, 1995).

До настоящего времени, однако, очень острым остается вопрос о необходимости проведения химической борьбы, возможности жесткого контроля за выпуском, применением и утилизацией ядохимикатов в экологических системах (Гумидов, 2000). К сожалению, вопрос о подготовке населения, повышения уровня знаний общественности относительно

применения пестицидов, как правило, не решается должным образом. В этой связи является актуальной проблема разработки эффективных мер борьбы для защиты растений и контроля токсичности ядов.

Известно, что одним из важных методов оценки действия гербицидов является биологический - использование тест-систем, обладающих высокой степенью чувствительности (Федтке, 1985).

Целью нашей работы являлось изучение особенностей ростовых реакций проростков пшеницы, амаранта, культивируемых на водных растворах гербицидов, с возможной рекомендацией использования их в дальнейшем в качестве биотестов. Задачей исследования являлось определение чувствительности ростовых реакций органов проростков на дозы гербицидов, различающихся способом проникновения.

Материал и методы исследования

Исследования проводились в 1999-2002 году в лаборатории физиологии растений Саратовского госуниверситета.

Объектами служили проростки яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), сорта Саратовская 36 и *Amarantus paniculatus* L.

Проращивание и культивирование семян пшеницы и амаранта осуществляли на водных растворах гербицидов в чашках Петри диаметром 9 см с фильтровальной бумагой при освещенности 4000-5000 лк и температуре 24-26°C. Длительность светового периода - 17 часов. Источник освещения - лампы ЛДЦ-80. Объем раствора гербицида - 9 мл на чашку Петри. Продолжительность опыта - 10 дней.

Семена перед посевом стерилизовали диацидом и инфильтрировали под вакуумом. Состояние проростков описывали и измеряли в течение декады.

В качестве испытуемых гербицидов использовали: Иллоксан, Лонтрел, 2М-4Х и Раундап в концентрациях указанных в таблице 1.

Иллоксан - селективный гербицид против злаковых растений. Разрешен для применения против однолетних злаковых сорняков путем опрыскивания в фазу кущения культуры. Норма расхода 3-4,5 л/га.

Таблица 1. Количество действующего вещества (д.в.) гербицидов, приходящееся в поле и используемое в опыте, в мкг

Используемый гербицид	Количество д.в. в поле	Количество д.в. в 9 мл водного р-ра		
	на площадь чашки Петри, Ø 9 см	$5 \times 10^{-3} \%$ д.в.	$5 \times 10^{-4} \%$ д.в.	$5 \times 10^{-5} \%$ д.в.
Иллоксан	915,8	450	45	4,5
Лонтрел	190,8	450	45	4,5
2М-4Х	1526,4	900	90	9,0
Раундап	915,8	450	45	4,5

Лонтрел - послевсходовый гербицид в посевах зерновых и других культур. Используется на ранней стадии развития сорняков. Рекомендуются для

опытно-производственного применения путем опрыскивания против видов осота, ромашки, гречишки. Период полуразложения в почве около 70 дней. Норма расхода 0,16-0,66 л/га.

2М-4Х - гербицид избирательного действия предназначен для уничтожения однолетних двудольных сорняков в посевах. Период действия препарата в почве - 1 месяц (в условиях достаточного увлажнения) и 3 месяца (в условиях засухи). Норма расхода 0,9-1,4 л/га.

Раундап - системный препарат с широким спектром активности. Используется в качестве гербицида избирательного и сплошного действия для подавления однолетних и многолетних сорняков, в частности, пырея ползучего, вьюнка, мышия и др. Норма расхода 2-4 л/кг (Пестициды, 1992).

Статистическую обработку данных проводили по В.А. Доспехову (1985).

Результаты и обсуждение

Выбранные нами сверхкомплексные тест-системы (Федтке, 1985) являются информационными и объективными, поскольку принадлежат к различным группам растений - однодольным и двудольным. Эти группы растений характеризуются разными типами обмена веществ - аспартатным и глютаматным, а также различными корневыми системами, механизмами поглощения минеральных веществ и типами роста.

Установлено, что семена пшеницы в контроле и на растворах, содержащих 5×10^{-4} и 5×10^{-5} % д.в. исследуемых гербицидов, набухали и прорастали через сутки. На растворах, содержащих 5×10^{-3} % д.в., к данному сроку семена находились в состоянии набухания.

На пятые сутки культивирования проростков у опытных растений, выращенных на растворах гербицидов с концентрацией 5×10^{-4} , 5×10^{-5} % д.в., наблюдался 100%-ный (относительно контроля) рост корней, coleoptily и листа (Табл. 2). Исключением являлся вариант с Раундапом. Этот контактный гербицид вызывал ингибирование роста перечисленных органов при концентрации 5×10^{-4} % д.в. Тот же эффект наблюдался на всех растворах с гербицидами при повышении дозы до 5×10^{-3} % д.в. При этом эффект ингибирования гербицидами снижался в следующей последовательности: Раундан → Лантрел → 2М-4Х → Иллоксан.

На основании морфогенетических исследований роста органов проростков установили, что при их культивировании на растворах с системными гербицидами, корни проявляют большую чувствительность по сравнению с coleoptилем и первым настоящим листом. Наименьшей чувствительностью обладал coleoptиль. Данная ответная реакция coleoptиля, по-видимому, обусловлена тем, что в этом органе в период прорастания в клетках доминируют не биохимические процессы, связанные с затратой или производством энергии, а биофизические, направленные на растяжение их оболочек тургорным давлением.

Проростки, культивируемые на растворах гербицидов 2М-4Х и Иллоксана с концентрациями 5×10^{-4} % и 5×10^{-5} % д.в., имели coleoptили почти тех же размеров, что и растения, выращенные в контрольных условиях. Coleoptили проростков, выращенных на растворе Лантрела (5×10^{-5} % д.в.),

оказывались на 25% длиннее контрольных, что свидетельствует о проявлении данным гербицидом ауксинового эффекта.

У первого листа обнаруживалась еще более высокая чувствительность к концентрациям гербицидов, чем у coleoptilia. Самая высокая концентрация гербицидов Иллоксана и 2М-4Х затормаживала рост листа относительно контроля в 2,5 раза, Лонтрела - в 37 раз. Раундап оказывал летальное действие на проращиваемые семена. Снижение концентрации гербицидов на порядок приводило к снятию ингибирующего эффекта в вариантах с Иллоксаном и 2М-4Х. Растения, проросшие на водных растворах этих гербицидов, по размеру листа были близки к контрольным. Лонтрел в той же концентрации продолжал сдерживать рост, но значительно в меньшей степени. Длина листа была лишь в 2 раза меньше таковой контрольных растений. Только Раундап продолжал оказывать жесткое ингибирующее действие. Рост первого листа полностью подавлялся. Дальнейшее снижение концентрации Иллоксана и 2М-4Х до 5×10^{-5} % д.в. незначительно увеличило рост листа. Используемые в этой дозе Лонтрел и Раундап практически полностью исключали ингибирующий эффект.

Корни проростков по сравнению с другими исследуемыми органами, обладали большей компетентностью к типу гербицида. Это особенно заметно при высоких дозах гербицидов (5×10^{-3} % д.в.). Раундап оказывал летальное действие на зародыш семени, а все остальные гербициды снижали прирост корней относительно контроля, хотя и в различной степени: Иллоксан - в 3 раза, 2М-4Х - в 7 раз, Лонтрел - в 20 раз. Снижение дозы д.в. на порядок приводило к еще большим контрастам ответных реакций. Так, если Раундап сохранял сильное ингибирующее действие, то Лонтрел и 2М-4Х его снижали, а Иллоксан даже стимулировал прирост корней относительно контроля на 40%. Все гербициды в дозе 5×10^{-5} % д.в. оказывали исключительно стимулирующее воздействие на рост корней, причем, если прирост корней на растворах с Раундапом и Лонтрелом мало отличался от контрольных растений, то Иллоксан усиливал прирост корней на 46%, а 2М-4Х - на 40%.

К особенностям роста проростков амаранта на растворах гербицидов системного действия следует отнести специфичность ответных реакций исследуемых органов на дозы гербицидов (Табл. 3). Так, в контроле проростки имели примерно равную длину гипокотыля и корня, а семядоли уступали им в 5 раз. Из всех органов семядоли оказывались наименее чувствительными к концентрациям Иллоксана, Лонтрела и Раундапа. Исключением являлась реакция проростков на 2М-4Х. Этот гербицид не только подавлял рост семядольных листьев, но и биосинтез в них β -цианинов, что приводило к снижению пигментации независимо от дозы.

Самой высокой чувствительностью к дозе гербицидов, как и в опытах с пшеницей, обладал корень, причем все растворы Иллоксана оказывали стимулирующее действие на его рост. Самая высокая концентрация Иллоксана стимулировала прирост корня относительно контроля на 44%. Снижение концентрации на порядок приводило к удлинению корня на 76%, на два порядка - на 89%. Максимальное ингибирование роста корней отмечалось на растворах с 2М-4Х. Постепенное удлинение корней наблюдалось по мере снижения дозы гербицида. Чувствительность корней к препарату

увеличивалась в следующей последовательности: Иллоксан→Лонтрел→Раундап→2М-4Х.

По ответной реакции на дозы гербицидов гипокотиль занимал промежуточное положение между семядолями и корнем. В растворах с 2М-4Х и Раундапом его длина, даже в самой низкой концентрации, находилась на уровне контроля, а в растворах с Иллоксаном и Лонтрелом проявлялся стимулирующий эффект. Прирост гипокотыля на растворах Иллоксана (от самой высокой до низкой дозы) увеличивался на 19%, 26% и 42% относительно контроля. Стимулирующий эффект Лонтрела наблюдался только на двух минимальных концентрациях. Таким образом, при сравнении действия испытуемых гербицидов на рост гипокотыля наблюдалось иное распределение ингибирующего воздействия, чем на корнях: Лонтрел<Иллоксан<Раундап<2М-4Х.

Итак, на основании проведенных исследований можно заключить, что наиболее чувствительными органами проростков на содержание пестицидов в растворе являются корни. Низкая чувствительность ростовых реакций семядольных листьев амаранта на дозы гербицидов обусловлена их высокой степенью дифференциации. Уровень чувствительности данных органов следует оценивать по изменениям пигментации семядолей.

Литература

Пестициды: Справочник / Мортененко В.И., Промоненков В.К., Кукаленко С.С. и др. М., 1992. 368с.

Бантинг А.Г. Сельскохозяйственная экология в настоящем и будущем / Сб. Стратегия борьбы с вредителями, болезнями растений и сорняками в будущем. М., 1977. С.22-41.

Гамс Э.С. Современные тенденции развития исследований в области создания гербицидов нового поколения и генной защиты растений // Сельскохозяйственная биология. 1995. №1. С.12-17.

Гумидов А.М. Проблемы выбора и применения гербицидов // Защита и карантин растений. 2000. № 2. С.36-38.

Доспехов В.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследования). М., 1985. 351 с.

Федтке К. Биохимия и физиология действия гербицидов. М., 1985. 223с.

ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕТАМЕРОВ ПОБЕГА В ОНТОГЕНЕЗЕ ПШЕНИЦЫ

Е.К. Щеглова, С.А. Степанов

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Для организации любых сложных биологических систем характерно наличие донорных и акцепторных элементов (Гамалей, 1998). Самой значительной регуляторной функцией в онтогенезе целого растения является постоянная корректировка донорно-акцепторных отношений (Мокроносов, 1983).

Среди множества типов source-sink систем пшеницу относят (Мокроносов, 1983) к типу, где имеются единая мощная аттрагирующая зона, представленная колосом, и донорные структуры, в качестве которых выступают листья разных ярусов, последовательно включающиеся в обеспечение акцептора. Вследствие неравномерности роста и развития разных зон листа, для пластинки листа пшеницы способность к экспорту ассимилятов развивается базипетально, т.е. от верхушки к основанию, достигая наибольшей величины при площади листа 60-90% (Turgson, Webb, 1975) или, с учётом максимальной величины фотосинтеза, 100% (Кошкин, Быков, 1970).

Каждый новый лист в процессе онтогенеза побега неизбежно вступает в новые, отличные от предшествующих, донорно-акцепторные отношения с целостной системой растения. Это определяет специфичное для каждого метамера соотношение импорта и экспорта ассимилятов, скорость развития и старения листа (Мокроносов, 1983).

В наших исследованиях расчёт величины функций sink и source проводили на основе определения абсолютно сухой биомассы и линейных параметров частей побега - конуса нарастания, листьев, междоузлий, колоса в момент завершения роста листа соответствующего метамера растения.

Организация побега пшеницы как совокупности разновозрастных метамеров, где каждый метамер на определенном этапе его развития выступает в качестве элементарной донорно-акцепторной единицы (Мокроносов, Холодова, 1990), позволяет рассмотреть модель развития донорно-акцепторных отношений на уровне целого растения.

В случае непосредственного участия каждого листа - донора в снабжении ассимилятами расположенных выше растущих листьев и апекса побега наблюдается, на примере Саратовской 36, постепенное возрастание донорной функции с 51% (на момент развертывания первого листа) до 75,6% - по завершении роста третьего листа. В дальнейшем для седьмого и восьмого листьев донорная функция увеличивается соответственно до 83,4% и 97,2%. В соответствии с возрастанием совокупной донорной функции побега отмечается снижение акцепторной функции с 49% (на момент завершения роста первого листа) до 16,6% и 2,8% (по завершении роста соответственно седьмого и восьмого листьев).

Однако, такой вариант развития донорно-акцепторных отношений вряд ли возможен по следующим причинам. 1. В соответствии с гипотезой донорно-акцепторной единицы (Мокроносов, Холодова, 1990), постепенное развитие боковых почек способствует переключению донорной функции листа на ближайший к нему акцептор. 2. Происходит постепенное старение листьев и снижение их донорной функции. 3. Особенности анатомической организации проводящей системы побега способствуют преимущественному снабжению листьями только ближайших растущих элементов метамеров (Климашевская, Жамьянова, 1993; Patrick, 1972). 4. Постепенное развитие узлов и междоузлий стебля приводит к перехвату ассимилятов из листьев и снижению донорной функции по отношению к вышерасположенным листьям и апексу побега.

Допустимо рассмотреть и другую возможную модель онтогенеза донорно-акцепторных отношений, когда в качестве доноров выступают два смежных листа. В качестве обоснования такого подхода могут выступать следующие факты. 1. Акцепторная функция следующего за донорным листа составляет, к примеру, у Саратовской 36 до 91,9% – у 2-го листа, до 80% – у 6-го листа; в пределах 61,3–65,6% у 3–5 листьев. Акцепторная функция седьмого листа у Саратовской 36 в момент окончания роста шестого листа (max source) достигала в условиях 1995 года 50,5%, тогда как восьмому листу в момент завершения роста седьмого листа была присуща уже донорная функция. В этой связи следует также отметить факт так называемой межметамерной синхронизации (Козлечков, 1987; Евдокимова и др., 2000), в частности, наблюдаемое в онтогенезе побега пшеницы возрастание числа сопряженно растущих органов. 2. Организация проводящих тканей смежных метамеров у пшеницы построена таким образом, что только 1/3 пучков входит в узел вышерасположенного растущего метамера от метамера, находящегося ниже через лист от него (Patrick, 1972).

В случае рассмотрения каждых двух нижних листьев по окончании их роста как донорных по отношению к вышерасположенным метамерам побега, наблюдается возрастание донорной функции листьев от первого ко 2 и 3 метамерам, затем снижение к 4–6 метамерам, где она составляет примерно 50%, и затем опять возрастание к 7 и 8 метамерам, соответственно до 59,4% и 83,1%. Представляет интерес, на наш взгляд, близость значений донорной и акцепторной функции побега пшеницы в момент завершения роста четвертого–шестого листьев (рис. 1). Из этого следует, что в случае большей абсолютной величины четвертого–шестого листьев – доноров, как и соответствующих им акцепторных структур у одного из сортов, последний будет, вероятно, иметь преимущество по продуктивности относительно других сортов.

Наиболее информативен такой вариант модели развития донорно-акцепторных отношений, при котором в качестве донора рассматривается отдельно каждый лист без учёта возможного вноса остальных листьев побега пшеницы. Такой вариант модели позволяет контрастировать относительный вклад каждого листа в их совокупную донорную функцию.

Как показали наши исследования, донорная функция 1–4 листьев, в случае их отдельного учёта, варьирует в пределах от 49% (по завершении роста первого листа) до 55 %

(по завершении роста второго листа). В момент окончания роста 5 и 6 листьев их донорная функция составляет соответственно 33,7% и 34,3%. Одновременно с этим существенно возрастает акцепторная функция вышерасположенных метамеров. В последующем наблюдается возрастание донорной функции, и с этим сопряжено снижение акцепторной функции. На момент завершения роста восьмого листа его донорная функция составляет 64,9%, тогда как акцепторная функция верхней части побега - 35,1% (рис. 2).

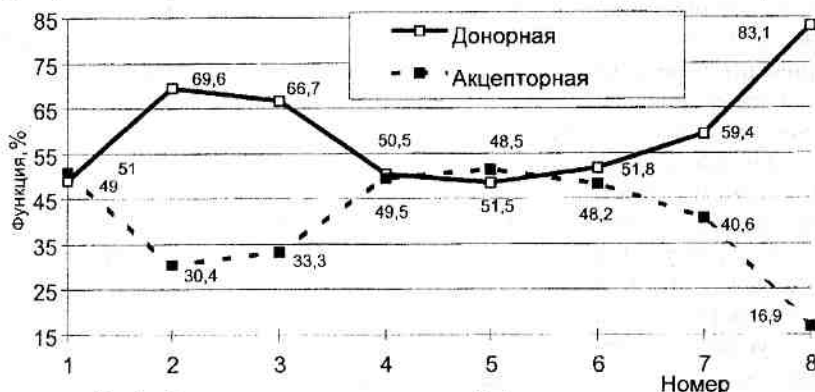


Рис. 1. Изменение донорно-акцепторной функции в онтогенезе побега Саратовской 36 при учёте двух смежных листьев в качестве донорных (1995 г.)



Рис. 2. Изменение донорно-акцепторной функции в онтогенезе побега Саратовской 36, 1995 г.

Можно предположить, что наблюдаемый баланс донорно-акцепторных отношений в онтогенезе побега Саратовской 36 являлся оптимальным для конкретных условий вегетации 1995 года. Изменение абсолютных значений развития донорных или акцепторных структур, отмечающееся в других условиях вегетации или в результате экспериментального нарушения структур sink и source, неизбежно отразится на балансе донорно-акцепторных отношений

в онтогенезе пшеницы, способствуя созданию другого оптимума этих отношений (Сулейманов, Климашевская, 1990).

В разные годы вегетации уже с момента завершения роста первого листа наблюдаются различия в величине значений донорно-акцепторных отношений между метамерами побега пшеницы. В частности, величина донорной функции по окончании роста первого листа в 1994 году составила 36,1%, а в 1995 году - 49%. По завершении роста второго листа она увеличилась, после чего наблюдалось её некоторое снижение. На момент окончания роста четвёртого листа донорная функция в 1994 году достигла 38%, а в 1995 году - 54,2%. Уменьшение донорной функции по завершении роста пятого листа сменилось затем, в условиях вегетации 1995 года, её постепенным возрастанием до седьмого листа, и более резким увеличением к шестому листу (48,9%) в условиях 1994 года, вслед за чем она незначительно снизилась (рис. 3).

В случае удаления пластинки первого листа, величина донорной функции оставшейся части листа достигает менее 5%, тогда как акцепторная функция вышерасположенных листьев и конуса нарастания побега резко возрастает. На момент окончания роста второго листа величина значений функции sink и функции source сравнима с таковыми контрольных растений, однако в последующем, к третьему и четвертому листу, донорная функция опытных растений существенно уменьшается на фоне увеличения акцепторной функции побега. В дальнейшем донорная функция у растений с удаленной пластинкой первого листа характеризуется неустойчивостью тенденций - она то увеличивается - к 5 и 7 листьям, то уменьшается - к 6 и 8 листьям, отличаясь в этом от контрольных растений; адекватно этому изменяется и акцепторная функция исследуемых растений пшеницы (рис.3).



Рис.3. Донорная функция листьев Саратовской 36 по годам вегетации и при экспериментальном изменении площади листьев

Экспериментальное уменьшение площади пластинки третьего и четвёртого листьев приводит, как и в первом опыте, к снижению донорной функции этих листьев, и наоборот, увеличению акцепторной функции

растущих метамеров побега. На момент завершения роста пятого листа отмечалось резкое увеличение донорной функции и снижение акцепторной функции вышерасположенных листьев и генеративной зоны побега; к шестому и седьмому листьям донорная функция уменьшается, и затем, к восьмому листу, возрастает (рис.3).

Изменение площади листьев экспериментальным путем или под воздействием условий вегетации способствует изменению акцепторной функции конуса нарастания и генеративной зоны побега пшеницы.

В условиях 1995 года акцепторная функция конуса нарастания по завершении роста первого и второго листа была больше, чем в 1994 году. На момент завершения роста третьего и четвертого листьев, напротив, акцепторная функция конуса нарастания в 1994 году достигает больших значений. Акцепторная функция генеративной зоны побега по завершении роста пятого и шестого листьев в условиях 1995 года выше, чем в 1994 году, однако, в дальнейшем, в условиях вегетации 1994 года, она резко возрастает к седьмому листу. Акцепторная функция генеративной зоны побега достигает 100% на момент завершения роста восьмого листа в условиях 1995 года. Можно предположить, что в случае восьмилистных растений совокупная акцепторная функция генеративной зоны побега будет больше, чем у растений с семью листьями (рис. 4).

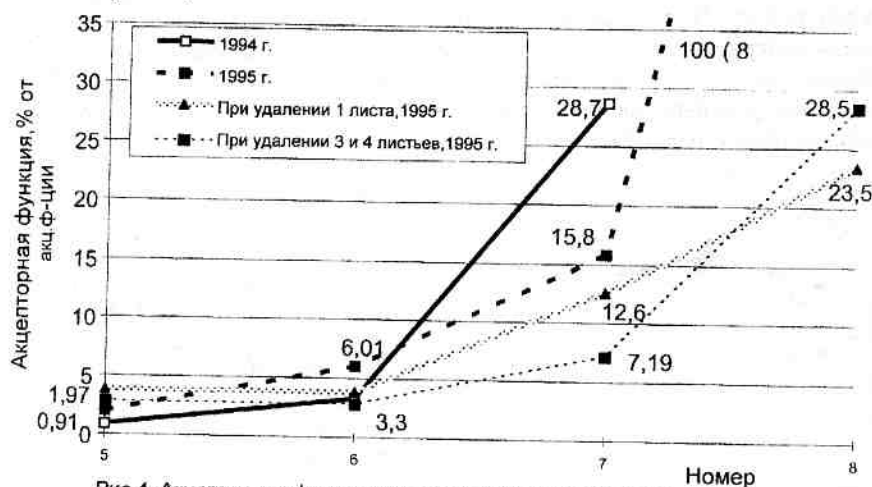


Рис.4. Акцепторная функция генеративной зоны побега в момент окончания роста соответствующего листа Саратовской 36

При удалении пластинки первого листа акцепторная функция конуса нарастания и генеративной зоны побега уменьшается; исключение наблюдалось лишь на момент завершения роста пятого листа. Примерно аналогичная тенденция проявляется в случае уменьшения площади листьев, расположенных выше на стебле.

Изменение площади листьев под воздействием условий вегетации или экспериментальным путем способствует также изменению акцепторной функции следующего, ближайшего к source, листа.

При удалении пластинки первого листа акцепторная функция третьего и последующих листьев последовательно уменьшалась, достигая минимума у шестого и восьмого листьев. В случае удаления пластинки третьего и четвертого листьев акцепторная функция четвертого и шестого листьев была меньше, чем у контрольных растений; примерно одинаковые значения наблюдались у пятого, седьмого и восьмого листьев. Таким образом, уменьшение площади пластинки первого листа оказывает большее угнетающее влияние на акцепторную функцию последующих растущих листьев.

Как известно (Кумаков, 1980), по годам вегетации наблюдается варьирование площади листьев одноименных метамеров. Очевидно, что особенности развития межметамерных донорно-акцепторных отношений в различных условиях вегетации являются основой подобного варьирования площади листьев; при этом, наряду с изменением площади листьев баланс донорно-акцепторных отношений определяет и число листьев на стебле, т.к. оказывает влияние на деятельность конуса нарастания побега и рост листьев.

Литература

Гамалей Ю.В. Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений // Физиология растений, 1998. Т. 45. №4. С. 614-631.

Евдокимова О.А., Захарченко Н.А., Кумаков В.А. Последовательность и сопряженность роста вегетативных органов побега *Triticum aestivum* и *Triticum durum* (Poaceae) // Бот. журнал. 2000. Т. 85. №3. С. 59-64.

Климашевская Н.Ф., Жамьянова Т.Д. Становление транспортной системы растений у двух видов пшеницы (А" и А"В/Д) в вегетативный период развития // Физиология растений, 1993. Т. 40. №1. С. 46-51.

Козлечков Г.А. Структура главного побега пшеницы как отражение влияния генеративных элементов на вегетативные // Докл. ВАСХНИЛ. М., 1987. №1. С. 6 - 8.

Кошкин В.А., Быков О.Д. Потенциальная интенсивность фотосинтеза листьев разных ярусов яровой пшеницы // Сб. трудов аспирантов и молодых научных сотрудников Всес. научно-иссл. ин-та растениеводства. Л.: 1970. Вып. 17. С. 68-73.

Кумаков В.А. Физиология яровой пшеницы. М.: Колос, 1980. 207 с.

Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма // 42-е Тимирязевские чтения. М., 1983. 64 с.

Мокроносов А.Т., Холодова В.П. Донорно-акцепторные системы и формирование семян // Физиология семян. Душанбе, 1990. С. 3-11.

Сулейманов А.К., Климашевская Н.Ф. Эволюция донорно - акцепторных отношений как фактор продуктивности и белковости зерна пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. 1990. Т. 22. № 4. С. 393-401.

Patrick J.W. Vascular system of the stem of the wheat plant. 2. Development // Austral. J.Bot. 1972. Vol. 20. N1. P. 65-78.

Turgeon R., Webb J.A. Leaf development and phloem transport in Cucurbita pepo carbon economy. Planta. 1975. 123. N 1. P. 53-62.

УДК 581.14+581.143.2

РАЗВИТИЕ КОНУСА НАРАСТАНИЯ И ЛИСТЬЕВ ЗАРОДЫША ЗЕРНОВОК РАЗНЫХ ЧАСТЕЙ КОЛОСА ПШЕНИЦЫ

С.А. Степанов

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Доля суммарного влияния качества семян на валовый сбор зерна составляет 15-20% и больше (Строна, 1984). Среди многих факторов, определяющих урожайные свойства семян, одним из важнейших является степень дифференциации зародыша (Строна, Родченко, 1984).

Зародыш пшеницы составляет всего лишь 2% от общего веса зерновки и имеет сложную морфологию. В нём различают coleoptile, почечку главного побега, состоящего из конуса нарастания и зачатков трёх зародышевых листьев, зачатки конусов нарастания боковых побегов, из которых наиболее дифференцирована и легко различима точка роста почки первого листа, зачатков главного и придаточных зародышевых корней, щиток с лигулой и эпибласт (Эсау, 1980). Высота coleoptile зрелой зародышевой почки составляет 3 мм, ширина - 1 мм. Колпачковый примордий первого листа имеет высоту примерно 1,5 мм и ширину 0,6 мм. Колпачковый примордий второго листа немного меньше, чем первого, ещё меньше - примордий третьего листа (Морозова, 1986). Размеры конуса нарастания у яровой пшеницы в зародыше составляют в высоту 39-65 мкм, в ширину - несколько больше (Ростовцева, 1984).

Разнокачественность зерновок в колосе пшеницы, проявляемая на уровне структур зародыша, изучена недостаточно (Bousewinkel, Bouman, 1984; Bewley, Black, 1985).

Исследование степени развития главной почки зародышей зерновок, взятых из разных частей колоса по завершении вегетации, проводили на одном сорте *Triticum aestivum* - Саратовская 36 в течение двух лет. Зерновки фиксировали в смеси глицерин-спирт и в дальнейшем препарировали под лупой МБС-9. Для оценки соотносительного роста и развития листьев к концу эмбриогенеза зерновки определяли коэффициент сбалансированности роста листьев ($K_{сп}$) - как отношение длины смежных листьев эмбрионального побега.

Масса зерновок из средней части колоса, как правило, больше относительно нижней и верхней его частей, за исключением массы зерновок, формирующихся третьими в колоске. Зерновки с массой более 40 мг могут не наблюдаться в первом и втором, иногда в третьем колосках из нижней и верхней частей колоса.

Конус нарастания эмбрионального побега зародыша некоторой доли зерновок из нижней и верхней частей колоса может находиться в поздней фазе третьего пластохрона. Это же свойство присуще зерновкам из средней части колоса, являющихся третьими в колоске. Однако у большинства зерновок конус нарастания побега зародыша находился в ранней фазе четвертого пластохрона.

В колосьях с большим числом колосков доля зерновок с тремя метамерами эмбрионального побега зародыша варьировала в пределах 4-20% от их общего числа. Можно предположить, что в разные годы вегетации число зерновок с тремя или четырьмя метамерами эмбрионального побега зародыша при сохранении общей тенденции, отмеченной выше, может существенно варьировать. Основанием в пользу такого предположения является варьирование по годам репродукции числа неозерненных колосков и числа зерновок в колосе Саратовской 36 (Степанов, 1991а). В колосьях с незначительными различиями по массе зерновок из верхней, средней и нижней частей колоса число метамеров эмбрионального побега зародыша может быть одинаковым во всех зерновках и равно четырём.

Наблюдается вариабельность по абсолютной длине листьев главной зародышевой почки: 1 лист - от 549 мкм (в зерновках с массой 13-15 мг) до 1042 мкм - в зерновках с массой 40-46 мг; 2 лист - от 155 мкм (в зерновках с массой 13-15 мг) до 394 мкм - в зерновках с массой 42 мг; 3 лист - от 70 мкм (в зерновках с массой 13-18 мг) до 225 мкм - в зерновках с массой 42 мг. Наибольшая суммарная длина первого-третьего листьев эмбрионального побега зародыша характерна, как правило, для зерновок из средней части колоса, за исключением тех, что были третьими в колоске и имели меньшую массу.

Установлена положительная корреляция между массой зерновки и длиной листьев эмбрионального побега зародыша: между массой зерновки и суммарной длиной первого-третьего листьев - от 0,661 до 0,783, массой зерновки и длиной первого листа - от 0,518 до 0,769, массой зерновки и длиной второго листа - от 0,614 до 0,752, массой зерновки и длиной третьего листа - от 0,594 до 0,794. Отмеченное варьирование коэффициента корреляции между повторностями можно объяснить за счет разного уровня сбалансированности донорно-акцепторных отношений между колосьями колоса (Коновалов, 1981), а также колоса и вегетативной частью побега пшеницы.

Можно выделить следующие варианты развития листьев эмбрионального побега зародыша зерновок колоса: а) при большем развитии первого листа меньшее развитие получают 2 и 3 лист и наоборот; б) пропорциональное развитие всех листьев; в) преимущественное развитие получает любой из листьев. Возможные причины отмеченных особенностей развития зародышей зерновок в пределах колоса пшеницы, очевидно, связаны как с конкурентными отношениями между ними в ходе эмбриогенеза, определяемыми их положением в колосе (Коновалов, 1975), так и давлением факторов среды в момент инициации, роста и развития листьев побега зародыша. В разные годы вегетации могут наблюдаться различные варианты развития листьев зародыша зерновок с преимущественной долей одного из них.

У большинства зерновок доля первого листа (относительная длина) от суммарной длины 1-3 листьев составляет 60-65%. Относительная длина второго листа варьирует от 19,5 до 28,6%. Относительная длина третьего листа варьирует от 6,8 до 15,3 %. Зерновкам в колосках колоса, как правило, свойственны различия по относительной длине 1-3 листьев эмбрионального побега зародыша, что на наш взгляд свидетельствует в пользу представлений о конкурентных взаимоотношениях между формирующимися зерновками в пределах колоска. В некоторых колосках различия по относительной длине 1-3 листьев зародыша были менее существенны. В отдельных колосках зерновки, имеющие преимущественно небольшую массу, характеризовались большей относительной длиной первого листа эмбрионального побега.

Коэффициенты сбалансированности роста листьев варьировали: Кср 1/2 - от 2,18 до 3,63; Кср 2/3 - от 1,53 до 3,41. При этом не наблюдалось приуроченности максимальных значений коэффициентов к какой-либо части колоса. Также не отмечено положительной корреляции между ними и массой зерновок. При ранжировании зерновок по величине Кср 1/2 выявлены следующие группы: < 2,5- от 24,8 до 28,9 %; 2,5-2,7- от 43,2 до 44,8 % (соответственно в разные годы исследования); > 2,7- от 26,3 до 31,9 %. При ранжировании зерновок по величине Кср 2/3 выявлены следующие группы: < 1,8- от 13,1 до 36,7 %; 1,8-2,1- от 40,1 до 40,2 %; > 2,1 - от 23,1 до 46,8 %.

Таким образом, в разные годы репродукции наблюдается изменение крайних значений доли растений по Кср 2/3 (< 1,8 и > 2,1), что нельзя сказать в отношении Кср 1/2. Возможной причиной различной доли растений по коэффициентам сбалансированности роста листьев (Кср 1/2 и Кср 2/3) эмбрионального побега зародыша зерновок является, на наш взгляд, большее влияние конуса нарастания на ближайший к нему третий лист. В свою очередь, потенции роста конуса нарастания эмбрионального побега зародыша зерновок будут зависеть от конкурентных взаимоотношений между формирующимися зерновками колоса (Коновалов, 1981). В случае возрастания числа колосков колоса и числа зерновок в колоске (Степанов, 1991а,б) происходит усиление конкурентных взаимоотношений между зерновками, проявляющееся на уровне зародыша в виде асинхронизации роста и развития конусов нарастания побегов в процессе эмбриогенеза зерновок, и изменение Кср листьев. Можно предположить, что в основе различий в росте и развитии конуса нарастания и листьев эмбрионального побега зародыша зерновок находятся донорно-акцепторные отношения между эндоспермом и зародышем зерновки.

Постепенное развитие донорно-акцепторных отношений между эндоспермом и зародышем возможно вследствие особенностей эмбриогенеза пшеницы, в частности, чередования процессов роста и развития между зародышем и эндоспермом. В этих процессах можно выделить три этапа (Калинин, 1959): 1) преимущественное формирование эндосперма (Батыгина, 1974); 2) преимущественное развитие зародыша; 3) отложение запасных веществ в эндосперме, при этом количество азотистых веществ, углеводов,

соединений фосфора и калия снижается в эндосперме и увеличивается в зародыше.

Следует предположить, что селекция сортов пшеницы в зоне Юго-Востока на лучшую выполненность семян (Кумаков, 1971, 1980) одновременно способствовала отбору зерновок с более развитым зародышем, в частности, с лучшим развитием эмбрионального побега и корневой системы.

Литература

- Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.
- Калинин Ф.Л. Этапы эмбрионального развития растений // Рост растений. Львов, 1959. 495 с.
- Коновалов Ю.Б. Особенности метамеров различных частей колоса ячменя и пшеницы в свете представлений о причинах разноколосия // Известия ТСХА. М., 1975. Вып. 1. С. 64-76.
- Коновалов Ю.Б. Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя. М., 1981. 176 с.
- Кумаков В.А. Эволюция показателей фотосинтетической деятельности яровой пшеницы в процессе селекции и их связь с урожайностью и биологическими особенностями растений: Автореферат дис. ... докт. биол. наук. Л., 1971. 50 с.
- Кумаков В.А. Физиология яровой пшеницы. М.: Колос, 1980а. 207 с.
- Морозова З.А. Основные закономерности морфогенеза пшеницы и их значение для селекции. М., 1986. 164 с.
- Ростовцева З.П. Рост и дифференцировка органов растения. М., 1984. 152 с.
- Степанов С.А. Функциональная изменчивость апикальной меристемы побега пшеницы в связи с продуктивностью сорта: Автореф. дисс... канд. биол. наук. М., 1991а. 20 с.
- Степанов С.А. Некоторые особенности формирования колоса яровой пшеницы в условиях Юго-Востока // Вопросы биохимии и физиологии растений и микроорганизмов. Саратов, 1991б. С. 62-66.
- Строна И.Г. Проблемы семеноведения и семеноводства на современном этапе // Селекция и семеноводство. Киев, 1984. № 56. С. 85-88.
- Строна И.Г., Родченко В.Н. Разнокачественность семян пшеницы и ячменя в пределах колоса и её связь с продуктивностью // Селекция и семеноводство. Киев, 1984. Вып. 57. С. 81-85.
- Эсау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Т.1,2. 558 с.
- Bewley D.J., Black M. Seeds: physiology of development and germination // New York, London, Plenum press. 1985. 367 p.
- Bousewinkel F.D., Bouman F. The seed: structure // Embriol. Angiosperms, Berlin e.a. 1984. P. 567-610.

ОПТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КОЛЕОПТИЛЯ ПШЕНИЦЫ

М.Ю. Касаткин, Б.Г. Быховцев

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Структурная организация, своеобразие пигментного состава растительных органов в процессе роста определяют их оптические свойства. Наиболее точно описать спектры поглощения различных фотосинтетических систем, установить их распределение в органе и оценить функциональные характеристики позволяют спектрофотометрические исследования. Зависимые от света процессы роста проявляются на ранних этапах морфогенеза, при этом морфогенетическое действие совершается при очень незначительных его дозах.

Цель данной работы - изучение оптических свойств фоторегуляторных систем колеоптиля и оценка их физиологической значимости в ростовых реакциях на ранних этапах органогенеза проростка пшеницы.

Объектом исследования служили 24-120 часовые проростки *Triticum aestivum* (жизненная форма яровая). Семена проращивались на увлажненной фильтровальной бумаге с вариантами опыта: абсолютная темнота и свет. Источником света служила лампа накаливания WLS-400W, абсолютная темнота достигалась помещением проростков в камеру из фотобумаги. Исследование спектров поглощения колеоптиля велось на специально сконструированной нами установке на базе спектрофотометра SPECOL 11 (рис. 1).

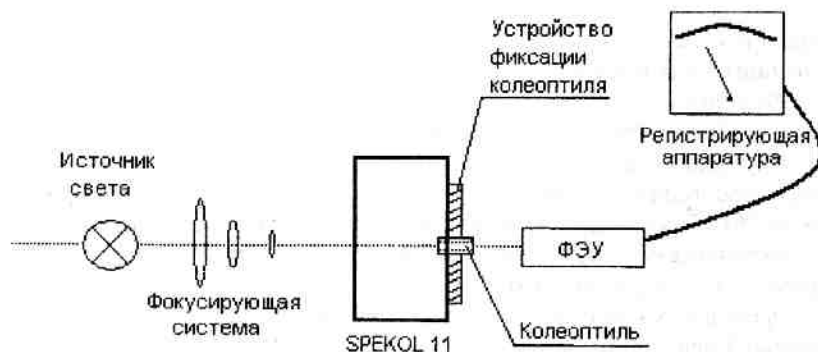


Рис. 1. Схема установки, использованной в исследованиях

Построенные нами спектральные кривые носят качественный характер и выражаются в процентах, где за 100% принимается та длина волны, при которой наблюдается максимальное пропускание тканями колеоптиля.

Морфометрический анализ роста колеоптиля на свету выявил, что в течение 70-80 часов после замачивания семян активность его ростовых процессов достигает максимума (рис. 2). При этом рост колеоптиля имеет явный параболический характер, в то время как зародышевые листья - экспоненциальный. Активность ростовых процессов (крутизна экспоненты) увеличивается от первого листа до четвертого и продолжается все 192 часа эксперимента. Следует указать, что каждый зародышевый лист переходит на активный рост в разное время. Первый и второй лист активизируют ростовые процессы через 48 часов в тот момент, когда рост колеоптиля переходит на параболический. Третий лист и особенно четвертый - начинают активный процесс значительно раньше и имеют более четкую специфичность своих экспоненциальных кривых. Это свидетельствует о том, что зародышевая структура колеоптиля и первого-третьего листьев, сформированных на материнском растении, имеют некоторую специфичность своих первичных ростовых реакций.

В полной темноте (рис. 2) морфогенез проростка имеет совершенно иную картину. Прежде всего, колеоптиль активно растет в течение всех 192 часов эксперимента, в то время как эпикотиль и листовые структуры зародыша имеют явно "ингибированный" рост, при этом степень ингибирования существенна. Однако тип роста этих структур сохранялся как и на свету. Четвертый зародышевый лист и в этих условиях до 48 часов проявляет ростовую активность и только затем снижает ее, переходя на явный параболический рост.

Для изучения оптических свойств тканей выделены три зоны колеоптиля: верхняя, средняя и нижняя (Касаткин, 2001). Спектральные характеристики этих зон оценивались через 24, 48 и 120 часов, т.е. в те временные интервалы, которые соответствуют наиболее активному переходу его роста.

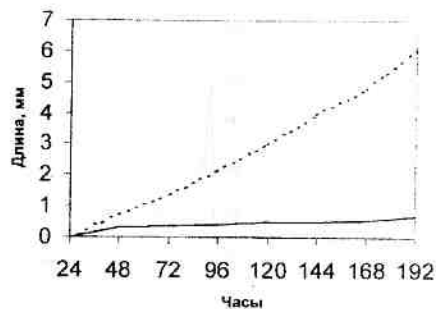
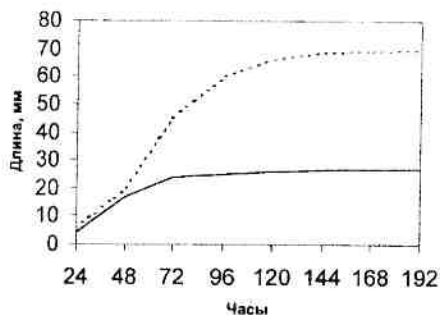
Установлено, что через 24 часа роста колеоптиля на свету спектры верхней и нижней частей имеют достаточно близкие характеристики, незначительные различия которых касаются в основном синей области света: 370-490 нм (рис. 3). Эта область спектра соответствует спектрам поглощения рибофлавина, β -каротиноидов и криптохрома, функционирование которых определяет фототропические реакции данной растительной структуры (Полевой, 1991; Christtie, 2001). В красной области для тканей основания отмечена область поглощения при 740-750 нм, что, возможно, связано с активной фитохромной системой.

Рост колеоптиля в последующие 24 часа существенно изменяет его светопоглощающую и светопроводящую характеристику (рис. 3). Так, верхушка колеоптиля повысила светопропускающую способность в ультрафиолетовой - до 100, синей - до 40-60%, желто-зеленой - до 60-75% и красной области спектра - до 55%. При этом кривая светопропускания имеет явное выражение зоны поглощения фотосинтетических пигментов в области 430 и 680 нм. Эти зоны поглощения соответствуют и спектру базальной части колеоптиля. Хотя ее общая светопоглощающая активность более существенна

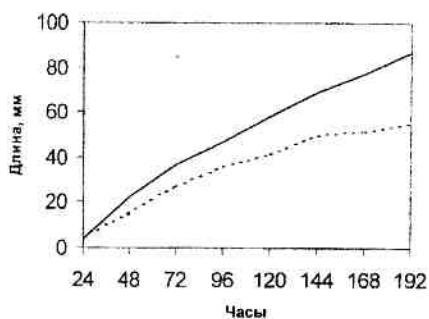
для участков спектра фотосинтетического аппарата. Совпадает и минимум светопропускания при 490 нм.

Последующий рост колеоптиля в течение 120 часов (рис. 3) изменял оптическую активность колеоптиля. Верхняя его структура практически потеряла четко выраженные спектры. Здесь наблюдаются небольшие максимумы поглощения при 410, 430, 490, 665 и 735 нм. Эти данные подтверждают хорошо известный факт, что в верхушке функционирует в основном фитохромная система (660 и 730 нм) и фототропин, который определяет поглощение тканей при 360, 450 и 475 нм, причем области 360 и 475 неустойчивы и подвержены значительным колебаниям (Neff, 2000; Galston, 2001; Swartz, 2001). В средней части колеоптиля спектральная характеристика не меняется, однако отмеченные в верхушке максимумы поглощения становятся более выраженными. В тканях средней части колеоптиля наблюдается смещение характерного поглощения при 680 нм в сторону более коротких лучей 530, 560, 590, 610, 655-680 нм. Данные изменения отмечают начало включения системы синтеза пигментов фотосинтетического аппарата, поскольку протохлорофиллы имеют максимумы поглощения 590-600, 620-650 нм, а изменение поглощения при 500, 550 и 650 нм характеризует образование оксид-радикала феофитина (Орт, 1987). В основании колеоптиля отмечается усиление поглощения в синей области спектра по сравнению с другими его областями. Появляется четко выраженный максимум поглощения при 410 нм, и ранее отмеченная (у 48-часовых колеоптилей) область поглощения 460-480 нм становится более выраженной и охватывает участок спектра 430-480 нм. Небольшой максимум поглощения сохраняется при 500 нм. Данные участки спектра принадлежат ксантофиллам, которые характеризуются поглощением при 438 (неоксантин), 442 (виолаксантин), 445 нм (лютеин) (Брандт, 1967). Пигменту каротин соответствует область поглощения при 452 нм. В красной области спектра появляются два максимума поглощения при 600 и 620 нм. Область поглощения при 670 нм становится более широкой и охватывает диапазон длин волн 670-700 нм. Четче обособляется область 750-780 нм, а в участке более длинных волн появляются два максимума при 790 и 810 нм.

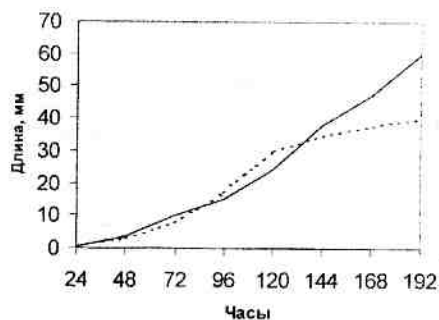
В условиях темноты оптические свойства тканей различных участков колеоптиля меняются по сравнению с выращенными на свету. Через 24 часа (рис. 4) отмечаются небольшие максимумы поглощения вновь при 410, 430, 490, 520-530 и 730 нм, что свидетельствует о присутствии рибофлавина, каротиноидов, криптохромов и фитохромной системы (Hughes, 1999). Через 48 часов в базальной части колеоптиля наблюдаются более выраженные, чем 24 часа назад, максимумы поглощения при 400, 410, 430, 490, 510 и 690 нм (рис. 4), что говорит о независимости образования данных пигментных систем от присутствия светового фактора. В средней части колеоптиля сохраняются максимумы при 440, 500 нм и появляется максимум поглощения 740-750 нм. В нижележащих от верхушки участках колеоптиля четко выражен максимум при 450 нм. В самой верхушке наблюдаются максимумы 440, 500, 665 нм.



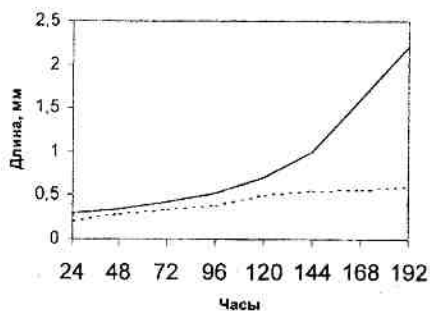
Рост 1-го листа



Рост 2-го листа



Рост 3-го листа



Рост 4-го листа

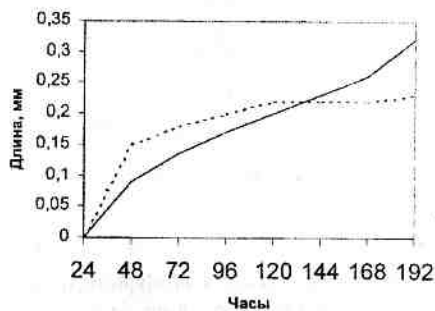
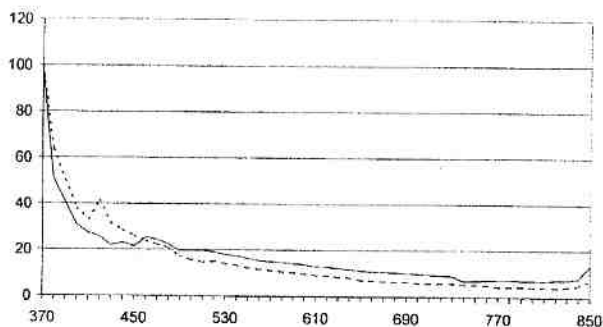
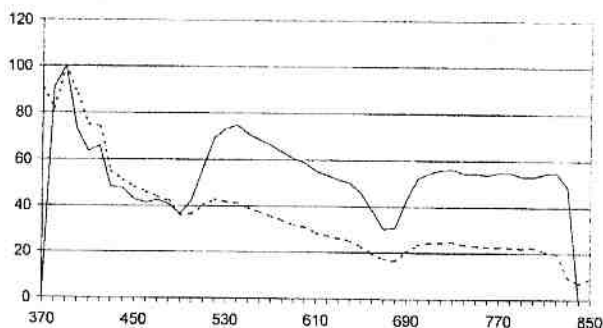


Рис. 2. Изменение ростовой активности органов проростка пшеницы
 — Свет, — Темнота



48 часов



120 часов

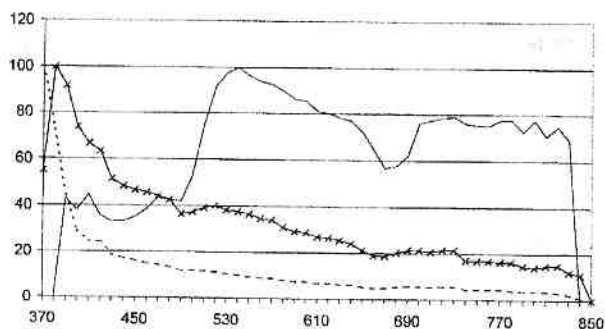
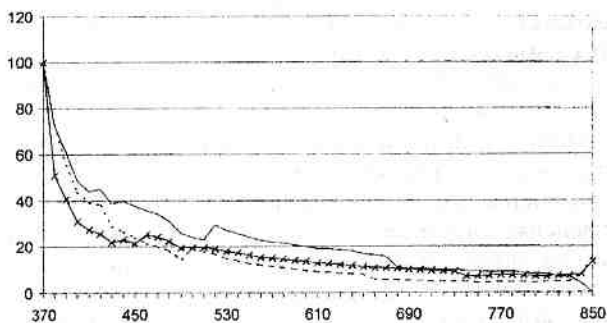


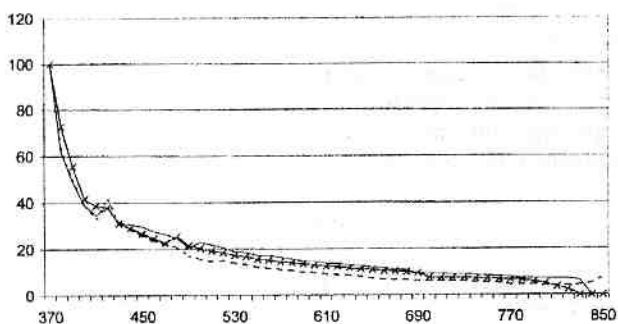
Рис. 3. Спектральные коэффициенты пропускания колеоптиля, выращенного на свету по оси абсцисс — длина волны, нм; по оси ординат — процентное пропускание света, %
Части колеоптиля: — Основание, — \times — Средняя часть, - - - - - Верхушка

Через 120 часов с момента прорыва зародышем семенной оболочки в базальной части колеоптиля доля поглощенного света в синих лучах растет по сравнению с другими участками спектра. Здесь наблюдаются максимумы при 440,

24 часа



48 часов



120 часов

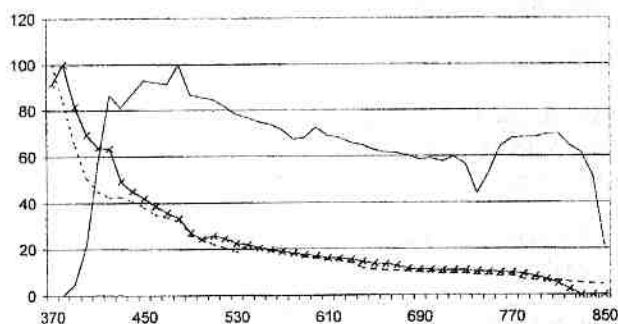


Рис. 4. Спектральные коэффициенты пропускания колеоптиля, выращенного в темноте
по оси абсцисс – длина волны, нм; по оси ординат – процентное пропускание света, %
Части колеоптиля: — Основание, —×— Средняя часть ----- Верхушка

480, 500 нм (рис. 4). В желто-зеленой области спектра обособляется слабо выраженный максимум при 590 нм. В красной области спектра хорошо различимым становится максимум поглощения при 740 нм. В средней части колеоптиля спектральные свойства тканей характеризуются наличием максимумов поглощения при 420, 440, 470 и 770 нм. В верхушке наблюдается наличие максимумов при 430, 530, 640 и 780 нм.

Таким образом, изменение оптических характеристик тканей колеоптиля соответствует созданию определенного спектрального режима в продольном направлении оси проростка, что позволяет в условиях освещенности формировать нормальный листовой ряд. Выявлена связь между ростом элементов зародышевых метамеров в главной почке проростка с изменением спектральных свойств колеоптиля на свету и в темноте. Наличие сходных спектральных характеристик тканей колеоптиля, выращенных на свету и в темноте, показывает особую значимость в росте и фотосинтезе желтых пигментов. Колеоптиль, прекращая рост на свету, сохраняет функцию светопроводимости и обеспечивает возможность поступления света спектрального состава, соответствующего ростовым реакциям (400-500 и 740 нм) и фотосинтезу (430, 450 680 нм). В полной темноте, активируя собственные ростовые зоны, колеоптиль существенно ингибирует последовательность роста, формирование листьев проростка. Различие спектральных характеристик по зонам колеоптиля позволяет выявить зоны восприятия, проведения и реализации светового потока.

Литература

Брандт А.Б., Тареева С.В. Оптические параметры растительных организмов. М., 1967. 302 с.

Касаткин М.Ю., Быховцев Б.Г. Организация светопроводящих клеточных структур колеоптиля пшеницы //Вестник Башкирского университета. 2001. №2(II). С. 76-78.

Орт Д., Говинджи, Уитмарш Дж. и др. Фотосинтез: В 2-х т. Т. 1. М., 1987. 728 с.

Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. Л., 1991. 240 с.

Christie J.M., Briggs W.R. Blue light sensing in higher plants //Journal Biol. Chem. 2001. Vol. 276. №15, P. 11457-11460

Galston A.W. A tale of two pigments //Plant Physiol. 2001. Vol. 126. №5. P. 32-34

Hughes J., Lamparter T. Prokaryotes and phytochrome. The connection to chromophores and signaling. //Plant Physiol. 1999. Vol. 121. №12. P. 1059-1068

Neff M.M., Fankhauser C., Chory J. Light: an indicator of time and place. //Gene Develop. 2000. №14, P. 257-271

Swartz T.E., Corchnoy S.B., Christie J.M. The photocycle of a flavin-binding domain of the blue light photoreceptor phototropin //Journal Biol. Chem. 2001. 276. №39. P. 36493-36500

ИНТЕНСИВНОСТЬ ФИКСАЦИИ $^{14}\text{CO}_2$ ЛИСТЬЯМИ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОДЕРЖАНИЯ В НИХ АЗОТА

Н.А. Алешина, А.М. Григорьев, Е.И. Жанабекова, В.А. Кумаков
Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока

Интенсификация современного растениеводства включает в себя необходимость применения высоких доз минеральных удобрений для получения стабильного гарантированного урожая. Однако неоправданно высокие дозы удобрений, особенно азотных, могут привести к значительным его потерям как в количественном, так и в качественном выражении. В связи с этим возникает проблема изучения взаимосвязи между процессом фотосинтеза и обеспеченностью растений азотом на уровне органа и целого растения. Существует теория (Gastal, Lemaire, 2002), согласно которой критическая концентрация азота в растении определяется как минимальная концентрация азота, позволяющая обеспечить наивысшую скорость роста. При недостаточном содержании азота в почве его поглощение растениями будет зависеть от доступности его для корневой системы растения. При оптимальном содержании азота в почве его поглощение растениями будет определяться внутренними процессами, важнейшим из которых является фотосинтез, определяющий, в конечном счете, рост и продуктивность растения. Предполагается также, что существует оптимальное содержание азота в листе, при котором фотосинтетическая активность в расчете на единицу азота листа (эффективность азота) становится наибольшей. (Hirose, Wergev, 1987). В связи с этим представляет интерес изучение зависимости интенсивности фотосинтеза от азотного статуса и некоторых других параметров листьев яровой пшеницы разного яруса.

Материал и методика

Для решения поставленной задачи применялась оригинальная методика, позволяющая во всех опытах осуществлять параллельный учет интенсивности фотосинтеза листьев и содержания в них азота (общий азот). Применение ассимиляционных камер-домиков позволяет определять радиометрическим методом интенсивность фиксации углекислого газа одновременно у большого количества растений. (Васильчук и др., 2000).

Исследования проводились в 2001-2002 годах на полях пристанционного севооборота НИИСХ Юго-Востока. В качестве объекта исследования были взяты сорта Саратовская 58 (стандарт, более засухоустойчивый) и Прохоровка (менее засухоустойчивый) в момент окончания роста листьев в фазы 3, 5, 7 листа. Учитывались следующие показатели: интенсивность фиксации $^{14}\text{CO}_2$, содержание азота, содержание воды, содержание хлорофилла и сухая масса.

Результаты и обсуждение

Поставленный нами эксперимент являлся продолжением и вместе с тем качественно новым этапом в исследовании физиологии продукционного процесса, проводимого в лаборатории физиологии растений НИИСХ Юго-Востока в течение многих лет. В наших ранних работах (Котляр, Кумаков, 1983) было предложено за основу характеристики обеспеченности растений азотом взять содержание общего азота в разных органах пшеницы в определенные фазы развития, так как содержание доступных форм азота в почве есть величина крайне динамичная. Именно эта величина и принималась во внимание при анализе хода продукционного процесса, в частности, для характеристики основных показателей фотосинтетической деятельности при накоплении и распределении биомассы в растениях яровой пшеницы. Было отмечено, что при хорошей влагообеспеченности ухудшение азотного питания в связи с характером предшественника и сложившимися условиями ведет к значительному снижению массы и площади листьев, некоторому снижению содержания в них азота, а также к уменьшению доли листьев в общей массе побега в конце вегетативной фазы развития. В силу этого площадь листьев становится меньше, снижается листовой индекс и посев осветляется.

В итоге, величины чистой продуктивности оказываются значительно выше, чем при том же уровне увлажнения, но при хорошей обеспеченности азотом, а, следовательно, при мощном развитии листовой поверхности. Иными словами, косвенное отрицательное действие на фотосинтез ценотических взаимодействий, то есть затенения растений, оказывает значительно более сильное влияние на величину производительности единицы ассимиляционного аппарата, чем прямое действие более низкого содержания азота на эту величину.

В связи с этим, в эксперименте проводилось прямое определение интенсивности фиксации углекислого газа (A) при одновременном определении содержания азота (N), воды (Aq) и хлорофилла (Ch) в листе верхнего яруса в момент завершения его линейного роста. Исследования 2001 года показали, что снижение содержания азота в самых верхних (на момент взятия пробы) листьях не влечет за собой непосредственного изменения их интенсивности фотосинтеза, тогда как динамика остальных параметров - очевидна (табл. 1). Это может быть связано с различными внешними факторами, влияющими на формирование самого листа, в частности, с неравномерностью естественного освещения.

Таблица 1. Основные параметры состояния 3, 5, 7 листьев яровой пшеницы в момент окончания их роста (в среднем по 2 сортам, 2001 г.)

Ярус	3 лист	5 лист	7 лист
Показатели			
Активность, имп/100 мг сух.м.	4407,60 ± 45,2	3185,40 ± 194,20	3188,00 ± 562,4
Содержание азота, мг/100 мг сух.м.	4,14 ± 0,13	3,61 ± 0,13	3,25 ± 0,02
Вода, мг/100мг сух.м.	81,6 ± 0,17	78,75 ± 0,35	69,63 ± 0,4
Хлорофилл, мг/100 мг сух.м.	-	0,74 ± 0,014	0,91 ± 0,002
Сухая масса, мг	15,37 ± 0,13	25,38 ± 3,18	66,65 ± 13,88

Несмотря на существование определенной связи между исследуемыми параметрами (Tolley-Henry, Raper, 1986), в данном эксперименте непосредственно прямого влияния азотного статуса листа на интенсивность его фотосинтеза мы не обнаружили. Нами рассчитана эффективность единицы азота для основных изучаемых факторов, таких как отношения интенсивности фиксации углекислого газа, содержания хлорофилла и биомассы органа к содержанию азота (табл. 2). Соотношение A/N для каждого из листьев достоверно различается, однако разница между ними невелика, что может говорить об определенном постоянстве этого показателя для листа в период его максимального роста.

Таблица 2. Отношение интенсивности фиксации углекислого газа, содержания хлорофилла, биомассы к содержанию азота в листьях яровой пшеницы 3, 5, 7 ярусов в момент окончания их роста (в среднем по 2 сортам, 2001 г.)

Параметры	3 лист	5 лист	7 лист
A/N	1066, 57 ± 21,3	886,54 ± 84,61	983,26 ± 177,86
Ch/N	-	0,20 ± 0,002	0,28 ± 0,001
C/N	24,21 ± 0,73	27,77 ± 0,96	30,82 ± 0,14

Исследование показало, что для достоверной количественной характеристики связи содержания азота и интенсивности фотосинтеза листа необходимо проведение лабораторных и вегетационных экспериментов как в почвенной, так и в водной культуре. Необходимыми условиями таких опытов являются интенсивность света, не лимитирующая фотосинтез, а также моделирование азотных фонов, обеспечивающих различное содержание азота в листе.

Васильчук Н.С., Евдокимова О.А., Захарченко Н.А., Кумаков В.А., Поздеев А.И., Чернов В.К., Шер К.Н. Некоторые приемы и методы физиологического изучения сортов зерновых культур в полевых условиях // Саратов, 2000. 54 с.

Котляр Л.Е., Кумаков В.А. Источники поступления азота в зерно яровой пшеницы // Физиология растений, 1983. Т.30. № 4. С. 744-752.

Gastal F, Lemaire G N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. // J Exp Bot 2002 Apr; 53(370). P. 789-799.

Hirose Tadaki, Werger Marinus J. A. Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a Solidago altissima stand // Physiol. Plant, 1987. V.70, № 2. P.215-222.

Tolley-Henry L, Raper CD Jr. Expansion and photosynthetic rate of leaves of soybean plants during onset of and recovery from nitrogen stress. // Bot. Gaz. 1986. Dec; 147(4). P. 400-406.

СОДЕРЖАНИЕ

ФЛОРИСТИКА

<i>И.В. Шилова, Т.Б. Решетникова, А.В. Панин</i> Новые флористические находки в Саратовской области	3
<i>М.А. Березуцкий, А.В. Панин, И.В. Скворцова</i> О находках редких и охраняемых растений на железнодорожных насыпях Правобережья Саратовской области	5
<i>Ю. И. Буланый, Ю. В. Родионова</i> О некоторых редких растениях Саратовского Левобережья.....	7
<i>В.В. Маевский, М.Х. Бояков, В.М. Трунова, М.М. Хаджаев</i> Заносные виды в агрофитоценозах Саратовской области	9
<i>И.В. Шилова</i> Флора северной части Саратовского Правобережья: биоморфологическая структура	10
<i>А.В. Панин</i> Анализ флоры естественных местообитаний города Саратова.....	13
<i>Е.А. Архипова</i> Флора лесополос окрестностей села Сухой Карабулак Базарно-Карабулакского района Саратовской области	17
<i>Т.Б. Решетникова</i> Некоторые материалы к флоре и растительности Петровского района Саратовской области	21

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКА

<i>В.А. Болдырев</i> Дубовые леса Саратовского Правобережья	25
<i>М.В. Степанов, В.А. Болдырев</i> Современное состояние лесной растительности на песчаных почвах в Саратовском Правобережье.....	28
<i>М.А. Ревякин</i> Популяционная организация дубовых древостоев Правобережья Саратовской области	40
<i>М.А. Козаченко</i> Особенности естественного возобновления под пологом леса и на вырубках в дубовых лесах Вязовского лесхоза Саратовской области	43
<i>С. А. Невский</i> Антропогенная динамика экосистем нагорных лесов Саратовского Правобережья (на примере лесов Ширококарамышского лесхоза)	46
<i>С.В. Кабанов, И.А. Раздвинцов</i> Состояние сосняков Базарно-Карабулакского	

лесхоза, подвергшихся воздействию корневой губки	54
<i>О.Н. Торгашкова</i> Основные закономерности формирования и реализации банка семян в лесах Саратовского Правобережья	60
<i>С.И. Гребенюк</i> Растительность солонцов Саратовского Заволжья.....	67
<i>О.Н. Давиденко, С.И. Гребенюк</i> Галофильная растительность долины р. Елшанки	74
<i>В.В. Пискунов, Т.Н. Давиденко</i> Структура растительных сообществ на участках гнездования обыкновенного соловья в лесопарковой зоне г. Саратова	77
<i>В.В. Пискунов, О.Н. Давиденко</i> Характеристика растительных сообществ на индивидуальных участках самцов просянки в южной части Приволжской возвышенности	89
<i>В.В. Аникин</i> Пищевые связи молей чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) в семействах гречишных (Polygonaceae), свинчатковых (Plumbaginaceae), тамариковых (Tamaricaceae), крестоцветных (Brassicaceae), злаковых (Poaceae) на территории Нижней Волги	97

ОХРАНА РАСТЕНИЙ

<i>Е.А. Архипова, М.А. Березуцкий, А.П. Забалуев, Ю.В. Матусевич, Л.А. Серова</i> О находках популяций видов сосудистых растений, занесенных в Красную книгу Саратовской области, на территории национального парка "Хвалынский"....	101
<i>И.В. Шилова, В.И. Горин</i> Приуроченность охраняемых растений зональных сообществ Базарно-Карабулакского и Балтайского районов Саратовской области к местообитаниям	109
<i>Т.Б. Решетникова, А.С. Кашиш</i> К вопросу изучения и охраны редких, исчезающих растений флоры Базарно-Карабулакского района Саратовской области	118
<i>А.П. Забалуев</i> Ресурсы лекарственных растений Пугачевского района Саратовской области	121

ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ

<i>С.В. Арестова, Е.А. Арестова</i> Опыт интродукции <i>Pinus ponderosa</i> Dougl. в дендрарии НИИСХ Юго-Востока.....	128
---	-----

<i>С.В. Арестова, И.В. Антонова</i> Особенности цветения и плодоношения некоторых видов рода <i>Viburnum</i> L.	130
<i>С.В. Барышникова</i> Рост и развитие семян рододендрона японского в условиях Нижнего Поволжья	133
<i>С.В. Барышникова, Г.И. Науменко, О.В. Францева, А.А. Неловко</i> Опыт размножения некоторых декоративных деревьев и кустарников зелеными черенками.....	138
<i>Г.Н. Заигралова</i> Цветение и плодоношение лиственных деревьев и кустарников Северной Америки.....	143
<i>Т.Н. Шакина</i> Предварительные итоги интродукции гладиолуса гибридного..	146
<i>Л.В. Колесникова, И.В. Шилова</i> Сезонное развитие <i>Astragalus dasyanthus</i> Pall. в условиях г. Саратова.....	152
<i>К.Е. Крайнов</i> Обзор злаков флоры Правобережья Саратовской области с целью выявления видов пригодных для выращивания на газонах.....	155
<i>О.А. Егорова</i> Особенности прорастания семян некоторых видов рода <i>Cerastium</i> L.	157
<i>Т.А. Савина</i> Предварительные итоги размножения клематисов зелеными черенками.....	160
<i>Т.Ф. Зайкина, Т.С. Овсянникова</i> Интродукция некоторых сортов лилий азиатских гибридов в условиях Нижнего Поволжья	163
<i>В.В. Маевский, З.Д. Ляшенко, Н.В. Назарова, Н.С. Куркин, М.Х. Бояков</i> Интродукция нетрадиционных культур в зоне Нижнего Поволжья	166

МИКОЛОГИЯ

<i>В.Е. Никитина, Н.А. Маринина, В.А. Болдырев, Р.А. Озерова</i> Характеристика ряда дикорастущих штаммов вешенки с целью их использования в практическом грибоводстве	169
<i>В.Е. Никитина, Р.А. Озерова, О.М. Цивилева</i> Особенности роста мицелия <i>Lentinus edodes</i> на различных средах	176

ГЕНЕТИКА И ЦИТОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

- Н.А. Шишкинская, О.И. Юдакова Новый подход к использованию антоморфологического метода для диагностики апомиксиса у злаков180
- А.Н. Завалишина, В.С. Тырнов Получение форм кукурузы с замещенной цитоплазмой методом андрогенеза *in vivo*187
- Н.В. Апанасова, В.В. Титовец Цитоэмбриологическое изучение проявления апомиксиса у кукурузы линии АТ-3 после опыления194
- Ю.В. Смолькина Особенности развития завязей у партеногенетических линий кукурузы без опыления197
- А.С.Кашин, Ю.А. Демочко, М.И. Цветова Характер нарушений в мужской генеративной сфере в двух популяциях агамного комплекса *Pilosella*201
- Т.А. Алаторцева, В.С. Тырнов Гормоннезависимое проявление эмбриогенеза *in vitro* у партеногенетической линии кукурузы207
- Н.Г. Геворгян Предрасположенность к полиэмбрионии сортов мягкой пшеницы саратовской селекции211
- А.Ю. Колесова, О.Л. Госенова, Н.Х. Еналеева Характеристика пыльцы у тетраплоидных и гипотетраплоидных форм табака, полученных на основе десциантического мутанта *Dsyl*215
- М.И. Цветова, Л.А. Эльконин Различия в проявлении мутации доминантной мужской стерильности у сорго в разных генотипах220
- С.Ю. Белашов, А.Ю. Колесова, Н.Х. Еналеева Морфометрические показатели элементов гинецея у форм табака с коротким жизненным циклом.....229
- О.Л.Госенова, Т.А.Алаторцева, Е.А.Киреев Асимбиотическое семенное размножение орхидей в культуре *in vitro*, на примере *Ludisia discolor* (Ker-Gawl) Rich.234

ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ

- Н.Х. Еналеева Об экспериментальном подходе к решению проблемы эволюции мегагаметофита покрытосеменных растений237
- А.С. Кашин, В.Э. Анфалов, Ю.А. Демочко Исследование аллозимной изменчивости в половых и апомиктичных популяциях *Taraxacum* и *Pilosella*

(Asteraceae): полиморфизм по пероксидазе, супероксиддисмутазе, тирозиназе и эстеразе	245
--	-----

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

<i>О.В. Францева, В.А. Стивак</i> Реакция пигментов фотосинтетического аппарата листьев укореняющихся брахибластов <i>Ginkgo biloba</i> L. на факторы внешней среды	261
<i>В.А. Стивак, Т.Н. Семихина, А.Б. Халтурин</i> Ростовые реакции проростков как оценочные показатели действия гербицидов	267
<i>Е.К. Щеглова, С.А. Степанов</i> Донорно-акцепторные отношения метамеров побега в онтогенезе пшеницы	274
<i>С.А. Степанов</i> Развитие конуса нарастания и листьев зародыша зерновок разных частей колоса пшеницы	280
<i>М.Ю. Касаткин, Б.Г. Быховцев</i> Оптические свойства колеоптиля пшеницы	284
<i>Н.А. Алешина, А.М. Григорьев, Е.И. Жанабекова, В.А. Кумаков</i> Интенсивность фиксации $^{14}\text{CO}_2$ листьями яровой пшеницы в зависимости от содержания в них азота	291
Содержание	295

Научное издание

Бюллетень Ботанического сада Саратовского
государственного университета

Выпуск 2

Оригинал-макет изготовлен А.В. Паниным

Н/К

ЛР № 010110 от 6.03.97

Подписано к печати 18.04.2003. Формат 60 x 84 1/16
Отпечатано на ризографе. Усл. печ. л. 18,75 Тираж 500. Заказ 95.

Отпечатано в типографии ООО "Тироль"
410020, г. Саратов, ул. Чернышевского, 203.