АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ

СВЕРДЛОВСК ■ 1977

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА,
ВЫП. 7

СВЕРДЛОВСК, 1977

УДК 581.1; 581.4; 581.5

Геоботаника, экология и морфология растений на Урале. Сб. статей. Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Сборник статей отражает результаты исследований в области геоботаники, экологии, морфологии растений и смежных разделов ботаники, проведенных в последнее время в различных научных учреждениях Урала и главным образом в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Книга рассчитана на научных работников, аспирантов и студентов высших учебных заведений.

Ответственный редактор **П. Л. Горчаковский**

© УНЦ АН СССР, 1977

Г $\frac{21006-826}{055(02)7}$ 19—1977

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ · 1977

П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ, Н. Н. НИКОНОВА, Т. В. ФАМЕЛИС, М. И. ШАРАФУТДИНОВ

ОПЫТ КРУПНОМАСШТАБНОГО КАРТИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ СРЕДНЕГО УРАЛА

Лаборатория экологии растений и геоботаники Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР совместно с лабораторией географии и картографии растительности Ботанического института АН СССР занималась в последние годы (Горчаковский и др., 1975) подготовкой макета уральской части карты растительности европейской территории СССР (авторский оригинал в масштабе 1 : 1 000 000, публикация в масштабе 1 : 2 500 000). При этом были использованы результаты многолетних исследований растительного покрова Урала и материалы лесоустройства. Кроме того, в процессе работы специально составлялись крупномасштабные ключевые геоботанические карты. Одна из таких ключевых карт была составлена для участка южной тайги низкогорной части Среднего Урала.

Проводя картирование растительности (масштаб 1 : 25 000) на ключевом участке в южной тайге Среднего Урала, авторы ставили перед собой следующие задачи:

1. Выявить характерные черты растительного покрова.

2. Сопоставить материалы лесоустройства и результаты изучения растительности методами геоботаники, чтобы выяснить возможности и пути использования и трансформации лесоустроительных данных при составлении геоботанических карт.

3. Разработать способы показа на крупномасштабной геоботанической карте структуры и закономерностей распределения растительного покрова низкогорной южной тайги.

Согласно тектонической схеме (Геология СССР, 1969), ключевой участок находится в пределах Восточно-Уральского поднятия. Здесь преобладают кислые горные породы гранитовой формации.

Рельеф холмисто-увалистый с высотами 220—500 *м* над ур. м. Увалы вытянуты в соответствии с ориентировкой местных геологических структур и разделены продольными депрессиями эрозионного и эрозионно-тектонического происхождения. На территории участка развита сеть мелких речек, впадающих в крупное озеро.

Климат района континентальный, средняя температура января —14,6°, июля +17,2°. Годовая сумма среднесуточных температур выше 10° равна 1577°, безморозный период 89 дней, среднее годовое количество осадков 426 *мм*, наибольшая их часть приходится на летний период (Справочник по климату СССР, 1968).

В распределении почв наблюдается ясная зависимость от рельефа местности. На плоских вершинах невысоких увалов, пологих склонах,

а также в хорошо дренируемых понижениях распространены дерново-палево-подзолистые почвы. На покатых склонах и в нижних частях крутых склонов преобладают бурые неоподзоленные и оподзоленные лесные почвы. С вершинами и верхними частями крутых склонов связаны неполноразвитые маломощные бурые лесные почвы.

Район исследований расположен в полосе горных южнотаежных (преимущественно сосновых) лесов восточного склона Среднего Урала.

На территории ключевого участка преобладают сосновые (38%), а также мелколиственные леса — березовые и осиновые, большей частью производные от сосновых (41%). Меньшую площадь занимают темнохвойные леса (11,4%), липовые, производные от липово-сосновых (0,4%), болота (7%), луга и прибрежно-водная растительность.

Приводимая в статье характеристика растительности ключевого участка основывается на результатах полевых исследований с учетом материалов лесоустройства и литературных данных, относящихся к смежным с этим участком районам (Милованович, 1928; Горчаковский, 1954, 1956; Коновалов, 1950; Коновалов, Куклина, 1964; Зубарева, 1967).

СОСНОВЫЕ ЛЕСА

Формация сосновых лесов (доминант *Pinus silvestris*) представлена на ключевом участке четырьмя группами ассоциаций (сосняками сложными, травяными, зеленомошными, травяно-болотными и сфагновыми).

Сосняки сложные. Сосняк с липовым подлеском вейниковый. Занимает пологие склоны. Почва дерново-палево-подзолистая супесчаная щебнистая, часто с выходами горных пород на поверхность. Древостой I класса бонитета, с господством сосны, небольшой примесью березы бородавчатой (*Betula verrucosa*) и еще меньшим — лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii*). Подлесок густой (проективное покрытие 80%), главным образом из липы, растущей здесь в виде кустарника. Состав этого яруса: сор.$_2$ — *Tilia cordata*, sp. — *Sorbus aucuparia* и *Cytisus ruthenicus*. Травостой хорошо развитый (проективное покрытие 80%), в нем преобладают сор.$_2$ — *Calamagrostis arundinacea*, сор.$_1$ — *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*. Моховолишайниковый покров не выражен, лишь на коре деревьев в прикомлевой части стволов встречается лишайник *Parmelia physodes*.

Сосняки травяные. Сосняк коротконожково-разнотравный. Встречается на ровных возвышенных местоположениях и пологих склонах. Почва дерново-палево-среднеподзолистая супесчаная. В древостое (II класс бонитета), кроме сосны, присутствуют *Betula verrucosa*, *Larix sukaczewii*. Кустарниковый ярус (покрытие 60%) образуют сор.$_1$ — *Cytisus ruthenicus*, sp. — *Sorbus aucuparia*, sol. — *Rubus idaeus*. В травяном покрове (покрытие 70%) преобладают сор.$_2$ — *Brachypodium pinnatum*, сор.$_1$ — *Calamagrostis arundinacea*, из разнотравья — сор.$_1$ *Antennaria dioica*, *Vaccinium vitis-idaea*. Мохово-лишайниковый ярус отсутствует.

Сосняк разнотравно-вейниковый. Занимает склоны различной экспозиции. Древостой II класса бонитета из сосны и березы бородавчатой. В кустарниковом ярусе преобладают сор.$_1$ — *Sorbus aucuparia* и *Cytisus ruthenicus*. Травостой густой (покрытие 80%) из сор.$_2$ — *Calamagrostis arundinacea*, сор.$_1$ — *Lathyrus vernus* и др. Мхи и лишайники встречаются редко, самостоятельного яруса не образуют.

Сосняки зеленомошные. Сосняк бруснично-ракитниковый. Характерные местоположения — вершины увалов и верхние части крутых склонов. Почва бурая, неоподзоленная, с близким залеганием каменных глыб, иногда с выходом их на поверхность. Древостой обычно чистый сосновый, III класса бонитета. Подлесок средней густоты, преимущественно из сор.$_2$ — *Cytisus ruthenicus*. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 60%) фон создают сор.$_2$ — *Vaccinium vitis-idaea*, сор.$_1$ — *V. myrtillus* и *Calamagrostis arundinacea*. Мохово-лишайниковый ярус одевает 40% поверхности почвы, в его составе преобладают сор.$_2$ — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, сор.$_1$ — *Cladonia amaurocraea*.

Сосняк брусничный. Занимает довольно крутые склоны и возвышенные местоположения. Почва бурая, неполноразвитая, супесчаная, щебнистая, на продуктах выветривания массивно-кристаллических горных пород, часто с выходами каменных глыб на поверхность. Древостой почти чистый сосновый II класса бонитета. Подлесок средней густоты (покрытие — 40—60%) из сор.$_1$—сор.$_2$ — *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, sp.—сор.$_1$ — *Juniperus communis*, *Cytisus ruthenicus*. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 60%) значительная роль принадлежит сор.$_2$ — *Vaccinium vitis-idaea*, sp.— *Linnaea borealis*, *Antennaria dioica*. Мохово-лишайниковый покров довольно редкий (покрытие 20—30%), в нем преобладают сор.$_1$—сор.$_2$ — *Pleurozium schreberi* и *Cladonia rangiferina*.

Сосняк черничный. Встречается в нижних и средних частях склонов, а также на выровненных поверхностях невысоких гряд и холмов. Почва бурая, лесная, оподзоленная. Древостой II класса бонитета из сосны с примесью ели сибирской и березы бородавчатой. Подлесок средней густоты (проективное покрытие 40%) из sp.—сор.$_1$ — *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, *Rubus idaeus*. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 80%) преобладают сор.$_2$ — *Vaccinium myrtillus*, сор.$_1$ — *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*. Мохово-лишайниковый покров не развит.

Сосняки травяно-болотные. Сосняк осоковый. Занимает пониженные увлажненные места. Древостой IV класса бонитета из сосны. В кустарниковом ярусе sol. — *Sorbus aucuparia*. Травяной покров (покрытие 70%) беден по составу, его характерные компоненты сор.$_2$ — *Carex globularis*, сор.$_1$ — *Rubus chamaemorus*, *Calamagrostis lanceolata*. Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 10%) образуют сор.$_1$ — *Polytrichum commune*, sp. — *Sphagnum* sp.

Сосняки сфагновые. Сосняк багульниково-сфагновый. Располагается в пониженных местах с обильным застойным увлажнением. Почва торфяно-болотная. В древостое V класса бонитета преобладает сосна, примесь образуют ель и береза пушистая. Кустарниковый ярус из сор.$_1$ — *Ledum palustre*. Травяно-кустарничковый покров фрагментарный из сор.$_1$ — *Vaccinium vitis-idaea*, sp.—сор.$_1$ — *Comarum palustre*, *Equisetum silvaticum* и других видов. Моховой покров хорошо развит (покрытие 50%), преобладают виды сор.$_2$ — *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum*.

ТЕМНОХВОЙНАЯ ТАЙГА

В районе исследований темнохвойная тайга представлена еловопихтовыми и пихтово-еловыми лесами — сложными, травяными, зеленомошными, долгомошными, долинными и сфагновыми.

Елово-пихтовые леса сложные. Елово-пихтовый лес с липовым подлеском разнотравный. Занимает шлейфы крутых и покатых склонов. Почва бурая лесная, суглинистая, обогащенная мелкоземом, но нередко с выходом каменных глыб на поверхность. Древостой (II класс бонитета) состоит из пихты и ели с единичной примесью сосны и березы бородавчатой. В кустарниковом ярусе (покрытие 40%) доминирует cop.$_1$—cop.$_2$ — *Tilia cordata*, менее обильны sp. — cop.$_1$ — *Sorbus aucuparia*, sp. — *Cytisus ruthenicus*, sol. — *Daphne mezereum*. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит (покрытие 80%), богат по видовому составу, в нем преобладают cop.$_2$ — *Calamagrostis arundinacea*, cop.$_1$ — *Brachypodium pinnatum*, *Aegopodium podagraria*, sp.—cop.$_1$ — *Vaccinium myrtillus*, *Majanthemum bifolium*, *Carex macroura*. Характерно присутствие некоторых видов неморального флористического комплекса: sol. — *Asperula odorata*, *Pulmonaria officinalis* ssp. *obscura*.

Елово-пихтовые леса травяные. Елово-пихтовый лес костяничный. Встречается на пологих склонах с суглинистыми относительно богатыми дерново-палево-подзолистыми почвами. Основу древостоя (II класс бонитета) составляют пихта сибирская и ель сибирская с небольшой примесью сосны и березы бородавчатой. Подлесок редкий (покрытие 20%), состоит из sp.—cop.$_1$ — *Juniperus communis*, *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 60%) из cop.$_2$ — *Rubus saxatilis*, cop.$_1$ — *Solidago virgaurea*, *Geranium silvaticum*. sp. — *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Vicia sepium*, *Lathyrus vernus*, *Fragaria vesca*, *Melampyrum pratense* и др. Единично встречаются виды неморального комплекса: sol. — *Asarum europaeum*, *Actaea spicata*, *Pulmonaria officinalis* ssp. *obscura*. Моховой покров редкий (покрытие 20%), в нем наиболее обычны sp.—cop.$_1$ — *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

Пихтово-еловый лес кислично-разнотравный. Занимает выровненные местоположения, пологие нижние части склонов с суглинистыми щебнистыми почвами. Древостой II класса бонитета из ели сибирской со значительным участием пихты сибирской и небольшой примесью сосны и березы бородавчатой. В кустарниковом ярусе (покрытие 30%) cop.$_1$ — *Sorbus aucuparia*, sp.— *Rubus idaeus*. Травяно-кустарничковый ярус умеренно развит (проективное покрытие 60%), фон создают cop.$_1$—cop.$_2$ — *Oxalis acetosella*, cop.$_1$ — *Aegopodium podagraria*, *Aconitum excelsum*, *Calamagrostis arundinacea*, sp. — *Fragaria vesca*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Aconitum excelsum*, *Thalictrum minus*, *Bupleurum aureum*, *Milium effusum*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria graminea*. Из видов неморального комплекса отмечены sol. — *Asarum europaeum*, *Asperula odorata*. Мохово-лишайниковый покров почти не развит, за исключением куртин мхов на валежнике и у основания древесных стволов.

Пихтово-еловые леса зеленомошные. Пихтово-еловый лес кислично-зеленомошный. Характерные места — пологие и покатые склоны увалов. Почвы суглинистые. Древостой из ели и пихты с примесью березы бородавчатой, III класса бонитета. Подлесок слабо развит. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 60%) преобладает cop.$_2$ — *Oxalis acetosella*, менее обильны sp. — *Majanthemum bifolium*, *Athyrium filix-femina*, *Aegopodium podagraria* и др. Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 40%) из cop.$_1$—cop.$_2$ — *Pleurozium schreberi*, sp.—cop.$_1$ — *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и др.

Пихтово-еловый лес травяно-зеленомошный. Располагается на ровных плоских вершинах холмов и на пологих склонах. Почва суглинистая, слабоподзолистая, щебнистая, часто с выходами каменных глыб на поверхность. Древостой III класса бонитета из ели со значительной примесью пихты и единичными экземплярами сосны и березы бородавчатой. Подлесок редкий и неравномерный, в его составе преобладают sp.—cop.$_1$ — *Sorbus aucuparia* и *Rosa acicularis*. Травяно-кустарничковый покров неравномерный, средней густоты (покрытие 70%) с доминированием cop.$_1$ — *Calamagrostis arundinacea*, *Oxalis acetosella*, sp. — *Aegopodium podagraria*, *Majanthemum bifolium*. Моховой покров хорошо развит (покрытие 40%), в нем преобладают cop.$_2$ — *Pleurozium schreberi*, sp.—cop.$_1$ — *Hylocomium splendens*, sp. — *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Пихтово-еловый лес крупнопапоротниковый. Развит в нижних частях склонов или в небольших низинах с близким уровнем грунтовых вод. Почвы глеевые, суглинистые. Древостой (III класс бонитета) из ели сибирской с примесью пихты сибирской и березы бородавчатой. Кустарниковый ярус (проективное покрытие 20%) из cop.$_1$ — *Sorbus aucuparia*, sp. — *Rubus idaeus*. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 70%) доминирует cop.$_2$ — *Athyrium filix-femina*, менее обильны sp. — *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella* и др. Единично встречаются неморальные и виды sol. — *Dryopteris filix-mas*, *Asarum europaeum*. В моховом покрове (покрытие 50%) преобладают cop.$_1$ — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, sp. — *Ptilium crista-castrensis*.

Пихтово-еловые и елово-пихтовые леса долгомошные. Пихтово-еловый лес чернично-долгомошный. Занимает слабо дренированные понижения, в начальных стадиях заболачивания. Почвы оторфованные, глеевые. В древостое IV класса бонитета преобладает ель, ей сопутствуют пихта, сосна и береза пушистая. Подлесок (покрытие 30%) слагают cop.$_1$ — *Ledum palustre*, *Sorbus aucuparia*, *Juniperus communis*. В травяно-кустарниковом ярусе (покрытие 50%) доминируют cop.$_1$—cop.$_2$ — *Vaccinium myrtillus*, менее обильны cop.$_1$ — *Trientalis europaea*, *Vaccinium vitis-idaea* и др. Моховый покров сильно развит (покрытие 60%), в нем преобладают cop.$_2$ — *Polytrichum commune*, sp. — *Pleurozium schreberi*.

Пихтово-еловый лес долгомошный. Связан с депрессиями рельефа, где наблюдается застой влаги. Почва глеевая, суглинистая или глинистая. Древостой V класса бонитета из ели со значительной примесью березы пушистой. Подлесок (покрытие 10%) состоит из sp. — *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus* и *Lonicera xylosteum*. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 40%) низкорослый, в нем преобладают cop.$_1$—cop.$_2$ — *Linnaea borealis*, *Rubus saxatilis*, sp. — *Oxalis acetosella*. Моховой ярус с явным доминированием cop.$_2$ — *Polytrichum commune* покрывает 30—60% поверхности почвы.

Еловые леса сфагновые. Еловый лес хвощово-сфагновый. Встречается в заболоченных депрессиях. Почва торфянисто-болотная. Древостой из ели с примесью березы пушистой, IV класса бонитета. Подлесок редкий (покрытие 10%), состоящий из sp. — *Sorbus aucuparia*. Травяно-кустарничковый ярус беден по видовому составу, покрывает 50% поверхности почвы. Доминируют cop.$_2$ — *Equisetum silvaticum*, sp.—cop.$_1$ — *Carex globularis*, *Vaccinium vitis-idaea*. Моховой покров почти сплошной из cop.$_2$ — *Sphagnum teres*, *S. girgensohnii* и др.

Пихтово-еловые долинные леса. Пихтово-еловый лес приручьевой. Связан с долинами рек и ручьев, где близко залегают грунтовые воды. Почва суглинистая, глеевая. Древостой III класса бонитета, редкостойный, неравномерной сомкнутости, сложен елью и пихтой с примесью березы пушистой, а иногда и ольхи серой (*Alnus incana*). Подлесок хорошо развит (покрытие 50%), состоит из $cop._1$—$cop._2$ — *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, *Padus racemosa*, *Rubus idaeus*, *Ribes nigrum*, sp. — *Viburnum opulus*. Травостой высокий, густой (покрытие 70%), из $cop._2$ — *Calamagrostis langsdorffii*. $cop._1$ — *Filipendula ulmaria*, *Athyrium filix-femina*, *Aconitum excelsum* и др. Моховой покров слабо развит (покрытие 20%) из sp.—$cop._1$ — *Pleurozium schreberi*, *Climacium dendroides*, *Rhodobryum roseum* и др.

ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА

В южной горной тайге восточного склона Среднего Урала коренные (климаксовые) широколиственные леса отсутствуют. Однако здесь изредка встречаются липняки, сформировавшиеся на месте сосновых лесов с липовым подлеском в результате антропогенных воздействий (в связи с переходом липы из подлеска в древесный ярус после вырубки соснового древостоя).

Липняк злаково-разнотравный. Встречается на пологих склонах, чаще всего южной экспозиции. Древостой II класса бонитета из липы обыкновенной с примесью березы бородавчатой, сосны, осины, а иногда и ольхи серой. Подлесок хорошо развит (покрытие 40%), состоит из $cop._1$ — *Sorbus aucuparia*, *Cytisus ruthenicus*, sp. — *Juniperus communis*. Травяно-кустарничковый ярус густой (покрытие 80—90%), высокий, богатый по составу; в нем преобладают $cop._2$ — *Geranium sylvaticum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Vaccinium myrtillus*, $cop._1$ — *Lathyrus vernus*, *Trifolium lupinaster*, *Aegopodium podagraria*, *Brachypodium pinnatum*. Из неморальных видов отмечены sol. — *Pulmonaria officinalis* ssp. *obscura* и *Asarum europaeum*. Мохово-лишайниковый ярус отсутствует.

МЕЛКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА

Большая часть мелколиственных лесов в южной тайге восточного склона Среднего Урала представлена производными ассоциациями осинников и березняков, возникшими на месте сосняков и темнохвойной тайги в результате рубок и пожаров. Наблюдается тенденция возврата таких лесов к коренным типам (подрост сосны или ели и пихты под пологом древостоев, примесь этих видов в древесном ярусе), однако она далеко не всегда реализуется в связи с нарастающим давлением антропогенных факторов. Некоторые ассоциации березовых травяно-болотных лесов (так называемые согры), а также ольховники могут рассматриваться как коренные или как длительнопроизводные.

Осиновые леса. Все леса с господством осины (*Populus tremula*) в районе исследования относятся к одной группе ассоциаций — осиновые леса травяные.

Осиновый лес с липой разнотравный. Располагается в ложбинах на склонах увалов. Древостой III класса бонитета из сосны, березы бородавчатой, сосны и липы. Подлесок редкий из sp. — *Sorbus aucuparia*, sol. — *Viburnum opulus*. Травостой (покрытие 20%) состоит из sp.—$cop._1$ — *Lathyrus vernus*, *Aegopodium podagraria*, *Geranium syl-*

vaticum, sp. — *Crepis sibirica*, *Rubus saxatilis* и др. Мохового покрова нет.

Осиновый лес вейниково-разнотравный. Занимает выровненные поверхности водоразделов. В древостое II класса бонитета преобладает осина, примесь образуют сосна и береза бородавчатая. Подлесок (покрытие 30%) составляют sp.—cop.$_1$ — *Rosa acicularis*, *Cytisus ruthenicus* и *Frangula alnus*. Травостой хорошо развит (покрытие 50%), с доминированием cop.$_2$ — *Calamagrostis arundinacea*, cop.$_1$ — *Vaccinium myrtillus*, *Aegopodium podagraria* и *Rubus saxatilis*. Ярус мхов не выражен.

Осиновый лес вейниково-коротконожковый. Характерные места — сравнительно ровные пологие нижние части склонов. В древостое II класса бонитета, кроме осины, присутствуют береза бородавчатая и сосна. В подлеске (покрытие 30%) sp.— cop$_1$ — *Rosa acicularis*. Травяной покров густой (покрытие 80%), в нем преобладают cop.$_2$ — *Brachypodium pinnatum*, cop.$_1$ — *Calamagrostis arundinacea*, sp.— cop.$_1$ — *Aconitum excelsum* и *Angelica silvestris*. Моховой покров не развит.

Березовые и ольховые леса

Леса с доминированием в древостое различных видов берез (*Betula verrucosa*, *B. pubescens*) подразделяются на две группы ассоциаций — травяные и травяно-болотные (согры).

Березовые леса травяные. Березняк с липой разнотравный. Встречается на слабо всхолмленных возвышенных грядах. Почвы дерново-палево-подзолистые, щебнистые, супесчаные. Древостой II класса бонитета, состоит из березы бородавчатой с примесью сосны. В подросте обильна липа. Подлесок редкий из sp. — *Sorbus aucuparia*. Травяной покров низкорослый негустой (покрытие 50%) из cop.$_1$— cop.$_2$ — *Fragaria vesca*, cop.$_1$ — *Asarum europaeum*, *Vaccinium myrtillus* и др. Мхи покрывают 10% поверхности почвы; преобладают cop.$_1$ — *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

Березовый лес вейниково-разнотравный. Занимает покатые и пологие склоны холмов и увалов с дерново-палево-подзолистой супесчаной щебнистой почвой. Древостой III класса бонитета из березы бородавчатой, с примесью осины, сосны и (единично) ели сибирской. В подросте преобладает сосна. Подлесок (покрытие 50%) из cop.$_1$ — cop.$_2$ — *Sorbus aucuparia* и *Rosa acicularis*. Травостой густой, хорошо развитый (покрытие 80—90%), богат по видовому составу, в нем преобладают cop.$_2$ — *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis arundinacea*, cop.$_1$ — *Lathyrus vernus* и *Lathyrus gmelini*. Мохово-лишайниковый ярус развит очень слабо.

Березняк вейниково-коротконожковый. Отмечен изредка в пониженных местах, ложбинах и в нижней части склонов. В древостое III класса бонитета береза бородавчатая с единичной примесью сосны. В подросте сосна и береза. Подлесок редкий из sp.— cop.$_1$ — *Rosa acicularis*, *Cytisus ruthenicus* и *Viburnum opulus*. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 40%) преобладают cop.$_1$—cop.$_2$ — *Calamagrostis arundinacea* и *Brachypodium pinnatum*. Мохово-лишайниковый ярус не развит.

Березовый лес лабазниково-щучковый. Распространен в пониженных местах на бедных, слабо оподзоленных, избыточно увлажненных, тяжело суглинистых почвах. Древостой IV класса бонитета

из березы пушистой с примесью осины, ели и пихты. Кустарниковый ярус средней густоты (покрытие 60%), в нем преобладают sp.—cop.$_1$ — *Padus racemosa*, *Rosa acicularis*, *Ribes nigrum*. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит (покрытие 90%), с доминированием cop.$_2$ — *Deschampsia caespitosa*, cop.$_1$ — *Filipendula ulmaria*, sp.—cop.$_1$ — *Caltha palustris*, *Carex globularis*, sp. — *Ranunculus acer*, *Geum rivale*. В моховом покрове (покрытие 20%) преобладает sp.—cop.$_1$ — *Climacium dendroides*.

Березовые леса травяно-болотные. Березовый лес осоковый. Встречается в пониженных местах, обычно близ русел рек. В состав древостоя II класса бонитета, кроме березы бородавчатой, входят осина, ель и сосна. В подросте — береза и ель. Подлесок (покрытие 60%) образует cop.$_2$—cop.$_3$ — *Salix myrtilloides*. В травостое (покрытие 60%) преобладают cop.$_2$ — *Carex limosa*, sp.—cop.$_1$ — *Calamagrostis lanceolata*, *Lysimachia vulgaris*, sp. — *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Galium palustre*. Моховой покров развит слабо (покрытие 10—20%) из sp. — *Sphagnum* sp. и *Pleurozium schreberi*.

Березовый лес осоково-сфагновый. Расположен в пониженных недостаточно дренированных местах. В древостое IV класса бонитета к березе пушистой примешиваются ель и единично сосна. В подросте — ель и пихта. Подлесок (покрытие 40%) из cop.$_2$ — *Rosa acicularis*. В травостое (покрытие 70%) преобладают cop.$_3$ — *Carex globularis*, cop.$_1$ — *Filipendula ulmaria*, *Crepis sibirica*, sp. — *Equisetum palustre*, *Lysimachia vulgaris*. Моховой покров (покрытие 20—30%) из cop.$_1$—cop.$_2$ — *Sphagnum teres*, cop.$_1$ — *S. centrale*.

Ольховые леса

Ольховник лабазниковый. Характерен для долин речек и ручьев. Почва глеевая, тяжелосуглинистая. Древостой состоит из ольхи серой с примесью березы пушистой и реже ели. Кустарниковый ярус густой (покрытие 80%) из cop.$_2$ — *Salix triandra*. cop.$_1$ — *Padus racemosa*, *Ribes nigrum*, sp. — *Rosa acicularis*. Травостой густой (покрытие 90%), высокорослый (средняя высота его 1,5 *м*) с доминированием cop.$_3$ — *Filipendula ulmaria*, cop.$_1$ — *Dactylis glomerata* и *Galium palustre*. Мохово-лишайниковый ярус почти не развит.

ЛУГА

Луговая растительность в районе исследований выражена слабо. Она представлена суходольными (вторичными послелесными) лугами, где восстановлению древесной растительности препятствует ежегодное сенокошение, а также низинными (приозерными) лугами, где безлесье поддерживается как антропогенными воздействиями, так и более или менее длительным затоплением в период подъема уровня воды в озере.

Суходольные луга. Злаково-разнотравный луг. Встречается небольшими участками на пологих склонах. Почва дерново-луговая, суглинистая. Травостой густой (покрытие 80—95%) из cop.$_2$ — *Trollius europaeus*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, cop.$_1$ — *Leucanthemum vulgare*, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria graminea*, *Geranium pratense*, *Heracleum sibiricum*, sp. — *Agrostis canina*, *Anthoxantum odoratum* и др.

Низинные (приозерные) луга. Осоково-щучковый луг. Характерен для периодически затопляемых пляжей на берегу озера.

Почва тяжело-суглинистая, оглеенная. Травостой хорошо развит, густой (покрытие 90—95%), в нем доминируют cop.$_3$ — *Deschampsia caespitosa*, *Carex globularis*, sp. — *Caltha palustris*, *Myosotis palustris*, *Galium uliginosum*, *Ranunculus acer*.

ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

К этой группе относится несколько типов растительных сообществ, распространенных в прибрежной мелководной части озера.

Заросли осоки пузырчатой. Развиты в мелководье (глубина около 0,5 *м*). Дно илистое. Доминирует cop.$_3$ — *Carex vesicaria*, образующая большие кочки. Пространство между кочками заполнено водой, где произрастают sp. — *Potamogeton gramineus* и *Equisetum fluviatile*.

Заросли тростника обыкновенного. Выражены в мелководной зоне озера (глубина до 0,5—0,8 *м*). Доминирует cop.$_3$— soc. — *Phragmites communis*, незначительную примесь образуют sol.—sp. — *Scirpus lacustris*, *Thypha latifolia*, *Glyceria maxima*.

Багульниково-андромедовая сплавина. Отмечена в более глубоких местах неподалеку от берега. Основную массу дернины образуют cop.$_2$ — *Ledum palustre* и *Andromeda polyfolia*, переплетающие своими корневищами отмершие стебли тростника и другой растительный материал. Менее обильны sp. — *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Calla palustris* и др. Встречаются также кустарниковые ивы и одиночные экземпляры сосны высотой до 1,5—2 *м*.

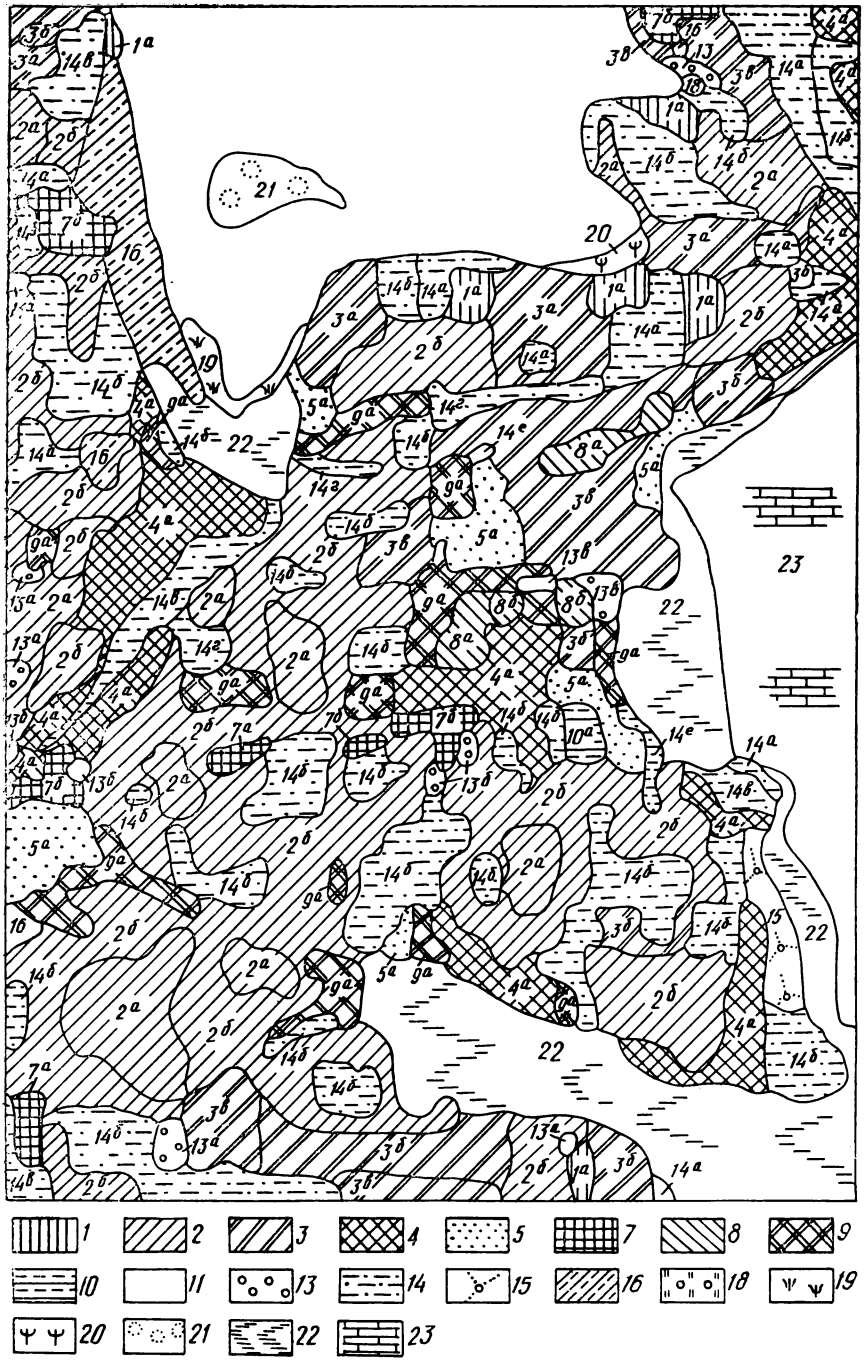
БОЛОТА

Расположены в межувальных понижениях, в долинах рек и в древних тектонических депрессиях. Преобладают низинные болота — вейниково-осоковые (*Calamagrostis lanceolata*, *Carex limosa*, *C. globularis*) и гипново-осоковые (*Aulacomnium palustre*, *Drepanocladus* sp., *Carex limosa*, *C. globularis*). В более обводненных местах произрастают *Phragmites communis*, *Scirpus sylvaticus*, *Menyanthes trifoliata*, *Filipendula ulmaria*, *Equisetum fluviatile*, различные виды осок и др. С менее обводненными участками связаны *Comarum palustre*, *Calamagrostis lanceolata*, *Epilobium palustre*, *Oxycoccus microcarpus*, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Betula nana* и др. Местами встречаются низкорослые деревья березы пушистой и сосны. В моховом покрове преобладает *Aulacomnium palustre*, различные виды родов *Mnium*, *Hypnum* и *Drepanocladus*.

Многие болота возникли в результате зарастания озер, на их окраине возвышаются гранитные скалы. Одно из наиболее крупных болот как торфяное месторождение разрабатывалось с 1934 г. Западная часть болота сложена низинной торфяной залежью, восточная — переходной, южная — верховой. Преобладает осоковый, тростниковый и древесно-осоковый торф. Мощность торфяной залежи в местах, где выражен верховой сфагновый торф (*Sphagnum medium*, *S. fuscum*), достигает 6—8 *м*.

ЛЕГЕНДА И ФРАГМЕНТ КАРТЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Разработанная авторами классификация растительности ключевого участка легла в основу легенды геоботанической карты в масштабе 1 : 25000. Фрагмент этой карты (см. рисунок) публикуется в настоящей статье.



Фрагмент карты растительности ключевого участка южной тайги Среднего Урала.

Нумерация условных обозначений соответствует нумерации подразделений легенды.

Легенда карты растительности ключевого участка южной тайги низкогорий Среднего Урала (масштаб 1 : 25 000) [1]

А. Восточноуральско-западносибирские сосновые леса из сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) с примесью лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii*).

1. Сосновые леса сложные с подлеском из *Tilia cordata*, покровом из кустарничков и трав:
   а) с липовым подлеском (*Tilia cordata*);
   б) вейниковые (*Calamagrostis arundinacea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*).
2. Сосновые леса с примесью лиственницы, травяные:
   а) коротконожково-разнотравные (*Brachypodium pinnatum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Antennaria dioica*);
   б) разнотравно-вейниковые (*Lathyrus vernus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis arundinacea*).
3. Сосновые леса, иногда с примесью ели сибирской (*Picea obovata*), зеленомошные:
   а) бруснично-ракитниковые (*Vaccinium vitis-idaea*, *Cytisus ruthenicus*);
   б) брусничные (*Vaccinium vitis-idaea*);
   в) черничные (*Vaccinium myrtillus*).
4. Сосновые леса с примесью березы пушистой (*Betula pubescens*), травяно-болотные:
   а) осоковые (*Carex globularis*, *Calamagrostis lanceolata*, *Rubus chamaemorus*).
5. Сосновые леса с примесью березы пушистой, сфагновые:
   а) багульниково-сфагновые (*Ledum palustris*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*).

Б. Камско-печорско-уральские смешанные темнохвойные, елово-пихтовые и пихтово-еловые леса из ели сибирской (*Picea obovata*) и пихты сибирской (*Abies sibirica*).

6*. Елово-пихтовые леса сложные с подлеском из *Tilia cordata*, травяные:
   а) разнотравные (*Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*, *Aegopodium podagraria*, *Vaccinium myrtillus*).
7. Елово-пихтовые и пихтово-еловые леса, травяные:
   а) костяничные (*Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Geranium silvaticum*);
   б) кислично-разнотравные (*Oxalis acetosella*, *Aegopodium podagraria*, *Aconitum excelsum*, *Calamagrostis arundinacea*).
8. Пихтово-еловые леса, зеленомошные:
   а) кислично-зеленомошные (*Oxalis acetosella*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*);
   б) травяно-зеленомошные (*Calamagrostis arundinacea*, *Oxalis acetosella*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*);
   в) крупнопапоротниковые (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *D. linnaeana*).
9. Пихтово-еловые и елово-пихтовые леса, долгомошные:
   а) чернично-долгомошные (*Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Polytrichum commune*).

---

[1] Звездочкой отмечены подразделения легенды, не представленные на публикуемом фрагменте карты

10. Еловые леса, сфагновые:

а) хвощово-сфагновые (*Equisetum sylvaticum, Sphagnum teres, S. girgensohnii*).

11. Пихтово-еловые леса, долинные:

а) приручьевые (*Calamagrostis langsdorffii, Filipendula ulmaria, Aconitum excelsum*).

В. Восточноевропейские широколиственные леса.

12*. Липовые леса (*Tilia cordata*) травяные, производные от сосновых лесов с липовым подлеском:

а) злаково-разнотравные (*Brachypodium pinnatum, Calamagrostis arundinacea, Geranium silvaticum, Vicia sepium*).

Г. Мелколиственные леса, преимущественно производные от сосновых и темнохвойных.

13. Осиновые леса (*Populus tremula*), травяные, производные от сосновых:

а) с липой разнотравные (*Lathyrus vernus, Aegopodium podagraria, Geranium sylvaticum*);

б) вейниково-разнотравные (*Calamagrostis arundinacea, Vaccinium myrtillus, Aegopodium podagraria, Rubus saxatilis*).

в) вейниково-коротконожковые (*Calamagrostis arundinacea, Brachypodium pinnatum*).

14. Березовые леса (*Betula verrucosa, B. pubescens*), преимущественно производные от сосновых и темнохвойных:

а) с липой разнотравные;

б) вейниково-разнотравные (*Calamagrostis arundinacea, Aegopodium podagraria, Lathyrus vernus*);

в) вейниково-коротконожковые (*Calamagrostis arundinacea, Brachypodium pinnatum*);

г) лабазниково-щучковые (*Filipendula ulmaria, Deschampsia caespitosa*);

д) осоковые (*Carex limosa*);

е) осоково-сфагновые (*Carex globularis, Sphagnum teres, S. centrale*).

15. Ольховые леса (*Alnus incana*), долинные лабазниковые (*Filipendula ulmaria*).

16. Сельскохозяйственные земли на месте сосновых и темнохвойных лесов.

Д. Луга.

17*. Суходольные злаково-разнотравные (*Agrostis canina, Anthoxanthum odoratum, Trollius europaeus, Trifolium pratense, Aegopodium podagraria*).

18. Низинные осоково-щучковые (*Carex globularis, Deschampsia caespitosa*).

Е. Прибрежно-водная растительность.

19. Заросли осоки (*Carex vesicaria*).

20. Заросли тростника (*Phragmites communis*).

21. Сплавина багульниково-андромедовая (*Ledum palustre, Andromeda polifolia*).

Ж. Болота.

22. Низинные вейниково-осоковые (*Calamagrostis lanceolata, Carex limosa, Carex globularis*) и гипново-осоковые (*Aulacomnium palustre, Drepanocladus uncinatus, Carex limosa, Carex grobularis*).

23. Торфяные разработки на месте низинных болот.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненное исследование дает возможность выявить некоторые черты структуры растительного покрова, характерные для горной южной тайги Урала. Лесные ассоциации экологического ряда заболачивания (долгомошные, сфагновые леса) и болота здесь представлены слабо. В отличие от более северных районов, распространены не типичные зеленомошные хвойные леса, а ассоциации, где травянистые растения делят господство с зелеными мхами или явно преобладают над ними (варианты зеленомошников с обогащенным травяным или папоротниковым покровом, группы ассоциаций травяных пихтово-елоных, елово-пихтовых и сосновых лесов). Характерно присутствие на более богатых почвах липы, образующей подлесок в елово-пихтовых и сосновых лесах, ее травянистых спутников, а также появление в результате рубок вторичных липняков, производных от сосновых лесов с липовым подлеском.

Сопоставление результатов проведенного описания и картирования растительного покрова с данными лесоустройства показало, что принятые лесоустроителями упрощенные типологические классификации со стандартными наименованиями типов леса («зеленомошные», «разнотравные», «ягодниковые» и т. п.) в большинстве случаев не отражают подзональных черт растительного покрова и подлинного разнообразия ассоциаций. Присутствие в травяном покрове лесов некоторых характерных растений (в частности, представителей неморального флористического комплекса) нередко не отмечается в таксационных описаниях; осоки и злаки обычно определяются лишь до рода; допускаются ошибки в определении растений. Поэтому материалы лесоустройства могут быть использованы при составлении крупномасштабных геоботанических карт в южной горной тайге лишь после их трансформации, корректировки и дополнения на основе детального изучения растительности геоботаническими методами.

Карта растительности в масштабе 1 : 25000 дает возможность отразить структуру растительного покрова южной горной тайги на уровне групп ассоциаций и преобладающих ассоциаций.

ЛИТЕРАТУРА

Геология СССР, т. 12 (Пермская, Свердловская, Челябинская и Курганская области). М., 1969.

Горчаковский П. Л. Пихтовая тайга Среднего Урала.— Зап. Урал. отд. геогр. о-ва СССР, 1954, вып. 1.

Горчаковский П. Л. Важнейшие типы горных еловых и сосновых лесов южной части Среднего Урала.— Сборник трудов по лесному хозяйству, вып. 3. Свердловск, Свердлгиз, 1956.

Горчаковский П. Л., Грибова С. А., Исаченко Т. И., Карпенко А. С., Никонова Н. Н., Фамелис Т. В., Федорова И. Т., Шарафутдинов М. И. Растительность Урала на новой геоботанической карте.— Бот. ж., 1975, т. 60, № 10.

Зубарева Р. С. Лесорастительные условия и типы темнохвойных лесов горной полосы Среднего Урала.— Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Свердловск, 1967 (УФАН СССР).

Коновалов Н. А. Очерк типов леса Уральского учебно-опытного лесхоза.— Уральский учебно-опытный лесхоз. Свердловск, Свердлгиз, 1950.

Коновалов Н. А., Куклина Л. А. Ельники района верховьев р. Сулема в Свердловской области.— Труды Комиссии по охране природы УФАН СССР. 1964, вып. 1.

Милованович Д. Типы лесов Среднего Урала (Н.-Тагильского округа). Пермь, 1928.

Справочник по климату СССР, вып. 9. Л., Гидрометеоиздат, 1968.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ 1977

С. Г. ШИЯТОВ

ДЛИТЕЛЬНАЯ ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ШКАЛА ПО ЛИСТВЕННИЦЕ СИБИРСКОЙ ДЛЯ НИЗОВЬЯ Р. ТАЗА

На основе изучения колебаний величины годичного прироста древесины в толщину у наиболее старых ныне живущих деревьев, произрастающих вблизи полярного предела лесов на Полярном Урале и в северной части Западно-Сибирской равнины, могут быть получены дендрохронологические шкалы за период времени, равный продолжительности жизни деревьев, т. е. за последние 350—400 лет. Продление шкал дальше в глубь веков возможно в случае нахождения и изучения древесины, которая сформировалась в более ранние промежутки времени и сохранилась до настоящего времени в торфяниках, вечной мерзлоте, речных и озерных отложениях, в древних постройках.

В последнее время в нашем распоряжении оказалась большая партия хорошо сохранившейся археологической древесины, срубленной 300—370 лет тому назад для сооружения построек заполярного сибирского города Мангазеи. Эта древесина был извлечена при археологических раскопках территории городища. Раскопки производила в 1968—1970 гг. историко-географическая экспедиция ордена Ленина Арктического и Антарктического научно-исследовательского института (Белов, 1970). Из нижних венцов зданий, погребенных в почву и вечную мерзлоту, было взято 185 срезов древесины. Большинство их оказалось принадлежащим лиственнице сибирской (*Larix sibirica*) и ели сибирской (*Picea obovata*), т. е. тем древесным породам, которые в изобилии произрастают в окрестностях Мангазеи. Древесина кедра сибирского (*Pinus sibirica*) использовалась в строительстве редко.

В этой статье излагается опыт построения длительной дендрохронологической шкалы по лиственнице сибирской на основе изучения годичного прироста у археологической и современной древесины. Дается анализ цикличности в колебаниях индексов ширины годичных колец и высказываются некоторые соображения о методике обработки исходных данных.

Город Мангазея расположен в нижнем течении р. Таза, в 8 *км* к северу от пос. Сидоровска. Примерно на широте Мангазеи проходит южная граница зоны лесотундры и северная граница ареала кедра сибирского. Здесь произрастают березово-елово-лиственничные редкостойные леса, перемежающиеся с участками ерниковых тундр и болот.

Для построения шкалы по лиственнице было использовано 155 образцов древесины, в том числе 83 среза с нижних венцов мангазейских строений и 72 буровых образца с ныне живущих старых деревьев. Срезы брали поперечной пилой у тех бревен, у которых сохранилось внешнее (подкоровое) кольцо прироста, чтобы можно было установить

год рубки дерева. Для того чтобы срез при распиловке не распадался на куски, его предварительно стягивали мягкой проволокой. Образцы древесины с живых деревьев брали шведским возрастным буравом на высоте 0,3—0,5 *м* от поверхности земли. С каждой модели брали один буровой образец. По типам условий местообитания живые модели распределились следующим образом. В обильно и проточно увлажненных местообитаниях (злаково-разнотравные елово-лиственничные редины в пойме р. Таза) было взято 28 моделей, в свежих местообитаниях (зеленомошные лиственнично-еловые редкостойные леса на плакорах) — 22 модели, в сухих местообитаниях (лишайниковые елово-лиственничные редкостойные леса по вершинам гряд и всхолмлений) — 22 модели.

Ширину годичных колец прироста замеряли на образцах археологической древесины по одному или двум радиусам, а на образцах, полученных с живых деревьев, только по одному. Замеры производили под микроскопом МБС-2 с точностью 0,025 *мм*. Всего было измерено и обработано 31 156 годичных колец. На простой шкале для каждой модели строили графики изменения ширины годичных колец. При помощи этих графиков производили датировку колец. Абсолютная датировка у археологической древесины была осуществлена на основе шкал, полученных с наиболее старых живых моделей.

Индексы ширины годичных колец рассчитывали по методике, предложенной ранее (Шиятов, 1970). Она применима в тех случаях, когда величина прироста с возрастом изменяется незначительно, т. е. не проявляется кривая «большого периода роста». Подобный характер прироста наблюдается у тех деревьев, которые произрастают на климатическом пределе своего ареала. Поскольку район Мангазеи расположен южнее полярного предела леса примерно на 200 *км*, где условия для роста деревьев более благоприятны, то у многих моделей довольно хорошо прослеживается изменение темпов роста с возрастом. Поэтому в методику расчета индексов прироста было внесено следующее дополнение.

Диапазон рассеивания значений ширины годичных колец графически очерчивался кривой не только максимально, но и минимально возможного прироста. Последняя кривая проводилась по точкам с минимальными значениями ширины годичных колец. Значения индексов (от 0 до 100%) определяли при помощи палетки.

Первоначально усреднение индексов, полученных с живых моделей, производили отдельно от указанных выше типов условий местообитания. Анализ графиков показал, что существенных различий в ходе колебаний индексов между различными типами местообитания не наблюдается. В частности, об этом свидетельствуют высокие показатели коэффициента синхронности (от 84 до 89%). С другой стороны, до сих пор не разработаны надежные критерии, при помощи которых можно определить, в каких условиях росло давно срубленное дерево, части которого затем были перенесены на новое место. Учитывая эти два обстоятельства, мы объединили все имеющиеся модели и сначала построили две шкалы: по археологической древесине протяженностью 816 лет (с 1103 по 1918 гг.) и по современной древесине за 346 лет (с 1624 по 1969 гг.). Шкалы перекрестились между собой на 295 лет (с 1624 по 1918 гг.). Впоследствии они были объединены и получена обобщенная шкала по лиственнице, протяженность которой составила 867 лет (с 1103 по 1969 гг.).

Таблица 1

Представленность различных временных отрезков шкалы модельными деревьями

Колич. моделей, шт.	Временные промежутки шкалы, годы	Всего	
		лет	%
51—79	1480—1604; 1766—1969	329	38
26—50	1399—1479; 1605—1618; 1718—1765	143	16
16—25	1361—1398; 1619—1637; 1684—1717	91	11
11—15	1341—1360; 1670—1683	34	4
6—10	1325—1340; 1638—1669	48	6
3—5	1305—1324	20	2
2	1226—1304	79	9
1	1103—1225	123	14
1—79	1103—1969	867	100

В табл. 1 приведены данные, показывающие, какое количество модельных деревьев использовано для построения различных отрезков обобщенной шкалы по лиственнице. Бóльшая часть шкалы (69% ее протяженности) представлена значительным количеством моделей (11—79 шт.), наименьшим (1—5 шт.) обеспечен самый древний отрезок шкалы. В частности, шкала с 1103 по 1225 г. получена на основании изучения годичных колец лишь у одной модели.

Неодинаковая представленность моделями различных отрезков обобщенной дендрохронологической шкалы вызывает ее неоднородность (Schulman, 1956). Она особенно характерна для тех шкал, при построении которых использовалась археологическая и ископаемая древесина. Суть неоднородности заключается в том, что чем меньшим количеством моделей представлен отрезок шкалы, тем большим размером колебаний индексов он обладает. Для устранения этого существенного недостатка производилось вычисление соответствующих поправок.

После внесения поправок на неоднородность шкалы индексы были пересчитаны в систему отсчета, в которой среднее арифметическое близко к 100%. Для этой цели сначала определяли среднее арифметическое индексов полученной шкалы (оно оказалось равным 41,9%), а затем значения индексов за каждый год делили на эту величину, что позволило до некоторой степени исключить ошибки, связанные с неточным проведением кривых максимально и минимально возможного прироста. В результате этих операций была получена дендрохронологическая шкала в окончательном варианте (табл. 2). Основные статистические показатели этой шкалы следующие: коэффициент чувствительности 0,25; среднее арифметическое 99,58; среднее квадратическое отклонение ±33,60; основная ошибка среднего ±1,14; коэффициент вариации 33,8; точность опыта 1,1. Кривая распределения индексов близка к кривой нормального распределения.

Нами произведен анализ цикличности в колебаниях индексов ширины годичных колец по методике, изложенной в работе Г. Е. Комина (1970). В качестве фильтра использовали скользящее усреднение. Благодаря изменению периода усреднения исходный ряд индексов был

Таблица 2

Индексы ширины годичных колец лиственницы сибирской за 1103—1969 гг.

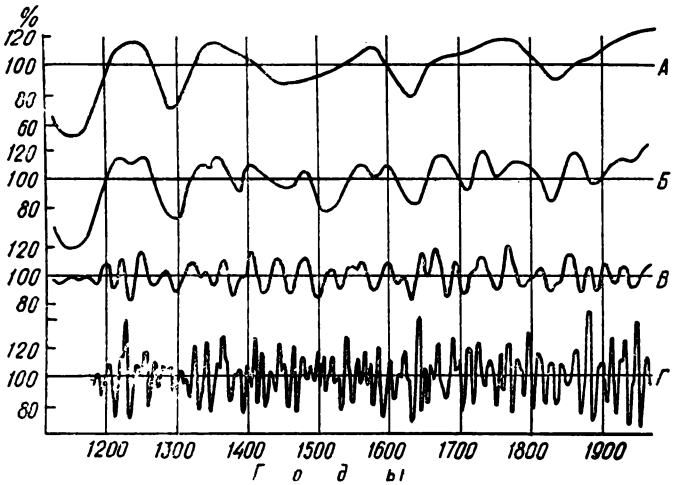
Годы	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1960	114	126	117	144	131	152	86	156	126	121
1950	112	56	93	110	105	133	154	142	144	161
1940	124	86	131	110	175	184	156	100	154	44
1930	161	105	114	89	54	96	110	98	100	124
1920	110	140	121	156	124	114	152	93	149	135
1910	140	147	103	110	86	154	56	86	119	82
1900	147	82	119	105	100	110	98	40	131	149
1890	112	82	112	100	159	105	117	119	163	86
1880	156	93	54	79	49	28	91	91	86	56
1870	110	75	105	96	93	107	105	142	172	156
1860	110	163	79	156	84	117	112	28	124	49
1850	128	128	142	168	119	96	142	138	131	142
1840	135	91	138	68	138	159	147	114	133	126
1830	56	96	89	33	58	98	75	100	133	128
1820	58	68	110	100	77	44	77	121	40	133
1810	131	119	79	105	107	72	54	98	54	30
1800	58	107	79	89	96	152	131	103	131	93
1790	121	119	110	159	147	112	145	86	107	103
1780	89	112	145	35	145	117	93	96	58	91
1770	93	124	68	72	75	154	93	135	114	93
1760	96	172	163	117	121	133	163	177	91	147
1750	70	84	65	124	135	133	142	133	119	89
1740	156	119	30	119	107	44	72	114	98	68
1730	126	145	65	124	107	156	126	119	82	124
1720	117	159	147	145	163	149	112	138	121	145
1710	114	86	121	107	68	103	117	121	75	117
1700	79	70	56	61	63	70	103	96	105	145
1690	152	100	63	133	68	175	77	63	105	30
1680	133	93	96	114	131	140	124	156	149	100
1670	70	117	124	86	98	112	82	82	103	68
1660	126	135	128	156	156	124	126	168	149	147
1650	100	72	110	105	114	54	184	105	124	142
1640	145	107	70	72	51	77	126	107	147	68
1630	56	37	51	51	47	96	142	161	114	135
1620	128	91	42	77	82	70	79	40	49	70
1610	91	79	91	96	84	89	82	68	103	98
1600	131	103	119	100	72	84	84	93	47	84
1590	142	89	112	77	124	140	124	126	147	152
1580	147	75	119	138	126	114	142	135	93	30
1570	119	110	112	98	72	93	21	112	75	72
1560	93	112	128	124	119	138	128	107	70	49
1550	105	96	133	154	149	121	121	112	124	117
1540	145	124	124	72	110	124	86	82	98	107
1530	70	56	75	68	93	61	114	121	140	149
1520	105	91	96	61	63	72	89	100	82	56
1510	98	70	79	98	68	89	89	93	72	117
1500	58	51	42	77	105	68	110	82	56	42
1490	100	82	84	54	42	86	100	84	89	70
1480	156	93	126	114	93	70	119	86	86	100
1470	77	112	114	142	128	100	152	140	149	79
1460	79	96	100	110	128	145	89	89	49	100
1450	103	96	93	77	82	54	61	79	26	79
1440	107	82	107	163	119	124	114	128	40	110
1430	96	133	135	42	142	93	124	131	89	117
1420	114	103	79	63	51	63	68	91	77	93
1410	142	100	30	112	61	91	93	79	93	117

Окончание табл. 2

Годы	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1400	142	119	128	140	103	96	147	149	126	145
1390	119	110	58	65	107	105	91	147	142	128
1380	103	68	100	65	112	107	84	63	110	117
1370	124	82	63	103	56	68	77	58	82	100
1360	105	147	159	112	145	149	72	142	103	142
1350	75	121	93	126	82	152	98	149	128	119
1340	124	140	128	121	128	98	82	16	121	121
1330	65	82	107	77	110	140	68	117	96	166
1320	105	147	105	128	133	138	147	135	112	103
1310	91	79	86	107	117	93	75	114	112	75
1300	49	72	63	77	79	63	93	91	86	89
1290	84	44	86	49	47	58	61	56	70	56
1280	93	91	91	79	84	82	68	82	86	70
1270	75	61	79	100	82	79	72	79	96	86
1260	77	82	98	96	98	89	89	114	112	110
1250	131	114	119	138	128	135	131	131	96	61
1240	154	117	140	131	138	126	149	145	135	133
1230	140	72	91	68	77	79	86	112	110	124
1220	121	133	161	112	124	128	128	121	154	170
1210	82	82	77	68	89	103	121	124	149	131
1200	96	107	110	112	119	93	114	107	103	89
1190	84	79	84	82	72	103	117	133	119	124
1180	54	63	63	63	68	84	86	75	82	89
1170	56	61	58	56	56	56	63	63	65	72
1160	49	54	49	49	51	51	51	49	51	54
1150	54	54	54	49	54	49	49	49	49	49
1140	65	65	58	56	56	51	51	49	49	54
1130	51	54	56	51	54	49	56	54	56	63
1120	84	70	70	65	61	65	63	63	58	51
1110	84	91	89	91	75	68	75	86	105	84
1100	—	—	—	140	147	166	133	154	121	79

разложен на несколько циклических гармоник различной продолжительности (см. рисунок). Кривая *Б* получена в результате сглаживания индексов при помощи 30-летней средней скользящей с шагом в 10 лет. Она показывает наличие 13 полных циклов, средняя длина которых составила 62 года, а средняя амплитуда 17%. После исключения этого цикла был получен новый ряд индексов, который был сглажен 15-летней средней скользящей с шагом в 5 лет (кривая *В*). На этой кривой 31 полный цикл. Средняя длина их 26 лет, а средняя амплитуда 16%. Кривая *Г* получена путем исключения 26-летнего цикла и сглаживания нового ряда индексов при помощи 5-летней средней скользящей с шагом в один год. На этой кривой выделилось 62 полных цикла, средняя длина которых 12,3 года, а средняя амплитуда 22%. После нового вычитания и использования 3-летнего сглаживания с усилением был получен цикл длиной 5,1 года и средней амплитудой 18%. После исключения 5,1-летнего цикла остался самый короткий цикл (средняя длина 2,7 года, средняя амплитуда 15%). На рисунке 5,1- и 2,7-летние циклы не приведены в связи с невозможностью вычертить их в мелком масштабе.

Из полученной шкалы нам не удалось выделить сверхвековые циклы, хотя у отдельных моделей они довольно хорошо прослеживаются. У нас возникло предположение: не связано ли это с тем, что в обоб-



Результаты разложения исходного ряда индексов ширины годичных колец лиственницы на циклические гармоники.
Циклы: *А* — 167-летний; *Б* — 62-летний; *В* — 26-летний; *Г* — 12,3-летний.

щенную шкалу были включены модели, которые содержали в себе небольшое количество годичных колец (до 80—120). Для проверки правильности предположения была проделана следующая работа. Из имеющихся моделей отобрали самые старые, каждая из которых имела от 300 до 500 шт. годичных колец. Всего было взято 30 моделей, из них 15 шт. принадлежали археологической древесине и 15 шт. современной древесине. На основе этих моделей была получена новая дендрохронологическая шкала, которая сглажена 50-летней средней скользящей с шагом в 10 лет.

В результате сглаживания получена кривая *А* (см. рисунок), которая показывает наличие четырех полных циклов. Средняя длина цикла оказалась равной 167 годам, средняя амплитуда 25%. Отсюда вытекает важное методическое положение, которое можно сформулировать следующим образом. Для того чтобы в динамике прироста деревьев можно было выделить определенный цикл, необходимо для анализа отбирать такие модели, возраст которых по крайней мере в два раза превышал бы продолжительность выделяемого цикла.

ЛИТЕРАТУРА

Белов М. И. Раскопки «златокипящей» Мангазеи.— Публичные лекции, прочитанные в лектории им. Ю. М. Шокальского, вып. 14. Л., 1970 (Географич. о-во СССР).

Комин Г. Е. Цикличность в динамике прироста деревьев и древостоев сосны таежной зоны Западной Сибири.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1970, № 15, вып. 3.

Шиятов С. Г. К методике расчета индексов прироста деревьев.— Экология, 1970, № 3.

Schulman E. Dendroclimatic changes in semiarid America. Univ. Arizona Press. Tucson, Arizona, 1956.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ · 1977

Т. В. ФАМЕЛИС

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ВЫСОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Впервые применил и обосновал метод экологических рядов Б. А. Келлер. Экологический ряд — это пространственная смена ассоциаций в связи с изменением какого-либо фактора среды. При большом разнообразии действующих факторов обычно бывает трудно вычленить влияние отдельного экологического фактора. Так, в горах с высотой климат становится холоднее, влажность также увеличивается. Но наряду с изменением увлажнения изменяются и другие условия: механический состав почв, мощность мелкозема, почвенный скелет. Экологические ряды отчетливо вскрывают пространственную сопряженность растительных сообществ и в горах совпадают с сукцессионными рядами (Ярошенко, 1961).

Эколого-фитоценотические ряды связывают фитоценозы, не обязательно прилегающие друг к другу в пространстве, но размещенные в определенной последовательности согласно изменению того или иного экологического фактора (Сукачев, 1928). В горах эти ряды характеризуют изменения растительности при увеличении увлажнения, возрастании каменистости и таким образом позволяют проследить поясные изменения растительности во всех типах местообитания. Эколого-фитоценотические ряды использовались при картировании растительности как на равнинах (Карамышева, 1960; Лавренко, 1972), так и в горах (Лукичева, 1972).

При картировании растительности Тылайско-Конжаковско-Серебрянского горного массива нами был использован метод экологических рядов. Тылайско-Конжаковско-Серебрянский горный массив является типичным участком южной части Северного Урала. Он расположен на восточном макросклоне Уральского хребта на водоразделе между верховьями рек Косьвы и Лобвы на границе подзон северной и средней тайги. Сведения о высокогорной растительности Северного Урала находим в работах П. Н. Крылова (1878), В. С. Говорухина (1960), К. Н. Игошиной (1931, 1964, 1966), П. Л. Горчаковского (1955, 1965, 1966, 1975) и др. В данном районе достаточно хорошо изучены общие закономерности высотного распределения растительности, видовой состав, характер верхней границы леса, ее высотные пределы и динамика (Горчаковский, 1966; Горчаковский, Шиятов, 1970).

На Северном Урале следует различать четыре основных пояса растительности, сменяющие друг друга снизу вверх: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый, пояс холодных гольцовых пустынь (Горчаковский, 1966, 1975). Каждый пояс характеризуется определенной

структурой растительности и набором составляющих его ассоциаций, определенным климатическим режимом.

1. Горно-лесной пояс — высокорослые леса горных склонов, которые на протяжении всего Северного Урала (вплоть до Павдинского Камня) аналогичны равнинным северотаежным лесам.

2. Подгольцовый пояс — переходный от горно-лесного к горно-тундровому. Короткий вегетационный период и более суровый климат вызывают замедленность прироста древесных пород. Леса подгольцового пояса низкорослы (5—8 до 10 *м*), они имеют характер криволесий (из *Betula tortuosa*), густосомкнутых мелколесий (из *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*) и редколесий (из *Larix sibirica*). В подгольцовом поясе в травяном покрове возрастает роль мхов и лишайников, значительные площади здесь занимают каменные россыпи.

3. Горно-тундровый пояс — безлесные пространства выше границы леса. Здесь климат еще более суров, вегетационный период настолько сокращен, что исключена возможность произрастания леса. Господствуют разные типы горных тундр в сочетании с каменными россыпями.

4. Пояс холодных гольцовых пустынь — скалистые останцы и нагромождения каменных глыб на вершине со скудным покровом из накипных и листоватых лишайников и немногими сосудистыми растениями в местах скопления мелкозема. Резкие температурные колебания, характерные для этого пояса, вызывают интенсивное растрескивание каменных глыб, а сильные ветры разрушают горную породу. На Северном Урале пояс холодных гольцовых пустынь выражен фрагментарно, занимает вершины лишь наиболее высоких гор.

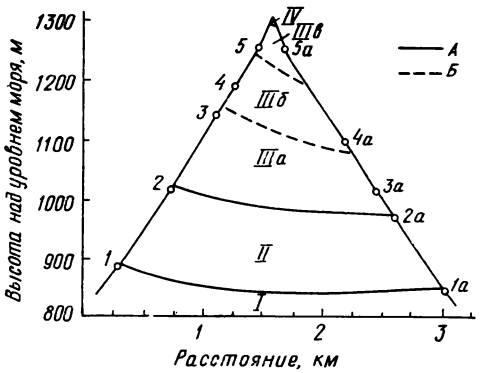
Характеристика поясов дана по работам П. Л. Горчаковского (1957, 1965, 1966, 1975).

Тылайско-Конжаковско-Серебрянский горный массив имеет отдельные относительно обособленные вершины, которые носят самостоятельные названия — Тылайский, Конжаковский, Серебрянский Камни. На обследуемой территории было заложено 10 экологических профилей на расстоянии 500 *м* друг от друга. Профили закладывались через весь горный массив с учетом экспозиции склонов и расчлененности рельефа, для того чтобы отразить связь растительности с условиями среды. Геоботанические профили предварительно намечались на аэрофотоснимках и на топооснове. Относительные превышения на профиле определяли простейшим нивелированием с помощью барометра-анероида (Хренов, 1955). Барометрические замеры делали для определения высотных границ поясов и полос на границах смены типов растительности, а также в точках описаний для уточнения их местоположения. Длину профилей определяли по топографической карте.

Рассмотрим один из экологических профилей, который проходит через вершину Серебрянского Камня (1305,2 *м*). На рисунке приведена схема распределения растительности по поясам и полосам на профиле на склонах южной и северной экспозиции.

ЮЖНЫЙ СКЛОН

Граница горно-лесного пояса отмечена на высоте 884 *м*. На профиле он представлен ассоциацией — пихтово-еловый лес с примесью березы, каменистый (*1*). Склон 30°. Валуны покрыты зелеными мхами: cop.$_2$ — *Pleurozium schreberi*, cop.$_1$ — *Dicranum congestum*, sp. — *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Lophozia lycopodioides*. Об-



Закономерности высотной дифференциации растительности на склонах Серебрянского Камня.

А — границы поясов; *Б* — границы полос в горно-тундровом поясе. *I—IV* — пояса: *I* — горно-лесной; *II* — подгольцовый; *III* — горно-тундровый (полосы тундр: *а* — кустарниковых, *б* — кустарничковых, *в* — лишайниковых); *IV* — холодных гольцовых пустынь. *1—5* — точки описаний на южном склоне; *1а — 5а* — точки описаний на северном склоне.

щее покрытие мхами составляет 60%. Травяной ярус (покрытие 30%) образуют: сор.$_1$ — *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, sp. — *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium*, *Linnaea borealis*. 10% площади приходится на каменные россыпи.

Верхняя граница леса достигает 1020 *м*. Подгольцовый пояс представлен лиственничным с незначительной примесью березы и ели редколесьем травяно-зеленомошным (2). В подлеске: сор.$_1$ — *Juniperus sibirica*, sp. — *Sorbus aucuparia*. Лиственничное редколесье занимает склон 35°. 20% площади составляют выходы камней, не покрытых мхами и лишайниками. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 30%) образуют: сор.$_1$ — *Calamagrostis arundinacea*, *Vaccinium vitis-idaea*, sp. — *Anemone biarmiensis*, *Festuca supina*, *Pachypleurum alpinum*, *Galium boreale*. Покрытие мхами составляет 50%. Ярус мхов образуют: сор.$_2$ — *Pleurozium schreberi*, сор.$_1$ — *Hylocomium splendens*, sp. — *Thuidium abietinum*, *Ptilidium ciliare*.

Всю территорию выше границы леса занимают горные тундры. Известно, что на границы поясов в горах оказывает влияние размер горного массива, его протяженность и высота над уровнем моря. Чем выше вершина, тем выше предел распространения горных тундр (Берг, 1938; Прялухина, 1958; Ярошенко, 1961; Станюкович, 1973). На Серебрянском Камне пояс горных тундр имеет предел на высоте 1290 *м*. Ассоциации горных тундр по склону сменяют друг друга. С высоты от 1020 до 1150 *м* простирается полоса кустарниковых и лишайниково-кустарниковых тундр. На профиле кустарниковая тундра представлена ерниковой тундрой (*3*). Участки кустарниковой тундры размером 5 *м*×10—12 *м* окаймлены по краям стелющимися экземплярами ели и кедра с единичными лиственницами и располагаются по склону пятнами среди каменных россыпей. Общее проективное покрытие 60%. Кустарниковый ярус составляют: сор.$_1$ — *Betula nana*, sp. — *Salix lanata*, sol. — *Juniperus sibirica*. Из кустарничков с обилием сор.$_1$ отмечены *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Arcostaphylos uva-ursi*, *Empetrum hermaphroditum*, sp. — *Dryas octopetala*, sol. — *Arctous alpina*. 40% составляют камни с лишайниками: *Cladonia alpestris*, *C. silvatica*, *C. rangiferina*, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria laevigata*.

С высоты от 1150 до 1240 *м* отмечена полоса кустарничковых и лишайниково-кустарничковых тундр. На профиле представлена ассоциация лишайниково-дриадовой тундры (*4*). Это мелкие участки среди каменных россыпей. Общее проективное покрытие растительностью на площадке 50%, остальные 50% составляют каменные россыпи. Здесь встречаются: sp. — *Salix arctica*, *Juniperus sibirica*, sol. — *Betula nana*.

Травяно-кустарничковый ярус представлен: cop.$_2$ — Dryas octopetala, cop.$_1$ — *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*, *Anemone biarmiensis*, sp. — *Gypsophila uralensis*, *Pachypleurum alpinum*, *Polygonum viviparum*, *Festuca supina*, sol. — *Empetrum hermaphroditum*. Из лишайников отмечены: sp. — *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *C. laevigata*, *Cladonia silvatica*, *C. rangiferina*.

С высоты от 1240 до 1290 *м* простирается лишайниковая тундра. На профиле это травяно-лишайниковая тундра (*5*), в которой 70% занимают каменные россыпи, покрытые лишайниками. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 30%) образуют: cop.$_1$ — *Carex hyperborea*, *Festuca supina*, sp. — *Anemone biarmiensis*, *Lloydia serotina*, *Androsace bungeana*, *Tofieldia palustris*, *Dryas octopetala*, *Gypsophila uralensis*. На камнях: cop.$_2$ — *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, cop.$_1$ — *Cetraria islandica*, *Alectoria ochroleuca*, *Rhacomitrium lanuginosum*, sol. — *Cladonia amaurocraea*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *Thamnolia vermicularis*.

Отдельные глыбы камней на вершине, высотой 10—15 *м*, образующие скалистый гребень Серебрянского Камня, являются фрагментом пояса холодных гольцовых пустынь. Здесь произрастают отдельные экземпляры *Rhodiola quadrifida*, *Festuca supina*, *Pachypleurum alpinum*, *Dryas octopetala*, которые не дают покрытия. На глыбах — накипные и листоватые лишайники из родов *Rhizocarpon*, *Umbilicaria*. По ложбинам вдоль ручьев заросли *Lagotis uralensis*, *Polygonum bistorta*, *Rhodiola rosea*.

СЕВЕРНЫЙ СКЛОН

Граница горно-лесного пояса отмечена на высоте 840 *м*. Ее образует березово-еловый лес с лиственницей, единично с кедром, каменистый (*1а*). В подлеске: cop.$_1$ — *Juniperus sibirica*, sp. — *Rosa acicularis*, sol. — *Daphne mezereum*. Все валуны (30%) покрыты мхами: cop.$_1$ — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, sp. — *Lophozia lycopodioides*, *Polytrichum commune*, sol. — *Dicranum congestum*. Проективное покрытие травянистого яруса 60%. Его образуют: cop.$_2$ — *Calamagrostis langsdorffii*, cop.$_1$ — *Deschampsia flexuosa*. *Vaccinium vitis-idaea*, sp. — *Thalictrum simplex*, *Geranium silvaticum*, *Polygonum bistorta*, *Angelica silvestris*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*.

Верхняя граница леса (подгольцового пояса) — лиственничное редколесье с лишайниковым покровом (*2а*). В подлеске: cop.$_1$ — *Betula nana*, *Juniperus sibirica*, единично стелющиеся ель, кедр. Общее проективное покрытие 90%. Травяно-кустарничковый ярус образуют: cop.$_1$ — *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, sp. — *V. vitis-idaea*, *Dryas octopetala*, *Arctous alpina*, *Linum boreale*, *Polygonum bistorta*, *Lloydia serotina*, *Pachypleurum alpinum*, *Anemone biarmiensis*. Мхи и лишайники: cop.$_1$ — *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Cladonia alpestris*, *C. silvatica*, *C. rangiferina*, *Cetraria nivalis*, *C. laevigata*, *Alectoria ochroleuca*. 10% занимают каменные россыпи.

С высоты от 970 до 1075 *м* тянется полоса кустарниковых тундр. На профиле представлена ерниковая тундра с кустарничками, мхами и лишайниками (*3а*). Кустарниковый ярус образуют: cop.$_2$ — *Betula nana*, sp. — *Salix arctica*, *Juniperus sibirica*, sol. — *Salix lanata*. Общее проективное покрытие 90%. Наиболее разнообразны кустарнички: cop.$_1$ — *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, sp. — *V. vitis-idaea*, *Dryas octopetala*, *Arctous alpina*, sol. — *Ledum palustre*. Из тра-

вянистых растений отмечены: sp. — *Linum boreale*, *Festuca supina*, *Anemone biarmiensis*, *Potentilla crantzii*, *Pedicularis oederi*, *Pachypleurum alpinum*. Кустистые лишайники: sp. — *Cladonia alpestris*, *C. silvatica*, *C. rangiferina*, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria laevigata*, *C. cucullata*. 10% составляют каменные россыпи.

С высоты от 1075 до 1200 *м* идет полоса кустарничковых тундр. На профиле описана лишайниково-водяниковая тундра (*4а*). Общее проективное покрытие 80%. Травяно-кустарничковый ярус образуют: cop.$_2$ — *Empetrum hermaphroditum*, cop.$_1$ — *Vaccinium uliginosum*, sp. — *V. vitis-idaea*, *Dryas octopetala*, *Tofieldia palustris*, *Androsace bungeana*, *Lloydia serotina*, *Lagotis uralensis*, *Rhodiola rosea*, *Arctous alpina*, sol. — *Loiseleuria procumbens*, *Gypsophila uralensis*. 20% занимают каменные россыпи, покрытые *Rhacomitrium lanuginosum* и лишайниками: sp. — *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria cucullata*, *C. laevigata*, *Cladonia alpestris*, *C. silvatica*, *C. rangiferina*. Территорию выше 1200 *м* до 1290 *м* занимает лишайниковая тундра (*5а*), по составу такая же, как на южном склоне.

Скалистые останцы высотой 10—15 *м* на вершине среди участков лишайниковой тундры представляют пояс холодных гольцовых пустынь.

Применение метода экологического профилирования дало возможность выявить закономерности высотной дифференциации растительности на Серебрянском Камне. На прилагаемом профиле отчетливо видна смена растительности от горно-лесного пояса до пояса холодных гольцовых пустынь и различия в составе растительных сообществ в зависимости от ориентации склонов.

С помощью экологического профиля уточнены высотные границы поясов. На южном склоне они выше, чем на северном. Граница горно-лесного пояса на южном склоне проходит на высоте 884 *м*, подгольцового — на высоте 1020 *м*, горно-тундровый пояс тянется до высоты 1290 *м*, пояс холодных гольцовых пустынь — на высоте 1305 *м*. На северном склоне граница горно-лесного пояса — на высоте 840 *м*, подгольцового — 970 *м*, горно-тундровый пояс, как и на южном склоне, доходит до высоты 1290 *м*, пояс холодных гольцовых пустынь — до 1305 *м*.

В поясе горных тундр выделяются полосы кустарниковых, кустарничковых и лишайниковых тундр, которые сменяют друг друга на склонах. Их высотные пределы на южном склоне также несколько выше, чем на северном. На южном склоне полоса кустарниковых тундр простирается до высоты 1150 *м*, кустарничковых — до 1240 *м*, лишайниковых — до 1290 *м*. На северном склоне полоса кустарниковых тундр доходит до 1075 *м*, кустарничковых — до 1200 *м*, лишайниковых — до 1290 *м*.

Выявленные на профиле закономерности высотной дифференциации растительности можно экстраполировать на всю территорию Тылайско-Конжаковско-Серебрянского горного массива, а также использовать для составления легенды при геоботаническом картографировании.

ЛИТЕРАТУРА

Берг Л. С. Основы климатологии. Л. Гос. уч.-пед. изд-во Наркомпроса РСФСР, 1938.

Говорухин В. С. Высотная поясность растительности Урала.— Вопросы физической географии Урала. М., 1960 (МОИП).

Горчаковский П. Л. Растительность горных тундр Урала. — Зап. Свердл. отд. геогр. о-ва СССР. Вып. 2. Свердловск, Свердловское книжное изд-во, 1955.

Горчаковский П. Л. Горные тундры Урала и пути использования их кормовых ресурсов.— Труды Томского гос. ун-та, сер. биол., 1957, т. 141.
Горчаковский П. Л. О соотношении между горизонтальной зональностью и вертикальной поясностью растительного покрова на примере Урала и прилегающих равнин.— География и динамика растительного покрова. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1965, вып. 42.
Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 48.
Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., «Наука», 1975.
Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Физиономическая и экологическая дифференциация верхней границы леса на Северном Урале.— Зап. Свердл. отд. Всесоюз. бот. о-ва, вып. 5, 1970.
Игошина К. Н. Высокогорная растительность Среднего Урала.— Ж. русс. бот. о-ва, т. 16, № 1, М.— Л., 1931.
Игошина К. Н. Растительность Урала.— Геоботаника, сер. 3, вып. 16. М.— Л., «Наука», 1964.
Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала.— Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.— Л., «Наука», 1966.
Карамышева З. В. Формирование степной растительности на каменистых местообитаниях в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике.— Бот. ж., 1960, т. 45, № 8.
Крылов П. Н. Материал к флоре Пермской губернии. — Труды о-ва естествоисп. при Казанском ун-те, вып. 1, т. VI, 1878.
Лавренко Н. Н. Эколого-динамический принцип построения легенды при крупномасштабном картографировании растительности (на примере подзоны мелколиственных лесов Западно-Сибирской равнины). Новосибирск, «Наука», 1972.
Лукичева А. Н. Закономерности вертикальной поясности растительности, связанные с особенностями рельефа и горных пород (на примере Байкальского хребта).— Геоботанические исследования и динамика берегов и склонов на Байкале. Л., «Наука», 1972.
Прялухина А. Ф. О растительности гольцов и подгольцовой полосы Бикино-Иманского водораздела.— Бот. ж., 1958, т. 43, № 1.
Станюкович К. Ф. Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе, «Дониш», 1973.
Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). Л.— М., «Книга», 1928.
Хренов Л. С. Геодезия. М.— Л., Гослесбумиздат, 1955.
Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1961.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ · 1977

Н. И. АНДРЕЯШКИНА

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА МЕТОДОВ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРИРОСТА ГИПОАРКТИЧЕСКИХ КУСТАРНИКОВ И КУСТАРНИЧКОВ

Продуктивность тундровых фитоценозов изучена слабо, что в значительной степени связано с отсутствием подходящих методик определения годичного прироста у кустарников и кустарничков (Александрова, 1970). Методики, разработанные для других сообществ, оказываются малопригодными для тундровой растительности.

В настоящей статье сравниваются две методики изучения годичного прироста гипоарктических кустарников и кустарничков: по разности фитомасс, взятых в конце и начале вегетационного периода; путем раздельного учета продукции листьев и стеблей. Обе методики принципиально не отличаются от метода «модельного куста». Однако единицей измерения в методе «модельного куста» служит отдельный куст (особь или побег), что увеличивает вариабельность результатов и существенно снижает статистическую обоснованность выводов. Чтобы избежать этого, необходимо брать массовый материал. Кроме того, выбор модельных кустов всегда субъективен из-за отсутствия точных критериев типичности и не всегда возможен (у стелющихся форм растений). Эти недостатки устраняются при учете массы растений на площадках.

Основными объектами исследования были произрастающие на стационаре «Харп» карликовая березка, голубика, брусника, багульник, водяника. Надземная масса растений снята в двух типах тундр (ерниковой мелкокочкарной и кустарничковой пятнистой) в июне и августе 1968—1970 гг. Размер (25×100 *см*, 100×100 *см*) и повторность (7—14) учетных площадок были поставлены в зависимость от размера надземных частей растений и вариабельности фитомассы. Подробнее методика изложена ранее (Андреяшкина, 1971).

Исследования по годичному приросту гипоарктических кустарников и кустарничков показали следующее. Разница между фитомассами одного и того же вида, взятыми в конце и начале вегетационного периода, в большинстве случаев положительна (табл. 1). Исключение составили результаты по бруснике и водянике в ерниковой мелкокочкарной тундре (разница отрицательна). Чтобы установить, существенно ли отличаются осенняя и весенняя фитомассы, определена достоверность разницы по критерию t (Василевич, 1969). Различия считали достоверными при 95%-ном уровне значимости. Получена достоверная разница между надземными массами по березке, голубике, багульнику в кустарничковой пятнистой тундре. У остальных видов растений раз-

Таблица 1

Надземная масса кустарников и кустарничков в начале и в конце вегетационного периода 1968 г. (абсолютно сухой вес, *г/м²*)

Растения	Июнь					Август						
	M	*P*, %	*V*, %	*n*	n_Σ	*M*	*P*, %	*V*, %	*n*	n_Σ	*d*	*t*
Кустарничковая пятнистая тундра												
Березка . .	53,20	15,6	85,3	30	30	87,01	14,4	49,8	12	12	33,81	2,25
Голубика .	12,0	17,4	65,2	14	14	19,76	11,6	40,0	12	12	7,76	2,50
Брусника .	37,52	13,5	23,3	12	3	43,57	9,3	16,0	12	3	6,05	0,93
Водяника .	59,48	16,5	26,1	10	2,5	72,82	9,8	16,3	11	2,75	13,34	1,10
Багульник .	34,97	14,7	44,0	9	9	56,25	13,8	46,0	11	11	21,28	2,28
Ерниковая мелкокочкарная тундра												
Березка . .	112,87	9,9	36,9	14	14	139,01	7,5	26,0	12	12	26,14	1,71
Голубика .	30,58	15,6	51,9	11	11	34,47	13,7	51,2	14	14	3,89	0,58
Брусника .	24,87	16,2	43,0	14	7	24,08	14,0	34,6	12	6	—0,79	0,15
Водяника .	6,98	—	—	14	—	1,37	—	—	14	—	—5,61	1,91

Примечание. *M* — средняя арифметическая; *P* — статистическая ошибка; *V* — коэффициент вариации; *n* — число учетных площадок; n_Σ — обследуемая площадь, *м²*; *d* — разность между фитомассами в августе и июне; *t* — показатель достоверности разности.

ница недостоверна. Из-за малого числа повторностей нет уверенности в том, возросла ли фитомасса от весны к осени.

Количество учетных площадок, необходимое для достоверности различий между фитомассами,

$$n=\frac{\sigma_s}{m^2},$$

где σ_s — величина взвешенной дисперсии двух выборочных совокупностей; m^2 — статистическая ошибка, которая определяется по заданному значению критерия *t*.

Было рассчитано, что объем каждой выборки, при котором разница между надземными фитомассами может быть оценена достаточно надежно, следующий: в кустарничковой пятнистой тундре для водяники — 17 учетных площадок размером 25×100 *см*, для брусники — 28 площадок 25×100 *см*, в ерниковой мелкокочкарной тундре для голубики — 76 площадок 100×100 *см*. Как показывают эти величины, применять изложенный метод в сообществах гипоарктических кустарников и кустарничков нецелесообразно из-за чрезвычайной трудоемкости.

В этих сообществах более удобен способ раздельного учета продукции листьев и стеблей, при котором определяется масса побегов (листья+стебли) текущего года и прирост стеблей прошлых лет.

Масса побегов текущего года была выявлена путем расчленения фитомассы 5—8 учетных площадок (размером 100×100 *см* для березки, голубики, багульника и 25×100 *см* для брусники, водяники) на составляющие ее части: побеги текущего года и прошлых лет (табл. 2).

Прирост стеблей прошлых лет у кустарников и кустарничков, по литературным данным, мал (Родин, Базилевич, 1965; Bliss, 1962). По нашим предварительным данным, он укладывается в пределы статистической ошибки определения массы стеблей прошлых лет. Так, в

Таблица 2

Надземная масса структурных частей кустарников и кустарничков в конце вегетационного периода 1968 г. (абсолютно сухой вес, г/м²)

Растения	Побеги текущего года			Побеги прошлых лет				
	$M \pm m$	P, %	V, %	$M \pm m$	P, %	V, %	n	n_Σ
Кустарничковая пятнистая тундра								
Березка	15,47±2,49	16,9	45,5	71,99±15,5	21,5	60,9	8	8
Голубика	5,58±0,86	15,4	43,4	12,81±2,01	15,7	44,3	8	8
Брусника	5,0±0,60	12,0	16,3	38,64±4,16	11,0	14,5	7	1,75
Водяника	9,12±1,64	18,0	20,2	59,48±8,32	14,0	15,7	5	1,25
Багульник . . .	10,09±1,93	19,1	46,8	41,45±8,39	20,2	49,5	6	6
Ерниковая мелкокочкарная тундра								
Березка	22,43±2,47	10,0	29,2	111,63±14,4	12,6	33,5	7	7
Голубика	6,27±1,63	26,0	68,9	16,91±4,42	26,1	69,1	7	7
Брусника	1,60±0,24	15,0	27,4	23,18±4,16	17,1	33,7	7	3,5

ерниковой мелкокочкарной тундре прирост стеблей прошлых лет (определен путем деления веса стеблей на их возраст) у голубики составил 6,9%, у березки 3,8% по отношению к их массе (при числе повторностей, соответственно, 25 и 35). Ошибка определения массы стеблей прошлых лет больше 10% (см. табл. 2). Следовательно, массу побегов текущего года у кустарников и кустарничков можно принимать равной их годичному приросту.

Масса побегов текущего года определена на протяжении трех вегетационных периодов. В каждый момент исследования надземная масса была разной, поэтому массы отдельных структурных частей растений (в том числе листья и стебли текущего года) тоже были разными. Изменение их во времени не могло быть замеченным. Чтобы выявить последнее, проделано следующее:

1. В каждый момент исследования определена структура фитомассы (соотношение различных частей растений, выраженное в процентах к общей массе).

2. В каждый момент исследования учтена масса побегов прошлых лет.

3. Для каждого вида растений вычислена средневзвешенная масса побегов прошлых лет по выборкам, взятым в разные годы.

4. Путем перемножения этой средней арифметической на процент того или иного структурного элемента получена масса структурных частей растений.

Наиболее прост способ выражения структуры фитомассы, когда за 100% принимают всю надземную массу. Если исследования проводятся в разные годы и в разное время года, отсутствие или наличие побегов текущего года (весна или осень) приводит к изменению соотношения веса всех частей растения, в том числе и тех, вес которых за лето не изменился. Приняв за 100% многолетнюю часть растений (т. е. массу побегов прошлых лет), а массу побегов текущего года выразив как надбавку к 100%, можно в значительной мере избежать этих кажущихся изменений структуры.

Таблица 3

Масса структурных частей ($M \pm m$) вечнозеленых растений кустарничковой пятнистой тундры, г/м²

Растение и его части	Июнь 1968 г.	Август 1968 г.	Август 1969 г.	Август 1970 г.
Брусника				
Побеги текущего года:				
листья	—	4,97±0,61	7,41±0,88	3,91±0,30
стебли	—	0,55±0,06	0,82±0,07	0,37±0,03
Побеги прошлых лет:				
живые листья	31,91±2,04	32,04±2,07	28,74±1,91	27,96±1,78
отмершие листья	0,33±0,21	0,45±0,09	0,42±0,13	0,21±0,05
живая часть стеблей	8,28±0,58	8,28±0,66	12,02±0,90	13,01±0,84
отмершая часть стеблей	0,66±0,06	0,41±0,05		
Багульник				
Побеги текущего года:				
листья	—	9,74±1,02	7,43±0,95	4,55±0,51
стебли	—	1,50±0,16	1,12±0,13	0,65±0,09
Побеги прошлых лет:				
живые листья	13,33±1,13	11,94±1,17	10,78±0,97	10,41±0,88
отмершие листья	—	0,93±0,24	2,0±0,36	0,28±0,05
живая часть стеблей	30,76±2,46	31,22±2,55	33,68±2,75	35,77±2,83
отмершая часть стеблей	2,37±0,30	2,37±0,26		

Вычисление средневзвешенных масс побегов прошлых лет по наблюдениям разных вегетационных периодов позволяет значительно снизить статистическую ошибку, так как число площадок резко возрастает. Против этого может быть выдвинуто возражение, заключающееся в том, что в связи с ежегодным приростом кустарников и кустарничков масса побегов прошлых лет может существенно изменяться. Это возражение опровергается следующим:

1. Прирост стеблей прошлых лет укладывается в величину статистической ошибки определения их массы, поэтому при суммировании масс его можно считать пренебрежимо малым.

2. Кроме прироста, ежегодно происходит опад, что стабилизирует величину фитомассы.

3. Доверительные интервалы для генеральных средних масс побегов прошлых лет, вычисленные по каждому моменту наблюдения, в значительной степени перекрываются.

Различия между выборочными дисперсиями, вычисленными по наблюдениям в разные годы, почти всегда недостоверны по критерию Фишера, хотя объемы выборок довольно велики.

Два указанных обстоятельства позволяют относить все выборки к одной и той же генеральной совокупности.

4. Наконец, прямое вычисление влияния условий отдельных лет (дисперсионный анализ, градации фактора — отдельные годы) показало, что это влияние мало и не достигает 10%. Остальная часть общего влияния, очевидно, обусловлена факторами, связанными с пространственным размещением растений.

В результате масса побегов прошлых лет у кустарников и кустарничков, учтенная в целом на 10—60 м², определена со статистической

ошибкой около 10%. С достаточно высокой точностью также рассчитана масса структурных частей растений (табл. 3). Используя изложенную методику расчета массы структурных частей растений, можно выявить (наряду с приростом) величину опада листьев у вечнозеленых кустарников и кустарничков. Для этого необходимо сопоставление биомассы листьев за ряд лет (Андреяшкина, Горчаковский, 1972).

Выводы

Сравнение методов учета годичного прироста у гипоарктических кустарников и кустарничков показало преимущество способа раздельного учета продукции листьев и стеблей в связи с меньшей вариабельностью результатов определения. Так, по разностям фитомасс из-за случайных отклонений (вследствие в основном неравномерного размещения растений по площади участка) можно получить результат с отрицательным знаком. При раздельном учете продукции листьев и стеблей такой результат получить невозможно, как невозможен прирост с отрицательным знаком. При оценке прироста кустарников и кустарничков по разнице между осенним и весенним учетом фитомассы (12—14 площадок) достоверность получается невысокой ($t=2$). Определение массы побегов текущего года путем расчленения фитомассы на составляющие ее части дает высокую достоверность средних значений ($t \geqslant 5$—7) на 7—8 учетных площадках.

При раздельном учете продукции листьев и стеблей точность определения прироста растений выше, затрата труда меньшая, и сохраняются участки, что важно при многолетних исследованиях.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Надземная и подземная масса растений в сообществах разных подзон Арктики.— Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970.

Андреяшкина Н. И. К методике определения надземной массы кустарников и кустарничков лесотундры.— Экология, 1971, № 2.

Андреяшкина Н. И., Горчаковский П. Л. Продуктивность кустарниковых, кустарничковых и травяных сообществ лесотундры и методика ее оценки.— Экология, 1972, № 3.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., «Наука», 1969.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.— Л., «Наука», 1965.

Bliss L. C. Net primary production of tundra ecosystems.— Die Stoffproduction der Pflanzendecke. Stuttgart, 1962.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ · 1977

Г. И. ТАРШИС, Т. А. КОМАРОВА

О ВИДОВЫХ ОСОБЕННОСТЯХ СТРУКТУРЫ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ТРАВЯНИСТЫХ ПОЛИКАРПИКОВ

При выяснении вопросов, связанных со структурой и ярусностью естественных и искусственных фитоценозов, при изучении аллелопатии, а также при решении некоторых проблем систематики существенное значение имеет знание структурных особенностей корневых систем растений.

Как известно, корни по своей структуре менее пластичны, чем другие органы растений. По наблюдениям М. С. Шалыта (1968), общий облик корневой системы типчака, ее форма, ветвление корней, направление их роста, консистенция, окраска и другие признаки более или менее одинаковы в различных степных фитоценозах Стрелецкой и Хомутовской степей, Аскании-Нова, Присивашья, Центрального Казахстана, а также в предгорьях и на яйлах Крыма. Те же закономерности отмечаются и при сопоставлении корневых систем ковылей, полыней, посевной люцерны и многих других растений, произрастающих в условиях различных местообитаний.

Специфика морфологии корневой системы, как отмечают многие ризологи, позволяет использовать ее в качестве видового признака, а иногда и в качестве критерия более крупных таксонов. Роджерс (Роджерс, Хэд, 1968), многие годы изучавший рост и развитие корневых систем деревьев с помощью стационарной подземной лаборатории, относил к видовым признакам растений следующие: глубину проникновения корней, горизонтальное их разрастание, угол наклона боковых корней к главному, к почве и т. д.

Пользуясь перечисленными выше признаками, вполне можно при изучении лесных фитоценозов проводить разделение корней деревьев и кустарников по видам и довольно точно устанавливать соотношение корней разных пород в подземной массе фитоценоза.

Однако при изучении подземной части травянистых и полукустарничковых фитоценозов, в которых она почти полностью состоит из довольно тонких корней, практически невозможно выделять корни по их принадлежности разным видам, пользуясь только морфологическими признаками.

Изучение структуры подземных органов травянистых многолетников, проведенное нами в различных фитоценозах степной, лесостепной, лесной и тундровой зон СССР, показало, что для определения видовой принадлежности корней и корневищ можно использовать их анатомические особенности. Анатомический метод определения подземных органов травянистых многолетников апробировался также и для условий

агрофитоценозов. С помощью этого метода было проведено разделение корней культурных и сорных растений (Таршис, 1973).

В литературе имеется ряд доказательств того, что корни сохраняют свои структурные особенности и в различной экологической обстановке, причем нередко признак, специфичный для вида, является также характерным признаком более крупного таксона: секции, подрода, рода и т. д. (Шалыт, 1968). Однако, как происходит формирование специфичных структурных особенностей подземных органов травянистых растений, до сих пор не изучено.

Мы попытались проанализировать процесс морфогенеза и гистогенеза корней, происходящий на начальных этапах онтогенеза некоторых травянистых многолетников.

Растения выращивали из семян на делянках опытного участка Свердловского педагогического института. В качестве объекта исследования были выбраны двадцать три вида семейства сложноцветных (Compositae), принадлежащих к шести трибам[1] (артишоковые, антимидейные, крестовниковые, девясиловые, вернониевые, цикориевые). Морфологическому и анатомическому анализу подвергали корневые системы всех видов в возрасте одного, двух, трех, четырех и пяти месяцев. Для отбора образцов использовали метод сухой откопки. В каждую пробу отбирали не менее двадцати пяти экземпляров. После отмывки от почвы производили измерение длины и объема подземной и надземной частей и фиксацию подземных органов в 85%-ном этиловом спирте. Поперечные срезы корней делали от руки, обрабатывали флороглюцином, концентрированной соляной кислотой и раствором йода в йодистом калии. Для продолжительного сохранения микропрепаратов срезы заключали в глицерин. Исследование микропрепаратов производили с помощью микроскопа МБР-1 при увеличениях 56—600 раз, зарисовки — через рисовальный аппарат РА-5, измерение — с помощью винтового окуляр-микрометра.

Анатомо-морфологические исследования показали, что уже на самых ранних этапах онтогенеза растений у них проявляются специфичные морфологические и анатомические признаки.

Резко различаются корневые системы по степени ветвления, по относительной толщине и длине стержневого корня и боковых корней первого порядка. Перечисленные признаки, определяющие облик корневой системы, действительно являются видовыми признаками. В этом можно убедиться, сравнивая, например, корневую систему козлобородника восточного (*Tragopogon orientalis*), состоящую из стержневого корня, покрытого редкими боковыми корешками первого порядка, с обильно ветвящейся корневой системой трехреберника непахучего (*Tripleurospermum inodorum*).

Весьма специфичны такие особенности в морфологии корней, как расположение на стержневом корне боковых корней. Например, у василька альпийского они образуются по всей длине стержневого корня (рис. 1), а у василька лазуревого (*Centaurea cyanus*) их образование ограничено зоной от апикального конца до середины корня.

Все эти детали в целом создают четко выраженный морфологический тип корневой системы растения. Особенности, отмечаемые при морфологическом анализе структуры корневых систем, могут быть подтверждены цифровыми данными. В табл. 1 приведены некоторые из

[1]По классификации П. П. Полякова (1967).

результатов измерений длины и объема корней травянистых Compositae, находящихся в возрасте одного месяца. Кроме того даны результаты измерений длины и объема надземной части растения, а также отношение размеров подземных и надземных органов. Эти данные наглядно иллюстрируют неравномерность роста подземных и надземных органов растений. Хотя на начальных этапах развития растений скорость роста в длину у побегов и корней примерно одинакова, характер их ветвления различен. Обычно для побегов характерно более энергичное ветвление, приводящее к быстрому увеличению объема надземных органов. Как правило, объем побегов превышает объем корней растений в десятки раз. Например, у василька лазуревого (*Centaurea cyanus*) объем побегов больше объема корней в 20 раз, у анациклуса лекарственного (*Anacyclus officinarum*) — в 25 раз, у нивяника обыкновенного (*Leucanthemum vulgare*) — в 13 раз (см. табл. 1).

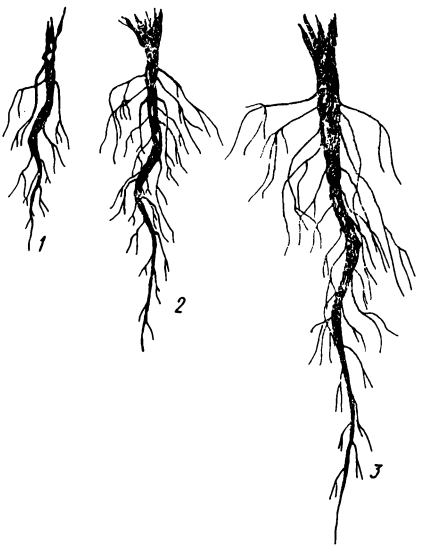


Рис. 1. Структура корневой системы василька альпийского.
Возраст, месяцев:
1 — один; *2* — два; *3* — три.

Исключение среди изучаемых растений представляет бородавник обыкновенный, у которого объем побегов в два раза меньше объема корней. Мы попытались выяснить, чем вызваны такие различия в развитии подземных органов травянистых поликарпиков на ранних этапах жизни, для чего провели детальный анатомический анализ поперечных срезов базальной части корней. Как показали наблюдения, существуют довольно четко выраженные взаимосвязи между внутренней структурой корней и их размерами. По нашему мнению, чем слабее развита ксилема, тем большего объема достигают корни. Например, у бородавника

Таблица 1

Длина и объем корней и побегов некоторых травянистых сложноцветных

Вид	Длина, *см*		$\frac{b}{a} \cdot 100$	Объем, *см*³		$\frac{b}{a} \cdot 100$
	Корни, *a*	Побеги, *b*		Корни, *a*	Побеги, *b*	
Ромашка ободранная	18,0	19,7	109	0,3	3,7	1233
Нивяник обыкновенный	14,7	12,8	87	0,1	1,3	1300
Полынь горькая	18,1	15,8	87	0,2	2,5	1250
Василек альпийский	19,5	17,3	88	0,5	3,0	600
Василек лазуревый	14,9	52,2	350	0,5	10,0	2000
Сильфия пронзеннолистная	17,1	16,8	98	0,6	4,2	700
Бородавник обыкновенный	13,5	11,2	83	0,2	0,1	50
Пижма обыкновенная	9,3	10,1	109	0,2	1,3	650
Анациклус лекарственный	11,4	34,8	305	0,3	7,5	2500

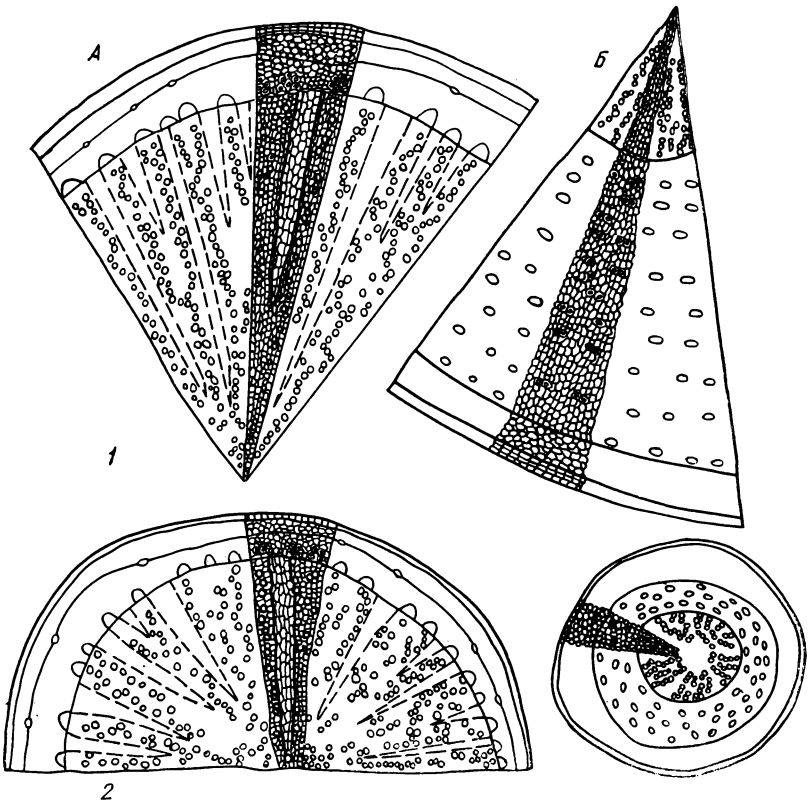


Рис. 2. Схема строения корня василька лазуревого (*А*) и василька альпийского (*Б*).

Возраст, месяцев: *1* — три; *2* — один.

обыкновенного (*Lapsana communis*) в возрасте одного месяца еще очень слабо развита ксилема, ее радиус почти в 5 раз меньше, чем у василька лазуревого, в 4 раза меньше, чем у сильфии пронзеннолистной (*Silphium perfoliatum*). По-видимому, в связи со слабым развитием ксилемы, бородавник и развивает более длинные стержневые корни, значительно превосходящие в объеме надземные органы. Несомненно, что для доказательства существования корреляции между степенью развития ксилемы и размерами подземных органов растения (длиной, объемом, поверхностью) необходимы дальнейшие исследования на большем количестве видов. Однако уже сейчас, в результате проведенных анатомических исследований, можно прийти к заключению, что между видами существуют довольно резкие различия в структуре и размерах ксилемы, флоэмы, центрального цилиндра и коровой части корня. У большинства видов эти различия проявляются уже на ранних этапах онтогенеза. Так, при сравнении структуры базальной части корня 23 видов семейства Compositae выявляются следующие специфические признаки: тип структуры ксилемы, ее размеры, наличие «ложной сердцевины», наличие и местоположение в корне элементов механической ткани — склеренхимных волокон или склереид, расположение и относи-

Таблица 2

Радиус структурных элементов одномесячных и трехмесячных корней некоторых травянистых поликарпиков семейства сложноцветных, *мм*

Вид	Один месяц					Три месяца				
	Корень	Центральный цилиндр	Ксилема	Вторичная кора	Первичная кора	Корень	Центральный цилиндр	Ксилема	Вторичная кора	Первичная кора
Девясил большой	12,3	6,6	5,7	0,9	5,7	22	17,6	11,4	6,2	4,4
Девясил высокий	11,4	6,6	3,7	2,9	4,8	19,8	17,6	9,9	7,7	2,2
Анациклус лекарственный	2,2	1,8	1,3	0,5	0,4	7,7	6,6	6,0	0,6	1,1
Серпуха обыкновенная	2,2	1,3	0,9	0,4	0,9	4,4	2,6	2,2	0,4	1,8
Трехреберник непахучий	8,8	6,1	5,3	0,8	2,7	14,3	12,8	9,9	2,9	1,5
Мордовник шароголовый	13,0	9,0	5,3	3,7	4,0	28,6	27,3	15,4	11,9	1,3
Пижма обыкновенная	2,9	1,8	1,3	0,5	1,1	8,8	6,6	5,5	1,1	2,2
Альфредия поникшая	10,3	5,0	2,2	2,8	5,3	11,0	9,9	3,3	6,6	1,1
Календула лекарственная	11,7	9,7	8,4	1,3	2,0	17,6	14,3	11,0	3,3	3,3
Тысячелистник обыкновенный	2,2	1,3	0,9	0,4	0,9	4,8	2,6	2,2	0,4	2,2
Лопух войлочный	8,4	5,9	3,7	2,2	2,5	22,0	19,8	12,1	7,7	2,2
Козлобородник восточный	9,2	7,5	5,5	2,0	1,7	23,1	20,9	12,1	8,8	2,2
Цикорий обыкновенный	9,2	7,9	2,6	5,3	1,3	46,2	42,9	14,3	28,6	3,3
Онопордум колючий	11,4	8,6	4,4	4,2	2,8	30,8	28,6	13,2	15,4	2,2
Пупавка красильная	6,6	4,8	3,3	1,5	3,3	9,2	7,0	6,2	0,8	2,2
Ромашка ободранная	5,3	4,2	3,7	0,5	1,6	16,5	14,3	13,2	1,1	2,2
Нивяник обыкновенный	4,0	2,4	1,8	0,6	1,6	5,5	3,3	2,2	1,1	2,3
Полынь обыкновенная	4,8	3,3	2,6	0,7	1,5	8,8	5,5	4,4	1,1	3,3
Полынь горькая	6,4	4,2	3,7	0,5	2,2	13,2	11,0	7,7	3,3	2,2
Василек альпийский	8,8	6,6	4,6	2,0	2,2	18,7	15,4	4,8	10,6	3,3
Василек лазуревый	10,8	9,2	7,5	1,6	1,7	22,0	19,8	18,4	1,4	2,2
Сильфия пронзеннолистная	11,0	7,5	6,3	1,2	2,5	14,3	11,0	8,8	2,2	3,3
Бородавник обыкновенный	4,6	3,3	1,5	1,8	1,3	25,3	23,1	17,6	5,5	2,2

тельные размеры первичной и вторичной флоэмы, величина и структура коровой части корня, наличие аэренхимы, характер заложения боковых корней и структуры эндодермы.

Существование видоспецифичных анатомических признаков лучше всего можно проследить, сравнивая структуру корней близкородственных видов. Так, у василька лазуревого уже в одномесячном возрасте отчетливо проявляется характерное для вида расположение сосудов первичной и вторичной ксилемы и значительно более мощное развитие вторичной ксилемы, чем коры, особенно по сравнению с васильком альпийским. У последнего в процессе онтогенеза наблюдается интенсивное образование клеток коры, а рост ксилемы протекает в замедленном темпе (рис. 2; табл. 2). Все структурные особенности корня у василька альпийского так же, как и у других видов, проявляются уже на ранних этапах онтогенеза. В центральном цилиндре одномесячного корня хорошо заметна «сердцевина», образованная паренхимными клетками, аналогичными по форме и размерам клеткам паренхимных лучей. Уже на протяжении первых трех месяцев роста корней значительно изменяются не только размеры их основных структурных элементов (центрального цилиндра, первичной и вторичной коры, пробки), но и соотношение этих элементов. Например, у календулы лекарственной в процессе дифференцирования клеток камбия значительно быстрее

формируются элементы древесины, чем элементы коры, в результате чего у трехмесячных растений радиус ксилемы почти в четыре раза превышает радиус вторичной коры.

У онопордума колючего и альфредии поникшей увеличение размеров корня в этот же период происходит в большей степени за счет образования вторичной коры. У альфредии радиус коры в два раза превышает радиус ксилемы.

Из всех исследованных видов наибольшей скоростью деления клеток камбия и формирования вторичной флоэмы корня характеризуется цикорий обыкновенный. Радиус его корня к трем месяцам достигает 46 *мм*, а центрального цилиндра 42—43 *мм*.

Более быстрое формирование клеток флоэмы по сравнению с формированием элементов ксилемы и раннее накопление в клетках паренхимы коры сферокристаллов инулина приводят к тому, что у корней цикория обыкновенного к третьему месяцу жизни начинает превалировать функция запаса органических веществ над остальными функциями. Специфика структуры корня связана со спецификой его функциональной деятельности. У козлобородника восточного, относящегося так же, как и цикорий обыкновенный, к трибе цикориевых, в отличие от цикория происходит более интенсивное развитие ксилемы, чем коры. Аналогичным образом идет развитие корня бородавника обыкновенного, василька лазуревого, девясила большого, трехреберника непахучего, т. е. видов, принадлежащих к разным таксонам.

Таким образом, уже на ранних этапах онтогенеза растений происходит образование специфичных для каждого из исследованных видов структурных элементов.

ЛИТЕРАТУРА

Поляков П. П. Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата, «Наука», 1967.

Роджерс У. С., Хэд Г. К. Исследование корней плодовых деревьев с помощью панелей для наблюдения и периодического фотографирования.— Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. М., Изд-во АН СССР, 1968.

Таршис Г. И. Анатомический метод диагностики подземных органов растений в естественных и искусственных фитоценозах.— Экология, 1973, № 2.

Шалыт М. С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов СССР. (Реферативный доклад по опубликованным работам). Л., 1968.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ · 1977

И. К. КИРШИН, Н. Т. СТЕРЛЮГИНА, Л. Д. НОВОЖИЛОВА, Е. А. МИЩЕНКО

ДЕЙСТВИЕ ХЛОРХОЛИНХЛОРИДА НА РОСТ СТЕБЛЯ ЗЛАКОВ И СВЯЗЬ ЭТОГО ДЕЙСТВИЯ С СОДЕРЖАНИЕМ ФИТОГОРМОНОВ

С конца 40-х годов внимание многих исследователей привлекает воздействие на растения синтетических веществ под общим названием «ретарданты» (Mitchell и др., 1949; Wirwille, Mitchell, 1950; Marth и др., 1953; Tolbert, 1960; Cathey, 1964; Чайлахян, Кочанков, 1967). По химическому строению эти вещества не однородны, но все они в противоположность гиббереллину тормозят линейный рост стебля и листьев, не вызывая при этом патологических изменений, усиливают зеленую окраску листьев, стимулируют кущение, задерживают цветение длиннодневных растений. Ростовые изменения побегов, вызываемые ретардантами, подобны изменениям, связанным с действием яркого света при низкой температуре и короткого фотопериода.

Из числа испытанных к настоящему времени ретардантов более изучены 4-гидрокси-5-изопропил-2-метилфенил-триметил аммоний хлорид, 1-пиперидин карбоксилат (АМО-1618), 2, 4-дихлорбензил-трибутилфосфоний хлорид (Фосфон-Д) и 2-хлорэтил-триметил аммоний хлорид или хлорхолинхлорид (ССС). Последний обладает более универсальным действием и высокой эффективностью (Cathey, Stuart, 1961). Он не токсичен, легко проникает в ткани и довольно быстро вызывает эффект торможения, в силу чего получил наибольшее применение в исследованиях роста и морфогенеза растений и в практике растениеводства как средство предотвращения полегания зерновых культур (Чайхалян и др., 1967; Лебедева, 1968).

Как показали исследования (Cathey, 1964; Sachs, 1965), задержка роста стебля под действием ССС происходит вследствие снижения интенсивности деления клеток в субаникальной зоне и торможения роста клеток в фазу растяжения.

Ретарданты вызывают изменение обмена веществ в растениях. Толберт (Tolbert, 1960) полагает, что ССС влияет на рост растений через метаболизм фосфатов. Выяснено, что ССС влияет на обмен углеводов, аминокислот, на синтез белка (Stoddart, 1965; Linser и др., 1965; Berry, Smith, 1970; Харанян, 1969; Гаджиева, 1971, и др.) и на обмен нуклеиновых кислот (Кудрявцева, 1970; Туркова, Калинина, 1970).

В литературе имеются сообщения о влиянии ретардантов на содержание фитогормонов. На основании данных о снижении синтеза гиббереллина грибом-продуцентом при добавке ретардантов в питательную среду (Kende и др., 1963; Ninnemann и др., 1964; Harada, Lang, 1965) предполагается, что ССС тормозит рост растений путем уменьшения

в них содержания гиббереллиноподобных веществ. При обработке растений ретардантами было показано снижение содержания гиббереллинов в семенах ипомеи голубой (Zeevaart, 1966), фасоли (Dale, Felippe, 1968), в проростках пшеницы (Щербаков, Маштаков, 1968). По данным Локхарта (Lockhart, 1962) и Зифарта (Zeevaart, 1964), добавкой экзогенного гиббереллина можно было преодолеть тормозящее действие ССС на растения фасоли и ипомеи голубой. Но в ряде случаев обработка растений ССС не влияла или даже повышала содержание эндогенных гиббереллинов, например, в опытах с гладиолусом (Halevy, Shilo, 1970) и с гигантским горохом (Чумаковский, 1968).

Кураиши и Муир (Kuraishi, Muir, 1963) определяли содержание ауксинов в растениях гороха при обработке ССС. В концентрации 10^{-4} М этот ретардант вызывал уменьшение активности ауксинов по биотесту на 50%, а в концентрации 10^{-1} М — почти на 90%. Снижение содержания ауксинов в растениях при обработке ССС показано В. А. Щербаковым (1969) и в ряде других работ (Knypl, 1971). Но есть также данные, свидетельствующие о повышении содержания ауксинов при обработке растений ССС (Teltscherova, 1969).

Из этого небольшого обзора можно заключить, что действие ССС на растения изучено еще недостаточно. Нужны дополнительные сведения о влиянии ретарданта на рост растений в разные фазы, на активность регуляторов роста непосредственно в зоне роста. В 1970—1971 гг. мы провели опыты, в которых изучали влияние ССС на рост междоузлия стебля овса посевного (*Avena sativa*) и костра безостого (*Bromus inermis*) и определяли в растущих междоузлиях содержание ауксинов и гиббереллиноподобных веществ.

МЕТОДИКА

В 1970 г. испытывали действие доз и способов обработки растений. Костер безостый сорт «Свердловский-38» был посеян 25 мая в цинковые сосуды, наполненные темно-серой слабо подзолистой почвой, удобренной из расчета 0,15 *г* N; 0,10 *г* P_2O_5 и 0,10 *г* K_2O на 1 *кг* абсолютно сухого веса. Обработку растений ССС проводили двумя способами в разные сроки. В одной серии вариантов растения опрыскивали 1%-ным водным раствором в фазе полного развертывания пластинки 3, 4, 5, 6 и 7-го листьев. Расход раствора — 1,5 *мл* на сосуд (0,15 *мл* на одно растение). Во второй серии наносили ланолиновую пасту, содержащую 1% ССС, на пластинку 3, 4, 5, 6 и 7-го листьев в момент полного ее развертывания по 150 *мг* на растение. У обработанных и необработанных растений в конце августа измеряли длину отдельных междоузлий главного побега.

Овес «Орел» был посеян 20 мая с шириной междурядий 15 *см* при норме высева из расчета 6,5 млн. всхожих зерен на 1 *га*. Перед посевом в почву было внесено удобрение ($N_{60}P_{60}K_{60}$). В начале фазы выхода в трубку (22 июня) было отмечено 27 отрезков рядков, длиной 50 *см*, и произведено опрыскивание растений на этих отрезках раствором ССС следующих концентраций: 0; 0,25; 0,50; 0,75; 1,00; 1,25; 1,50; 1,75; 2,00% в трехкратной повторности. Расход раствора — 3 *мл* на отрезок рядка (из расчета 400 *л* на 1 *га*). У растений отмечали даты колошения и цветения, а также измеряли длину отдельных междоузлий главного побега. В фазе развертывания 6-го листа (11 июля) на других отрезках рядков растения опрыскивали 1%-ным раство-

ром ССС. В следующем опыте с овсом 15 июля при полном развертывании пластинки последнего на главном побеге листа (7-го) были подобраны 150 одинаковых растений. Методом рандомизации и неорганизованных повторений они были распределены на 5 вариантов и обработаны путем нанесения на основание пластинки последнего листа 150 *мг* ланолиновой пасты, содержащей ССС в концентрациях 0; 0,50; 1,00; 1,50 и 2,00%. После появления верхушки метелки (18 июля) ежедневно измеряли высоту побегов, а при уборке — длину междоузлий стебля и соцветия главного побега.

В 1971 г. овес был посеян 14 июня. 24 июля в начале фазы выхода в трубку были отбиты площадки 25×30 *см* (по два рядка), и на них в тот же день растения опрыскивали (по 3 *мл*) 1%-ным раствором ССС. На контрольных площадках растения опрыскивали дистиллированной водой. В этом же году был проведен вегетационный опыт с овсом и костром безостым. Посев произведен 2 июня. Однократная обработка растений 2,5%-ным водным раствором ССС сделана 9 июля в фазу выхода в трубку. Во всех опытах перед опрыскиванием в растворы добавлялся детергент ОП-7 по 5—6 капель на 50 *мл*.

В некоторых опытах однократно через 2—4 дня или несколько раз после обработки растений ССС отбирали пробы для определения содержания (активности) ауксинов и гиббереллиноподобных веществ (ГПВ). У растений препарировали стебель, быстро измеряли длину, брали навеску из тканей растущих междоузлий (1 *г* для определения ауксинов и 2,5 *г* для определения ГПВ) и фиксировали ее в парах кипящего этанола. Часть проб сразу же пускали в анализ, а часть сушили при температуре 60° и хранили в эксикаторе до зимы.

При определении ауксинов свежие навески замораживали, растирали в холодной ступке, переносили в маленькие колбы, заливали холодным метанолом и экстрагировали в холодильнике в течение 12 *ч*. После экстракции жидкость декантацией переносили в фарфоровые чашечки, выпаривали в токе воздуха, сухой остаток заливали 0,2—0,3 *мл* этанола и наносили на две полоски хроматографической бумаги. Хроматограммы разгоняли восходящим током смеси изопропанол — аммиак — вода (80 : 10 : 10). Фронт растворителя пропускали на 20 *см*. Перед разгонкой нанесенный экстракт очищали от пигментов и липоидов, сгоняя их на короткий конец хроматограммы током толуола. В ряде случаев после разгонки экстракта в указанной выше смеси растворителей через хроматограммы после высушивания пропускали на 25 *см* растворитель гексан — хлороформ — вода (75 : 15 : 10). В качестве свидетеля каждый раз одновременно хроматографировали 0,01%-ный раствор β-индолилуксусной кислоты (ИУК).

После разгонки хроматограммы высушивали на воздухе и проявляли на биотесте прямого роста отрезков колеоптилей овса по методике, описанной в нашей прежней работе (Киршин, Баева, 1966). Часть хроматограмм свидетеля проявляли реактивом Сальковского в модификации Гордона и Вебера (Gordon, Weber, 1951).

При определении гиббереллиноподобных веществ навески подвергали экстракции этилацетатом. Экстракт центрифугировали в течение 5 *мин* при 2,5 тыс. *об/мин*, надосадочную жидкость сливали, высушивали и остаток растворяли последовательно в 5 *мл* хлороформа, 1 *мл* метанола и 4 *мл* воды при pH3. Полученную смесь центрифугировали при 5 тыс. *об/мин* в течение 5 *мин*. Хлороформовая фаза отбрасывалась, а из водно-спиртовой фазы ГПВ трехкратно реэкстрагировали

этилацетатом. Реэкстракт выпаривали, сухой остаток растворяли в 0,3 *мл* этанола, наносили на две бумажные хроматограммы, разгоняли восходящим током смеси изопропанол — уксусная кислота — вода (40 : 10 : 50). Высушенные хроматограммы проявляли на биотесте роста проростков карликового гороха «Пионер Г-1» по методу, описанному в работе Т. С. Муромцева и Н. В. Русановой (1962). Часть хроматограмм проявляли сразу же после высушивания, а часть хранили до зимы в эксикаторе.

Результаты измерения длины отрезков колеоптилей овса при определении ауксинов и длины недельных проростков гороха при определении ГПВ выражены в процентах прироста на элюатах из двухсантиметровых полосок хроматограмм к приросту на элюате контрольной полоски, вырезанной из той же хроматограммы ниже линии нанесения стартового пятна.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Рост стебля. Обработка растений ССС вызывала торможение роста междоузлий у формирующихся удлиненных побегов костра безостого. В результате опрыскивания растений в момент полного развертывания пластинки 3-го листа, когда еще не начался рост стебля, длина образовавшихся позднее пяти удлиненных междоузлий оказалась достоверно меньше длины соответствующих междоузлий необработанных растений (рис. 1, кривая *4*). Опрыскивание при полном развертывании пластинки 4-го листа, в самом начале роста первого удлиненного междоузлия, развившегося у основной массы растений над узлом 3-го листа, затормозило рост этого и пяти последующих междоузлий (кривая *3*).

Обработка растений в фазе полного развертывания пластинки 5-го листа, когда 1-е удлиненное междоузлие уже выросло, а 2-е, расположенное ниже места отхождения 5-го листа, находилось в состоянии роста, не повлияла на конечную длину этих междоузлий, но значительно затормозила рост позднее формирующихся 3, 4, 5, 6 и 7-го междоузлий (кривая *2*). Точно так же опрыскивание растений ССС в последующие два срока не влияло на рост уже растущих в момент обработки 3-го и 4-го междоузлий, но тормозило рост последующих (кривые *5*, *6*. Кривая *1* — контроль, без обработки).

Эффект ССС, наносимого на один лист в виде 1%-ной ланолиновой пасты, был меньше, чем при обработке растений путем опрыскивания водным раствором. Тормозящее действие ретарданта при этом распространялось на междоузлия, расположенные выше места отхождения пластинки листа, на который наносилась паста, и на 1—2 последующих междоузлия. Общая длина стебля главного побега при нанесении ССС в виде пасты была больше длины стебля главного побега в соответствующих вариантах обработки путем опрыскивания всего растения (табл. 1).

В первом опыте с овсом к моменту опрыскивания растений рост мезокотиля, междоузлия над колеоптильным узлом и междоузлия над 1-м листом уже был завершен. Длина этих междоузлий, соответственно, составляла в среднем 10,5±0,2; 6,2±0,1 и 3,8±0,1 *мм*. Междоузлия над узлом 2-го и 3-го листьев находились в состоянии роста. Средняя длина междоузлий была 12,1±0,2; 25,5±0,9 и 4,2±0,1 *мм*. В процессе последующего роста междоузлия над узлом 2-го и 3-го листьев удли-

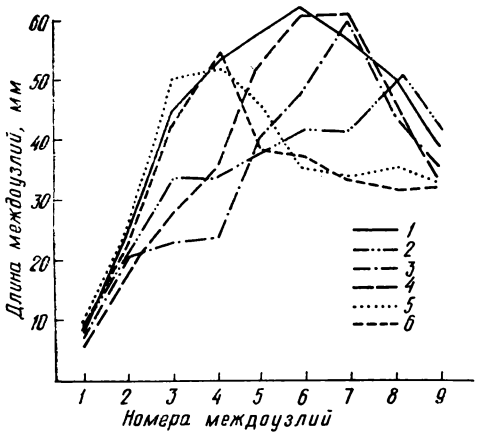


Рис. 1. Влияние однократного опрыскивания растений костра безостого 1%-ным раствором хлорхолинхлорида на длину междоузлий главного побега.

Обозначения в тексте.

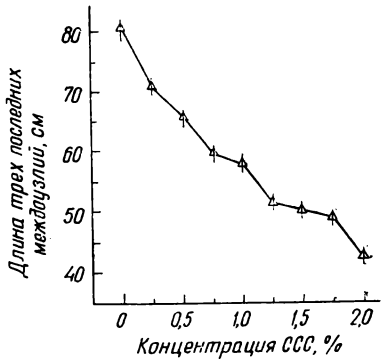


Рис. 2. Изменение суммарной длины трех последних междоузлий стебля овса с повышением концентрации водного раствора ССС.

Вертикальные отрезки на кривой — ошибки средних арифметических, по которым построена кривая.

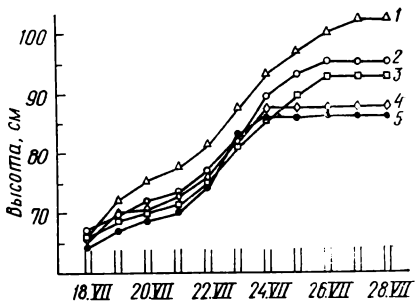


Рис. 3. Динамика роста овса после появления верхушки соцветия при обработке ССС нанесением на основание пластинки последнего развернувшегося листа ланолиновой пасты.

Содержание ССС, %: *1* — 0 (контроль); *2* — 0,5; *3* — 1,0; *4* — 1,5; *5* — 2,0.

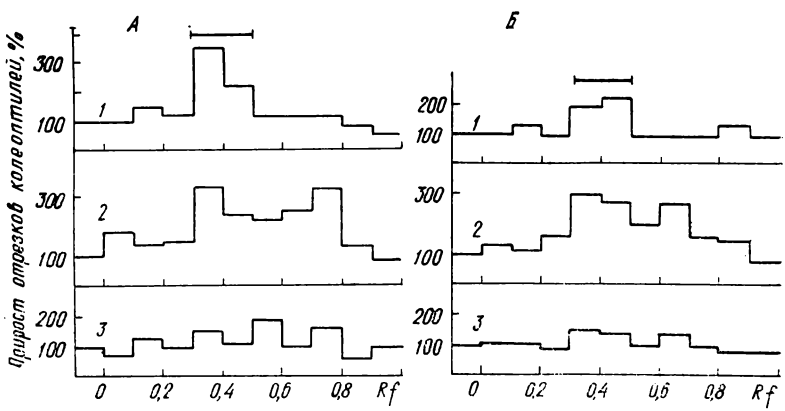


Рис. 4. Гистограммы роста отрезков колеоптилей овса на элюатах из хроматограмм метанольных экстрактов из растущих междоузлий стебля овса.

А — обработка в фазе развертывания 4-го листа; *Б* — в фазе развертывания 6-го листа.

1 — ИУК (свидетель). Горизонтальным отрезком показано положение малинового пятна на хроматограмме, проявленной реактивом Сальковского; *2* — экстракт из необработанных растений; *3* — экстракт из растений, обработанных 1%-ным раствором ССС.

Таблица 1

Влияние времени (фазы роста) и способа обработки растений костра безостого хлорхолинхлоридом на рост стебля

Обработка в фазе развертывания пластинки листа	Длина стебля, *см*	
	Опрыскивание 1%-ным раствором	Нанесение 1%-ной ланолиновой пасты
3-го	34,8±2,1	37,4±2,1
4 »	29,0±1,7	30,3±3,0
5 »	31,1±1,9	33,8±1,7
6 »	29,3±2,2	36,8±1,8
7 »	33,7±1,4	33,7±1,6
Без обработки	39,1±1,8	—

нились в 1,5—2 раза, и на их рост ССС существенно не повлиял. На рост междоузлия, расположенного над узлом 4-го листа, достоверное тормозящее действие оказали только более высокие концентрации: 1,25% и выше. Длина трех остальных междоузлий, измеренная перед уборкой урожая, при обработке ССС оказалась значительно меньше, чем у контрольных растений. Опрыскивание производили в фазу полного развертывания 4-го листа. Тормозящий эффект при этом усиливался с повышением концентрации (рис. 2).

Торможение роста стебля под действием ССС сопровождалось задержкой наступления фаз колошения и цветения растений. При обработке 0,5—1,0%-ными растворами растения выколосились, а затем зацвели в среднем на два дня, а 1,5—2,0%-ными — на три дня позднее контрольных растений. Концентрация 0,25% не влияла на сроки наступления указанных фаз.

При обработке растений ССС путем нанесения ланолиновой пасты на последнем развернувшемся листе (рис. 3) ясно выраженное торможение роста побега стало заметным через 4 дня после обработки (19 июля). Растения под воздействием ССС раньше закончили рост. Разница в высоте побегов обработанных растений по сравнению с контрольными оказалась достоверной с вероятностью 0,999. Торможение роста в высоту главного побега при этом происходило за счет ингибирования удлинения последнего междоузлия и оси соцветия.

Тормозящий эффект усиливался с повышением концентрации ССС в пасте (см. рис. 3). Однако при переходе от одной градации концентрации к другой не во всех случаях усиление эффекта ССС было достоверным, но рассчитанный среднесуточный прирост побега в высоту вместе с тем показал закономерную тенденцию к уменьшению: при обработке пастой, содержащей 0; 0,5; 1,0; 1,5 и 2,0% ССС, он, соответственно, составил 4,0; 3,6; 3,4; 2,9 и 2,7 *см*.

Содержание ауксинов. В первом опыте с овсом, проведенном в 1970 г., после обработки растений 1%-ным раствором ССС (22 июня) пробы для определения активности ауксинов брали 26 июня. В экстрактах стебля необработанных растений, судя по величине прироста биотеста, содержалось большое количество ауксинов (рис. 4*А*). Особо выделялись две зоны активности R_f, соответственно, 0,3—0,4 и 0,7—0,8 (гистограмма *2*), зона R_f 0,3—0,5, вызвавшая превышение прироста отрезков колеоптилей на 350%, совпадала R_f β=ИУК (рис. 4, гистограмма *1*). Следовательно, в растущем стебле содержится эндогенная ИУК.

Вторая зона R_f 0,6—0,8 не интетифицирована. Пробы взяты через четыре дня после обработки и показывают процент прироста калеоптилей овса к приросту на элюате из контрольной полоски, располагавшейся на хроматограмме ниже стартового пятна. Средние данные взяты по двум хроматограммам.

Обработка растений ССС, как видно на рис. 4 (гистограмма *3*), вызывала снижение ауксиновой активности экстрактов из растущего стебля. Прирост биотеста на элюатах из хроматограммы R_f 0,3—0,4; 0,5—0,6 и 0,7—0,8 не достигал 200% от прироста на элюате контрольной полоски хроматограммы. Суммарный прирост биотеста по всем элюатам из хроматограммы, вызвавшим стимуляцию роста отрезков колеоптилей, в среднем по двум повторностям составил при обработке растений хлорхолинхлоридом 302% против 997% без обработки. Эти величины находятся в прямой зависимости с тормозящим действием ССС на рост стебля.

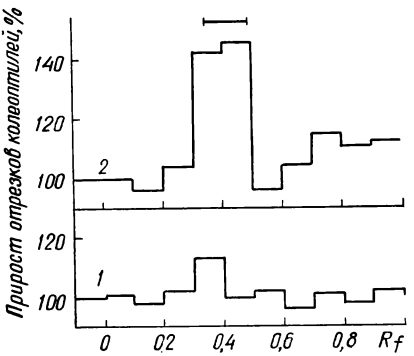


Рис. 5. Гистограммы роста отрезков колеоптилей овса на элюатах из хроматограмм метанольных экстрактов из растущих междоузлий овса. Опыт 1971 г. Посев 14 июня.

1 — растения, обработанные 1%-ным раствором ССС в фазу выхода в трубку (24 июля); *2* — контрольные растения.

На других растениях овса обработка ССС проводилась в период усиленного роста стебля в фазе развертывания пластинки 6-го листа. Данные определения активности ауксинов представлены на рис. 4*Б*. Обработку производили 9 июля. Пробы взяты 15 июля. Они подтверждают результаты предыдущего опыта: ССС, судя по величине прироста биотеста, наполовину снижал содержание в растущем стебле ИУК и других ауксинов. Суммарный прирост биотеста по всем элюатам из хроматограмм экстракта из растущего стебля обработанных ССС растений в среднем составил 150% против 850% у необработанных растений.

Такие же данные о влиянии ССС на содержание эндогенных ауксинов в растущем стебле овса получены в 1971 г. (рис. 5). При отборе проб через 2 и через 5 дней после обработки растений ССС ауксинная активность экстрактов из тканей стебля опытных растений оказалась меньше. Это показано анализами как свежего, так и высушенного материала путем оценки с помощью биотеста и реакции с реактивом Сальковского. Горизонтальным отрезком на рис. 5 показано положение малинового пятна на хроматограмме ИУК, проявленной реактивом Сальковского.

Содержание гиббереллинов. Определение активности гиббереллиноподобных веществ в растущем стебле проводилось в 1971 г. в вегетационном опыте. Обработка растений ССС проводилась в фазе выхода в трубку 9 июля. Пробы для анализа отбирали через 3, 6, 10 и 21 день после обработки. Анализ первых двух проб был полностью завершен в июле. Третья проба летом была доведена до хроматографирования. Высушенные хроматограммы хранились в эксикаторе до января 1972 г. Четвертая проба летом была после фиксации только высушена, а анализ проводили зимой.

Результаты оценки ростовой активности элюатов из хроматограмм проб, отобранных 12 и 15 июля, представлены на рис. 6. На хроматограммах необработанных растений овса (рис. 6, *А*, *I*) выявились три зоны стимуляции роста проростков гороха. Они обусловлены наличием в экстракте из растущего стебля ГПВ R_f, соответственно, 0,1—0,4,

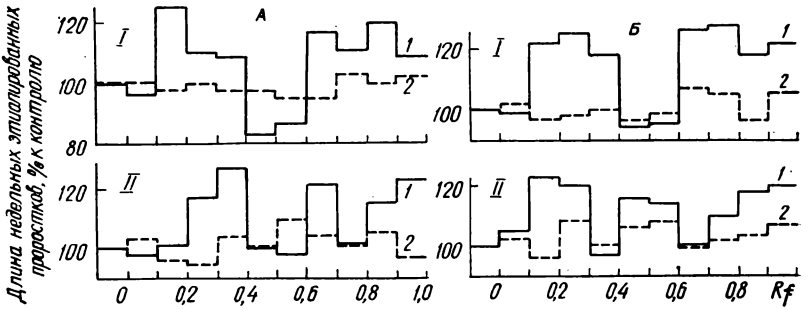


Рис. 6. Гистограммы роста проростков карликового гороха на элюатах из хроматограмм этилацетатных экстрактов из растущих междоузлий стебля овса (*А*) и костра безостого (*Б*).

Пробы: I — 12 июля; II — 15 июля; *1* — контроль (без обработки); *2* — опрыскивание растений 2,5%-ным водным раствором ССС 9 июля.

0,6—0,7 и 0,8—1,0. Превышение роста биотеста на элюатах из полосок хроматограмм R_f 0,1—0,2 в первой пробе и R_f 0,3—0,4 во второй пробе составляло 25%. Такой же стимуляционный эффект вызвало ГПВ, передвигающееся при хроматографировании за фронтом растворителя. ГПВ R_f 0,7—0,8, более четко проявившееся при анализе второй пробы, вызвало меньший прирост биотеста.

Наличие ГПВ R_f 0,1—0,4 и 0,8—1,0 установлено и в экстрактах из растущего стебля костра безостого (см. рис. 6, *В*). В пробе, отобранной 15 июля, стимулировало рост проростков гороха также ГПВ R_f 0,4—0,6.

Ростовая активность элюатов из хроматограмм растений, обработанных ССС, была очень низкой. Через 3 дня после обработки растений в экстрактах из тканей растущего стебля небольшую стимуляцию роста вызывало ГПВ с бо́льшим значением R_f (см. рис. 6, *1*, *2*). В пробе, взятой через 6 дней (см. рис. 6, *II*, *2*), некоторая стимуляция роста биотеста была также на элюатах R_f 0,5—0,6 и 0,8—0,9 у овса и R_f 0,2—0,3 и 0,4—0,6 у костра безостого. Однако ни в одном случае превышение роста биотеста над контролем не достигало 10%. Длина недельных этиолированных проростков гороха дана в процентах к длине проростков, выращенных на элюате контрольной полоски. Средние данные представлены по четырем хроматограммам. Из всего сказанного следует, что ССС очень сильно подавлял активность ГПВ в растущем стебле.

При проявлении хроматограмм третьей и четвертой проб, анализы которых проводились в зимнее время, установлены те же зоны стимуляции роста биотеста, что в первой и второй пробах. Однако превышение роста проростков гороха над контролем было меньше, чем при анализе, проведенном летом. Потеря активности при хранении разогнанных хроматограмм была больше, чем при хранении сухих навесок. Анализ проб, взятых через 10—21 день после обработки растений ССС, также показал снижение активности ГПВ в растущей зоне стебля.

Для демонстрации связи тормозящего действия ССС на рост стебля с содержанием (активностью) ГПВ были использованы данные по всем пробам. По каждому сроку отбора проб растений, не обработан-

Таблица 2

Связь торможения роста стебля злаков, вызванного обработкой растений 2,5%-ным раствором хлорхолинхлорида, с уменьшением активности гиббереллиноподобных веществ

Дата отбора проб (июль)	Длина стебля, *см*			Суммарное превышение роста биотеста, *см*			Коэффициент корреляции между длиной стебля и приростом биотеста
	Контроль	ССС	Разность	Контроль	ССС	Разность	
				Овес			
12	4,0	2,3	1,7	98,4	8,1	90,3	+0,80±0,24
15	6,1	3,9	2,2	108,0	25,4	82,6	
19	10,0	6,1	3,9	67,6	22,2	45,4	
30	45,1	26,6	28,5	125,0	22,9	102,1	
				Костер безостый			
12	10,0	7,7	2,3	157,1	17,1	140,0	+0,68±0,30
15	17,3	11,5	5,8	127,9	35,8	92,1	
19	21,0	14,8	6,2	56,5	39,2	17,3	
30	39,0	23,2	16,0	66,5	6,8	59,7	

ных и обработанных ССС, была вычислена средняя длина стебля. Эти данные в табл. 2 сопоставлены с суммарным ростовым эффектом тех элюатов из хроматограммы, которые обеспечили превышение роста биотеста над ростом его на элюате из контрольной полоски.

При обработке растений ССС во всех пробах длина стебля как у овса, так и у костра безостого, была меньше, чем у необработанных растений (см. табл. 2). Различия в росте усиливались со временем. Менее интенсивному росту стебля под действием ССС соответствовала значительно меньшая суммарная активность ГПВ в тканях растущей зоны стебля, чем у необработанных растений. Коэффициент корреляции между этими показателями у овса составил +0,80±0,24, у костра безостого +0,68±0,30.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные выше данные показывают, что действие ССС при однократном применении оказывается довольно продолжительным. Как в опытах с овсом, так и в опыте с костром безостым, в котором растения опрыскивались водным раствором ССС в разные сроки, приуроченные к фазе полного развертывания пластинки очередных листьев, установлено, что тормозящее действие ретарданта распространяется на 4—5 междоузлий, формирующихся после обработки. На междоузлие, формирующееся ниже узла листа, пластинка которого только что развернулась к моменту опрыскивания, ССС существенно не влияет. При всех сроках обработки данное междоузлие стебля к моменту развертывания пластинки вышерасположенного листа, когда проводилось опрыскивание, находилось уже в состоянии роста. В это междоузлие ССС, безусловно, проникал также и из нижесидящего листа.

Обработка растений ССС путем нанесения ланолиновой пасты на основание только что развернувшейся листовой пластинки казалось бы

должна вызвать торможение роста нижерасположенного междоузлия, поскольку и лист, и это междоузлие — части или компоненты одного и того же фитомера, и ретардант быстрее может проникать в зону интеркалярного роста междоузлий. Это предположение основывалось также на том, что сосудистые пучки листа соединяются с общей сосудистой системой стебля в этом междоузлии и в нижерасположенном ранее сформировавшемся узле (Bunting, Drennan, 1966). Однако этого не произошло. На рост уже растущего междоузлия ССС существенно не влиял. У костра безостого и у овса ССС, перемещающийся из пластинки развернувшегося листа, тормозил рост одного-двух междоузлий, расположенных над узлом обработанного листа. У обработанных растений в других междоузлиях интеркалярная меристема функционировала уже в присутствии ретарданта.

Из этих данных можно заключить, что ССС в большей мере влияет на эмбрионный период роста междоузлия, действуя на деление клеток. Таким же образом на размеры органа, как нами раньше показано (Киршин, 1967), влияют экологические факторы: температура, интенсивность света, длина дня.

При обоих способах обработки действие ССС усиливалось с повышением концентрации. Зависимость доза — эффект, как видно на рис. 2 и из данных о снижении скорости роста стебля овса, в пределах примененных концентраций имела характер линейной зависимости.

Нанесение ланолиновой пасты, содержащей ССС, на поверхность одного листа, как выше описано, оказывало локальное тормозящее действие на рост стебля. Этому способу обработки следует, очевидно, отдавать предпочтение перед опрыскиванием листьев водным раствором ССС при изучении морфогенеза растений.

Результаты наших исследований позволяют заключить, что тормозящее действие ССС на рост стебля связано с уменьшением активности фитогормонов. В тканях растущих междоузлий овса при обработке растений ССС снижалось содержание β-ИУК, а также другого ауксина, имеющего большее, чем β-ИУК, значение R_f при хроматографировании метанольного экстракта в смеси растворителей изопропанол — аммиак — вода (80 : 10 : 10). С помощью довольно распространенного биотеста на гиббереллины в тканях растущих междоузлий стебля овса и костра безостого нами установлено присутствие трех гиббереллиноподобных веществ, различающихся по R_f. Обработка растений ССС очень резко снижает содержание всех этих ГПВ. Результаты проведенных опытов согласуются с данными ряда авторов по рассматриваемому вопросу. Уменьшение активности фитогормонов под действием ССС нами установлено непосредственно в зоне роста стебля.

Выводы

Исследовалось влияние концентрации хлорхолинхлорида, сроков и способов обработки растений на рост стебля овса и костра безостого и действие этого ретарданта на содержание фитогормонов в растущих междоузлиях. Хлорхолинхлорид не влияет на конечные размеры междоузлий, находящихся в момент обработки растений в состоянии роста, но сильно тормозит рост междоузлий, в это время находящихся в эмбриональном состоянии. Тормозящее действие хлорхолинхлорида при однократной обработке растений путем опрыскивания листьев водным раствором распространяется на 4—5, а при нанесении с ланоли-

новой пастой — на 1—2 формирующихся позднее междоузлия. Зависимость доза — эффект в пределах концентрации хлорхолинхлорида в водном растворе и в ланолиновой пасте от 0,25 до 2,00% выражается линейной функцией. Обработка растений хлорхолинхлоридом вызывает снижение содержания ауксинов и гибберреллиноподобных веществ в растущих междоузлиях. Между содержанием фитогормонов в тканях растущей зоны стебля и тормозящим действием хлорхолинхлорида на рост стебля установлена тесная положительная корреляция.

ЛИТЕРАТУРА

Гаджиева Н. А. Влияние хлорхолинхлорида на физиологические процессы и на устойчивость озимой пшеницы против полегания. Автореф. канд. дисс. Баку, 1971.

Киршин И. К. Динамика роста и генеративного развития многолетних злаков. Автореф. докт. дисс. Свердловск, 1967.

Киршин И. К., Баева Л. В. О значении ауксинов в коррелятивном угнетении побегообразования у злаков. — Зап. Свердл. отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1966, вып. 4.

Кудрявцева Н. В. О воздействии гиббереллина и ретарданта хлорхолинхлорида на рост и обмен веществ в стеблях ячменя.— Регуляция роста растений химическими средствами. М., Изд-во МГУ, 1970.

Лебедева З. В. Новый ингибитор роста — хлорхолинхлорид.— Сб. переводов, т. 1, 2. М., ВИНИТИ (с-х), 1968.

Муромцев Г. С., Русанова Н. В. Количественное определение гиббереллинов по ростовой реакции гороха «Пионер Г-1».— Физиология растений, 1962, т. 9, вып. 5.

Туркова Н. С., Калинина В. Л. О действии на растения ретарданта хлорхолинхлорида в разных дозировках.— Регуляция роста растений химическими средствами. М., Изд-во МГУ, 1970.

Харанян Н. Н. Влияние ретарданта хлорхолинхлорида (ССС) на азотистый обмен растений.— Физиология растений, 1969, т. 16, вып. 5.

Чайлахян М. Х., Кочанков В. Г. Влияние ретардантов на рост и цветение растений.— Физиология растений, 1967, т. 14, вып. 5.

Чайлахян М. Х., Прусакова Л. Д., Халитов А. Х., Нехрин Н. Ф. Инструкция по испытанию и применению хлорхолинхлорида для предупреждения полегания зерновых культур. М., «Колос», 1967.

Чумаковский Н. Н. О взаимодействии ретарданта хлорхолинхлорида с эндогенными и экзогенными гиббереллинами в растениях гороха.— Труды Сахалинского комплексного науч.-иссл. ин-та, 1968, вып. 19.

Щербаков В. А. Влияние хлорхолинхлорида (XXX) на содержание индолилуксусной кислоты и триптофана в растениях пшеницы.— Докл. АН БССР, 1969, т. 13, № 1.

Щербаков В. А., Маштаков С. И. Влияние 2-хлорэтил-триметиламмонийхлорида на содержание гиббереллиноподобных веществ в растениях пшеницы.— Докл. АН БССР, 1968, т. 12, № 12.

Berry D. R., Smith H. The inhibition by high concentration of (2-Chlorethyl)-trimethylammonium chloride (CCC) on chlorophyll and protein synthesis in excised barley leaf sections.— Planta, 1970, Bd 91, N 1.

Bunting A. H., Drennan D. S. H. Some aspects of the morphology and physiology of cereals in the vegetative phase.— The growth of cereals and grasses. Proc. Easter Sch. agric. Sci. Univ. Nott., 1966, v. 12.

Cathey H. M. Physiology of growth-retarding chemicals.— Ann. Rev. Plant Physiol., 1964, v. 15.

Cathey H. M. a. Stuart N. W. Comparative plant growth-retarding activity of Amo-1618, Phosfon, and CCC.— Bot. Gaz., 1961, v. 123, N 1.

Dale J. E., Felippe G. M. The gibberellin content and early seedling growth of plants of Phaseolus vulgaris treatet with the growth retardant CCC.— Planta, 1968, Bd. 80, N 3.

Gordon S. A., Weber R. P. Colorimetric estimation of indoleacetic. acid.— Plant Physiol. 1951, v. 26, N 3.

Halevy A. H., Shilo R. Promotion of growth and flowering and increase in content of endogenous gibberellins in Gladiolus plants treated with the growth retardant CCC.— Physiol. plantarum, 1970, v. 23, N 4.
Harada H., Lang A. Effect some 2-chlorethyltrimethylammonium chloride analogs and other growth retardants in Fusarium moniliforme. Plant Physiol. 1965, v. 40, N 3.
Kende H., Ninnemann H. a. Lang A. Inhibition of gibberellic acid biosynthesis in Fusarium moniliforme by Amo-1618, and CCC. Naturwiss., 1963, Bd 50, N 18.
Knypl J. S. O mechanizme dzialania retardantów na wzrost i rozwóy roslin. 1. Moderowanie czynnosci fitohormonowprzez retardanty wzrosty.— Post. nauk roln, 1971, v. 18, N 3.
Kuraishi A., Muir R. M. Mode of action of growth retarding chemicals.— Plant Physiol., 1963, v. 38, N 1.
Linser H., Neumann K. H. a. El Damaty H. Preliminary investigation of the action of (2-Chloroethyl)-trimethylammonium chloride on the composition of the soluble N-fraction and the protein fraction of young wheat plants.— Nature, 1965, v. 206, N 4987.
Lockhart J. A. Kinetic studies of certain antigibberellins.— Plant Physiol., 1962, v. 37, N 6.
Marth P. C., Preston W. H., Ir. a. Mithell J. W. Crowth-controlling effects of some quaternary ammonium compounds on various species of plants.—Bot. Gaz., 1953, v. 115, N 2.
Mitchell J. W., Wirwille J. W. and Weil L. Plant growth-regulating properties of some nicotinium compounds.— Sciense, 1949, v. 110, N 2853.
Ninnemann H., Zeewaart J. A. D., Kende H., Lang A. The plant growth retardant CCC as inhibitor of gibberellin biosynthesis in Fusarium moniliforme.— Planta, 1964, Bd. 61, N 3.
Sachs R. M. Stem elongation Ann. Rev. Plant Physiol., 1965, v. 16.
Stoddart J. L. Chemical changes in Lolium temulentum L. after treatment with (2-chloroetyl)-trimethylammonium chloride (CCC).— J. Exptl. Bot., 1965, v. 16, N 49.
Teltscherowa L. Endogenous auxins in apical buds of Chenopodium rubrum L. after applications of (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride (CCC).— Biol. Plant. Acad. scient. hohemosl. 1969, v. 11, N 2.
Tolbert N. E. (2-Chlorethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substance. 2. Effect on growth of wheat.— Plant. Physiol., 1960, v. 35, N 3.
Wirwille J. W. and Mitchell J. W. Six new plant-growth-inhibiting compounds.— Bot. Gaz., 1950, v. III, N 4.
Zeevaart J. A. D. Effects of the growth retardant CCC on floral inhibition and growth in Pharbitis nil.—Plant Physiol., 1964, v. 39, N 3.
Zeevaart J. A. D. Reduction of the gibberellin content of Pharbitis seeds by CCC and after-effects in the progeny.— Plant Physiol., 1966, v. 41, N 5.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ 1977

Л. И. ВИГОРОВ

О ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ДИКИХ ДВУЗЕРНЯНОК ДЛЯ УЛУЧШЕНИЯ КУЛЬТУРНЫХ ПШЕНИЦ

В течение 25 лет (1946—1971 гг.) проводилось изучение гибридов диких двузернянок (Вигоров, 1960, 1966, 1967, 1972) и культурных пшениц. Полезно рассмотреть итоги этих исследований и оценить их перспективность.

Начиная эту работу, мы имели цель — установить пластичность диких двузернянок, их способность к окультуриванию, выяснить — могут ли они быть прямыми предшественниками культурных 28-хромосомных пшениц в процессе постепенного окультуривания их человеком. Нужно было выяснить также степень их родства с культурными пшеницами, о чем можно судить по частоте спонтанных и легкости принудительных скрещиваний.

В практическом плане предполагалось значительное улучшение качества зерна культурных пшениц (повышение белковости, витаминности и содержания ограничивающих аминокислот). Учитывалась и неприхотливость диких пшениц, растущих в естественных местообитаниях на глинистых и щебнистых почвах. За многие тысячелетия возделывания пшеница стала изнеженным растением, подверженным многочисленным болезням, чувствительным к недостатку питательных веществ в почве, к сорнякам и т. д. Было интересно установить — не повысятся ли разнообразные типы выносливости и жизнеспособности растений в результате гибридизации.

Исследования начались с проверки на Среднем Урале значительной коллекции диких двузернянок (до 50 форм), относящихся к малоазиатскому (*Triticum dicoccoides*) и армянскому (*T. araraticum*) видам. Лишь пять форм двузернянок оказались вполне яровыми и вызревали с первого года выращивания. Последующая работа по натурализации и акклиматизации полуозимых двузернянок представляла скорее всего внутривидовой отбор более пластичных и скороспелых растений. Так были получены новые яровые формы двузернянок, исключительно *T. dicoccoides*, пригодные для выращивания на подзолистых почвах в условиях длинного дня и недостатка летних высоких температур, т. е. в обстановке, сильно отличающейся от природных местообитаний этого вида. Отбор для получения равномерно вызревающих растений занял от 5 до 10 лет. За годы работы было получено 15 форм двузернянок более ярового типа, пригодных для исследований. Многие более озимые формы *T. dicoccoides* и все 10 проверявшихся форм *T. araraticum* не удалось приспособить к нашим условиям даже

за 10—15 лет выращивания при пересеве местным, хотя бы частично вызревшим и уже всхожим зерном. Пшеницы последней группы растут то как поздние яровые (при раннем посеве в годы с холодной затяжной весной), то как полуозимые, когда лишь отдельные растения образуют полувызревшее зерно, то, наконец, как озимые (в год с короткой теплой весной), и на следующий год приходится высевать зерно предыдущих урожаев.

За время выращивания диких двузернянок на участке с высоким агрофоном они заметно изменились. Произошло несомненное увеличение прочности их колосьев и увеличение числа растений с более параллельными остями. Если в первые годы «урожай» этих пшениц, т. е. зерновки рассыпавшихся колосьев, приходилось собирать с поверхности почвы, то в последние годы их жали серпом и обмолачивали преимущественно целые колосья. Возросло и количество зерен, освобождающихся из пленок при обмолоте колосьев рубчатыми терками. В то же время размер колосьев или зерна значительно не изменился.

Сопоставление этих небольших, но определенных признаков окультуривания, произошедших за четверть века, с длительностью периода возделывания пшениц человеком, оцениваемым по крайней мере в 10 тысяч лет (т. е. с сроком в 400 раз большим), позволяет считать, что этим путем и были получены вначале культурные двузернянки (*T. dicoccum*), а затем и более культурные 28-хромосомные пшеницы (прежде всего *T. durum*) в непрерывном ряду наращивания культурных признаков. Возможно, эта эволюция прерывалась и мутационными новообразованиями, ускорявшими формирование важнейшего для человечества злака. Мы говорим именно о происхождении культурных твердых пшениц и их сородичей, а не о мягкой пшенице. В то же время существует противоположное мнение, согласно которому дикие двузернянки — слишком далекие родичи культурной пшеницы и не могут быть ее родоначальником.

По мере получения яровых форм проводилось выявление у них спонтанных гибридов (более легкое у черноколосых двузернянок, где гибриды заметны по светлой окраске более крупных колосьев) и принудительное реципрокное скрещивание с более крупноколосыми пшеницами — твердой (преобладающие скрещивания), тучной, польской и восточной. Всего получено 90 гибридных комбинаций.

Спонтанные гибриды с дикими черноколосыми двузернянками выявились и у культурных пшениц — твердых, польских и тучных, но не были найдены у *T. persicum*. В то же время среди спонтанных гибридов двузернянок очень редко, но появлялись формы с колосьями, близкими к *T. persicum*.

Получение большого числа гибридов от скрещивания диких двузернянок с культурными пшеницами (ДК-гибриды) и обратных скрещиваний (КД-гибриды) позволило установить ряд закономерностей.

Выяснилось, что самопроизвольные скрещивания (прямые и обратные) — обыденное явление, что указывает на значительное родство диких и культурных 28-хромосомных пшениц. Прямые и обратные скрещивания дают (для определенной пары родителей) в целом довольно сходные признаки гибридов, т. е. существенного перевеса культурных или диких признаков не наблюдается. Формирование гибридов сильно зависит от условий их выращивания. При использовании удобрений, поливе, частом рыхлении почвы количество растений с более крупными или менее жесткими колосьями в гибридном потом-

стве сильно увеличивается по сравнению с потомством той же партии гибридных зерен при обычных полевых условиях. Эта зависимость выражена сильнее, чем у гибридов, между культурными пшеницами. Гибриды имеют определенные признаки твердых, тучных, польских или восточных пшениц в зависимости от использованного вида. Среди гибридов преобладают остистые формы с окраской колосьев преимущественно белой и красной, реже дымчатой, черной и пестрой. При всех гибридных комбинациях в первом поколении преобладают растения с малокультурными признаками, приближающиеся по особенностям колоса к культурным двузернянкам (полбам), но обычно с более жесткими, ломкими или распадающимися колосьями. Голозерные формы получены не были.

Всего за три года работы на опытном участке выявлено свыше 100 спонтанных гибридных растений. Их гибридная природа проявлялась в расщеплении потомства. Интересно, что типичные исходные дикие пшеницы обычно при расщеплении не появляются.

При раздельном выращивании потомства лучших гибридных растений (до 10 лучших линий на каждую гибридную комбинацию) или при совместном выращивании потомства лучших растений и отборе более крупноколосых, крупнозерных, более мягко- и прочноколосых формирование достаточно константных линий или семей обычно заканчивается за 4—5 лет.

Интересным было появление в более поздних поколениях у ДК- и КД-гибридов черноколосых и белоколосых спельт и мягких пшениц, которые или стойко удерживают свой малокультурный тип в последующих поколениях или, напротив, при отборе более крупных и мягких колосьев быстро, в трех-пяти последующих поколениях, переходят в обычные мягкие пшеницы, чаще всего разновидности лютесценс и велютинум без малейших признаков дикого вида. Появление мягких пшениц происходит не путем постепенного изменения с образованием промежуточных форм с все более мягкими чешуями и менее пленчатым зерном, а сразу, путем массового появления типичных мягких пшениц.

Повторные скрещивания ДК- и КД-гибридов более культурного типа с крупноколосыми сортами твердых и тучных пшениц (ДКК- и КДК-гибриды) приближают лучшие отборные гибридные растения к лучшим сортам культурных пшениц, однако все еще сохраняющим признаки дикого растения.

От скрещивания ДК-гибридов с *T. vulgare* было получено и изучено всего три семьи (ДКК-56, ДКК-57, ДКК-69). Эти гибриды, расщеплявшиеся альтернативно с образованием растений, близких к ДК- и лютесценс, также не унаследовали какие-либо ценные особенности диких пшениц.

На основании краткого обзора проведенной работы рассмотрим несколько общих вопросов.

1. Что представляют собой лучшие гибриды диких двузернянок и культурных 28-хромосомных пшениц? Лучшие из полученных гибридов ДК, КД, ДКК- и КДК-типов, полученные путем 5—10-летнего улучшающего отбора более крупно- и мягкоколосых особей, представляют в благоприятный год высокорослые растения от 1 до 1,5 *м* высотой с крупными колосьями до 10—12 *см*, не уступающими по размеру лучшим сортам тучных и твердых пшениц. Размеры зерна как у самых крупнозерных твердых пшениц. Растения иммунны, и за время наблю-

дения за гибридами (с 1950 по 1971 гг.) каких-либо значительных поражений грибами или бактериями не наблюдалось.

Таких культурных форм из различных гибридных комбинаций было получено свыше 50. На гибридное происхождение растений указывает заметно выраженная (особенно в засушливый год) ригидность и ломкость колоса, значительная пленчатость и трудная вымолачиваемость зерна, более трехгранная форма зерна на поперечном разрезе, своеобразный уступ возле зародыша и более глубокая бороздка. Высокорослые гибриды часто полностью полегают (полегание прикорневое). Зерновки излишне твердые, белковость изменяется от 15 до 22%. Однако таковы особенности лучших гибридов в благоприятное для них лето теплое, солнечное, с хорошим количеством осадков и при выращивании на высоком агрофоне.

В засушливое лето или на малоплодородной почве посевы сильно изреженные, растения проявляют незасухоустойчивость, становятся низкорослыми с мелкими ригидными колосьями. Урожай зерна низкий, зерновки сдавленные с боков, и посевы не имеют хозяйственного значения. Так же сильно страдают растения и в холодное, пасмурное, дождливое лето. Сопоставление гибридов в такие годы с твердыми пшеницами оказывается не в пользу гибридов.

Таким образом, предполагавшееся увеличение жизнеспособности пшениц осуществить не удалось. Для доведения признаков гибридов до стабильного уровня вполне культурных пшениц необходимо третье, а может быть, и четвертое улучшающее скрещивание, что приведет (как это бывает, например, с пшенично-пырейными гибридами) к вытеснению полезных признаков дикого вида.

2. Неизбежно ли вытеснение признаков дикого вида при улучшающих скрещиваниях отдаленных гибридов? Начиная работу по получению ДК-гибридов, мы предполагали, что плотный крупный колос и крупный размер зерновок диких двузернянок, резко отличные от пырея, их непревзойденная белковость, достигающая 25—30% и высокая витаминность позволят получить сильно улучшенные культурные пшеницы при меньшем числе повторных скрещиваний, чем при гибридизации пшениц с пыреями, эгилопсами или гайнальдией, и у гибридов удастся соединить высокую урожайность культурных форм и лучшие особенности диких предков. У пшенично-пырейных гибридов первые поколения имеют настолько некультурный колос и плохое зерно, что лишь многократными улучшающими скрещиваниями с пшеницами удается довести их до уровня хозяйственных сортов. При этом от ценных особенностей пырея уже ничего не остается и о происхождении гибрида от пырея напоминает лишь его название. Полученные сорта не выходят по своим особенностям за пределы тех возможностей, какие представляют межсортовые и межвидовые скрещивания культурных пшениц и не превосходит получаемые таким образом лучшие высокоурожайные сорта, как «Безостая», «Аврора», «Кавказ» и др.

Основная цель отдаленного скрещивания — коренная перестройка культурных сортов — не осуществляется. При этом мы имеем в виду получение высокоурожайных форм, так как ряд новообразований, например, возникновение отрастающих двуукосных пшениц, многолетних пшениц или ветвистоколосых пшениц, при скрещиваниях с пыреем представляют огромный интерес для создания пшениц будущего.

В нашем случае с дикими двузернянками простой математический расчет, исходивший из сопоставления размеров зерен пырея и диких

двузернянок, не подтвердился. Получить при малом числе скрещиваний высококультурные гибриды, у которых еще сохранились лучшие признаки дикого родича, не удалось. Хотя некоторые ДК- и ДКК-гибриды имеют очень крупные колосья и зерно, не уступающие лучшим сортам леукурум или кандиканс, все же они имеют большое количество недостатков, уже иных, чем у пшенично-пырейных гибридов. Они особенно заметны в неблагоприятные, например, засушливые годы. Это измельчание колосьев, их ригидность и ломкость, ухудшение вымолачиваемости, плохой налив зерен и др. Известен и ряд сортов пшениц, выведенных в Италии с использованием диких двузернянок. Однако такие пшеницы не отличаются от культурных сортов.

Возможно ли вообще удержание признаков дикого вида при достижении гибридом уровня культурных форм за счет повторных скрещиваний? Селекционная практика дает много примеров параллельного нарастания признаков культурности и убывания полезных признаков дикой формы. Например, при скрещивании яблони сливолистной и яблони домашней для сочетания высокой зимостойкости и витаминности плодов первого вида с крупноплодностью и приятным вкусом плодов второго вида преобладают гибридные формы либо стойкие, но с мелкими плодами более дикой формы, либо крупноплодные, но с низкой зимостойкостью. Крупноплодные и одновременно зимостойкие растения выявляются крайне редко.

Очевидно, ответ на вопрос о возможности удержания нужных признаков дикого вида, наряду с высококультурными, возможен лишь на основе выяснения генетической взаимосвязи признаков и биохимических основ гибридизации. Какими бы родственными ни были два скрещиваемых вида, это два специфических вида, что определяет индивидуальность их нуклеопротеидов, объединяющихся во время полового процесса. Поэтому их взаимодействие подчиняется законам иммунитета и несовместимости. На них распространяется влияние систем, охраняющих организм от вторжения нуклеопротеидов другого вида, будут ли это паразитические грибы или плазменно-ядерные нуклеопротеиды, приносимые пыльцевой трубкой, внедряющейся в семяпочку.

Мы вынуждены считаться с вытеснением признаков дикого вида при каждом повторном скрещивании с культурной формой. Вытеснение нуклеопротеидов дикой формы или подавление их деятельности происходит не только в период сбалансирования хромосомных наборов, прекращения дегенеративных явлений, миграции ядерного вещества и других признаков неуравновешенности организма, выявляющихся в период митоза, но и в последующее время в каждом новом поколении, когда уже возникли плодовитые растения.

Мы еще не умеем управлять гибридными растениями так, чтобы, ликвидируя ненужные признаки, сохранять при улучшающих скрещиваниях все, что заслуживает внимания. В результате на современном этапе развития генетики и не используются те огромные возможности по улучшению культурных растений, какие можно ожидать от скрещивания с дикими предками.

3. Можно ли использовать полученные гибридные формы для дальнейшей селекционной работы? В тех формах, в каких сложились ДК- и КД-гибриды, в наших условиях хозяйственного значения они не имеют. Нетрудно двумя-тремя последующими скрещиваниями устранить их недостатки, но почти во всех случаях мы вернемся к уровню обычных 28-хромосомных пшениц.

Возможность использования полученных гибридов определится тем, смогут ли они быть урожайными и стабильными по культурным признакам в районах с теплым, влажным и солнечным вегетационным периодом. Принято считать, что растение должно быть приспособлено именно к условиям того района, в котором оно сформировалось. Однако в растениеводстве известно немало случаев, когда растения оказывались в новом месте более плодовитыми и более устойчивыми, чем у себя на родине.

Сильно отличающееся поведение гибридов в годы с разными вегетационными периодами показывает, что почвенно-климатические условия Среднего Урала неблагоприятны для тех гибридов, и они не выявляют своих потенциальных возможностей.

4. Каким должно быть повторение работ по гибридизации диких двузернянок? При проведении нового цикла работ по использованию диких двузернянок для обновления культурных пшениц, первоочередным должно быть преодоление высокорослости и жесткоколосости их гибридов. Наиболее подходящими для скрещиваний с дикими двузернянками мы считали такие низкорослые и плотноколосые сорта, как «Хоранка» и «Шарк», или мелянопус ВИР-17369. Эти сорта в первые 2—3 года их выращивания на Среднем Урале дают компактные многостебельные кусты и короткие стебли. Однако более 10 гибридных семей от скрещиваний с ними дали такие же высокорослые ДК- и КД-гибриды, как и с другими сортами. Возможно, что скрещивание диких и культурных пшениц нужно вести в районах с более коротким летним днем. Интересно также скрещивание диких двузернянок с мягкими пшеницами.

В заключение мы обращаем внимание на то, что сейчас идут последние десятилетия, когда еще можно проводить опыты по окультуриванию диких пшениц в районах, изолированных от заноса пыльцы культурных видов, и выяснить происхождение твердой пшеницы. После длительной работы с дикими двузернянками мы убедились, что 28-хромосомные культурные пшеницы являются результатом систематического улучшения диких двузернянок. При этом от *T. dicoccoides* произошли культурные двузернянки и далее *T. durum* и *T. turgidum*, а от *T. isphaganicum* (несомненно являющийся видом дикой двузернянки) произошла *T. polonicum*.

Что же касается мягких пшениц, то они имеют вторичное происхождение, хотя, может быть, не обязательно в соответствии с теорией Кихара — как результат спонтанного скрещивания твердых пшениц с эгилопсами. Не менее вероятно их происхождение и от скрещиваний на более примитивном уровне, между *T. dicoccoides* и эгилопсом.

Однако для выяснения истории пшениц необходимо искусственно воссоздать твердую пшеницу путем окультуривания диких двузернянок в таких изолированных условиях, когда их нуклеопротеиды не будут ни разу испытывать воздействия нуклеопротеидов мягких пшениц, хотя бы путем доопыления.

Скрещивания ныне существующих твердых пшениц с эгилопсами также не могут воспроизводить те условия, какие имели место в прошлом до существования мягких пшениц. Какими бы «чистолинейными» ни были сорта, нет гарантии, что в растении, хотя бы в составе плазмы, нет нуклеопротеидов другого вида, могущих проявиться, например, при таких событиях в жизни того или иного вида, как отдаленное скрещивание.

ЛИТЕРАТУРА

Вигоров Л. И. Формообразование диких пшениц при их выращивании в культурных условиях.— Зап. Свердл. отд. бот. о-ва, 1960, вып. 1.

Вигоров Л. И. Закономерности формообразования при скрещивании диких и культурных пшениц.— Зап. Свердл. отд. бот. о-ва, 1966, вып. 4.

Вигоров Л. И. Закономерности акклиматизации на Среднем Урале различных экотипов пшениц и их диких сородичей.— Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. 1967, вып. 54.

Вигоров Л. И. Появление новых видов при скрещивании пшеницы.— Зап. Свердл. отд. бот. о-ва, 1972, вып. 6.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ 1977

Л. Ф. СЕМЕРИКОВ, Н. В. ГЛОТОВ

К ЭВОЛЮЦИИ РОБУРОИДНЫХ ДУБОВ

Современный облик вида и его эволюционные возможности определяются многообразием эволюционных явлений в истории каждого вида. Поэтому для понимания его системы необходимо учитывать «...исторический процесс расселения вида в пространстве, взаимоотношения с другими видами, роль факторов внешней среды, естественной изоляции горных барьеров и т. п. Такой путь изучения вида приводит, несомненно, к фактам капитальной важности и практически и теоретически, в смысле изучения эволюционного процесса» (Вавилов, 1967).

Предметом нашего исследования является история дубов подсекции Robur Rchb (syn. Quercus) — черешчатого дуба (*Q. robur*), дуба Гартвиса (*Q. hartwissiana* Stev.), скального (*Q. petraea* Liebl.) и пушистого (*Q. pubescens* Willd.) дубов, принадлежащих группам Pedunculatae Maleev и Sessiliflorae Maleev.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РОБУРОИДНЫХ ДУБОВ

Дуб черешчатый в пределах своего обширного ареала, произрастая в разнообразных, часто контрастных условиях местообитаний, климата и фитоценотической структуры (от дубовых лесов приатлантической Европы до колков сухих степей Заволжья и от таежных лесов на севере Европы до средиземноморских дубовых лесов Балкан и Малой Азии), обнаруживает высокую изменчивость таксономических признаков. Это нашло отражение в выделении многочисленными исследователями целого ряда форм и разновидностей, различающихся по морфологии листьев, по времени цветения и экологическим свойствам. Некоторые из этих форм, имеющие свой ареал, были описаны как самостоятельные виды.

По современным систематическим представлениям (Красильников, 1962; Меницкий, 1971), черешчатый дуб рассматривается как сложная система популяций, разделенная на два эколого-географических подвида — северный и южный.

К южному подвиду (*Q. robur* L. ssp. *meredionalis* Krass. (syn. *Q. robur* L. ssp. *pedunculiflora* Menits.) относится *Q. pedunculiflora* Koch., характеризующийся относительно короткими (менее 1 *см*) черешками листьев, редко превышающими 1 *см*, распространенный в Крыму (Вульф, 1947), на крайнем западе Кавказа (Красильников, 1962) на юге Балканского п-ва (Воронов, 1930; Малеев, 1935; Красильников, 1962; Меницкий, 1971) и, видимо, в Молдавии (Андреев, 1957). Длинночерешковые формы южного подвида (с длиной черешка до 1,5 *см*), описанные как самостоятельные виды, выделены В. П. Малеевым (1936) в ряд *Haas*:

Q. longipes Stev., распространенный в Азербайджане (Воронов, 1930; Малеев, 1935); *Q. erucifolia* Stev., характеризующийся опушенными перистонадрезными листьями и сравнительно короткой плодоножкой и распространенный в восточной Грузии и на северо-востоке Азербайджана (Воронов, 1930; Малеев, 1935); *Q. haas* Kotschy, *Q. kurdica* Wenz., распространенные в Турецкой Армении, Курдистане и по Анатолийскому побережью (Schwarz, 1964). К южному подвиду, по-видимому, относятся также *Q. apenina* Lam. из Южной Франции и *Q. rhodopea* Velen. Таксономические признаки, определяющие видовой статус перечисленных видов, однако слабо группируются и концентрируются и рассеяны по всему ареалу черешчатого дуба, что и привело Д. И. Красильникова (1962) и Ю. Л. Меницкого (1971) к отрицанию самостоятельности ранее выделенных видов.

Северный подвид (*Q. robur* L. ssp. *septentrionalis* Krass. (syn. *Q. robur* ssp. *robur* Menits.) опушен значительно слабее южного, растет на юге лишь в местностях с влажным климатом, например, популяция черешчатого дуба на Рионской низменности, описанная в качестве самостоятельного вида *Q. imeretina* Stev. На севере, в центре и на востоке ареала в районе произрастания северного подвида нередко встречаются признаки, характерные для популяций южного подвида, в том числе звездчатое опушение пластинки, значительная длина черешка (до 1,0—1,5 *см*) и значительная рассеченность листьев.

В целом весьма трудно обнаружить какие-либо правильности в изменчивости перечисленных выше групп популяций, описанных в свое время в качестве самостоятельных видов. Каждая из них имеет смесь и примитивных, и эволюционно продвинутых (по Малееву, 1935; Красильникову, 1962) черт строения вегетативных и генеративных органов. По мнению В. П. Малеева (1935), в южных популяциях дуба черешчатого наиболее примитивными чертами характеризуется *Q. kurdica* Wenz., имеющий правильное строение пластинки, короткие лопасти пластинки и относительно длинный черешок листа, но ксероморфизм его, бесспорно, эволюционно продвинутый признак. В лесостепных дубравах Европейской части СССР часто встречаются экземпляры, имеющие ряд примитивных признаков: крупную, заметно опушенную пластинку правильной формы с короткими лопастями, слабым развитием «ушек» и относительно длинным черешком листа. Известны такие экземпляры и в Западной Европе (Красильников, 1962).

Дуб Гартвиса (*Q. hartwissiana* Stev.) отличается от черешчатого довольно длинным черешком листа (до 3,5 *см*) и примитивным строением листовой пластинки, характеризующейся обычно большим количеством коротких заостренных лопастей (7—12 пар) и параллельными вторичными жилками (Красильников, 1962). Описанные по образцам с Анатолийского побережья, из Болгарии и с Пиренейского п-ва *Q. armeniaca* Kotschy, *Q. stranjensis* Turril, *Q. estremadurensis* весьма близки *Q. hartwissiana* Stev. (Малеев, 1935; Меницкий, 1971) и сохранили, по мнению В. П. Малеева, наибольшее число примитивных черт строения робуроидных дубов.

Группа короткоплодоносных дубов (*Sessiliflorae* Maleev) объединяет два вида: скальный (*Q. petraea* Liebl.) и пушистый (*Q. pubescens* Willd.).

Область распространения скального дуба в Европе и на Кавказе характеризуется разнообразными типами климата, форм рельефа, подстилающих горных пород и формирующихся на них типов почв, что,

несомненно, оказывает сильное воздействие на формирование сложной популяционной структуры, которая находит свое выражение в выделении исследователями целого ряда рас, разновидностей и форм. Некоторым из этих рас и форм придавался ранг самостоятельных видов.

По современным систематическим представлениям (Красильников, 1962), скальный дуб делится на два подвида: скальный (*Q. petraea* Liebl. ssp. *petraea* Krass.) и грузинский (*Q. petraea* Liebl. ssp. *iberica* Krass.). К скальному подвиду относятся сидячецветные дубы, имеющие тонкое звездчатое или редуцированное опушение и различную рассеченность листовой пластинки, вторичные лопасти листа и промежуточные жилки. К этому подвиду относится европейский и кавказский скальный дуб, а также *Q. feketii* Simk., *Q. hungarica* Borb., *Q. brevips* Heuff., (syn. *Q. pseudosessilis* Asch.), распространенные в Средней Европе и относящиеся, по мнению ряда ботаников, к гибридам между скальными и черешчатыми дубами (Schwarz, 1964; Меницкий, 1971).

К грузинскому подвиду (по Д. И. Красильникову) относятся дубы с наиболее примитивными чертами строения, имеющие коротколопастные листья с 7—13 парами параллельных вторичных жилок и слабым развитием промежуточных жилок, в том числе *Q. iberica* Stev., распространенный в Закавказье, Эльбрусе, на севере Малой Азии (Воронов, 1930; Малеев, 1935), в Болгарии и Молдавии (Меницкий, 1971); *Q. hypochrisa* Stev. из восточного Азербайджана, являющийся синонимом *Q. iberica* Stev. (Меницкий, 1971); *Q. dshorochensis* Koch. и близкие ему *Q. kochiana* Schw., *Q. longifolia* Koch, *Q. woronowii* Maleev, *Q. mannifera* Lindl., произрастающие в Южном Закавказье, Турецкой Армении, Курдистане и по Анатолийскому побережью.

По опушению пластинки наблюдается некоторая клинальность в изменчивости грузинского подвида. В соответствии с нарастанием аридности климата в Восточном Закавказье опушенность увеличивается в Азербайджане и особенно в Дагестане. На склонах Малого Кавказа (Кировабад) подвид имеет уже весьма заметное опушение, которое в Дагестане становится плотным и жестким на ощупь. В Западной Грузии и далее на северо-запад по приморским хребтам опушение постепенно редуцируется и становится неотличимым от опушения скального подвида.

Область распространения пушистого дуба приурочена главным образом к северной части Средиземноморской области и лишь частично к южной части Европейской широколиственной лесной области, характеризующихся теплым и относительно сухим климатом. Пушистый дуб светолюбив, является хорошо выраженным гемиксерофитом, произрастает, как правило, на карбонатных почвах и характеризуется по сравнению с другими видами более сильным развитием ксероморфизма; густоопушенные листья изменчивой формы и размеров, обычно сильно рассечены, лопасти длинные, снабжены вторичными зубцами, характерно наличие промежуточных жилок. По длине черешка не отличается от скального дуба.

Д. И. Красильников (1962) в системе пушистого дуба выделяет два подвида. К *Q. pubescens* Willd. ssp. *pubescens* Krass. он относит гемиксерофитный европейский пушистый дуб с относительно крупной листовой пластинкой изменчивой формы, а также выделенные ранее виды с неустойчивым опушением, в том числе *Q. calcarea* Troitz., распространенный в Крыму, на Западном Кавказе и в Дагестане, *Q. dalechampii* Ten. и *Q. policarpa* Schw., распространенные в южной Европе (Болгария,

Румыния, Молдавия). К *Q. pubescens* Willd. ssp. *crispata* (Stev.) Krass. Д. И. Красильников относит виды с наиболее развитым ксероморфизмом, произрастающие в наиболее сухих условиях и характеризующиеся мелкими, глубоко рассеченными листьями часто с заостренными зубцами, обычно волнистой по краю пластинкой с относительно устойчивым войлочным опушением. Сюда относятся *Q. crispata* Stev., распространенный в Крыму, на Западном Кавказе и в Дагестане, *Q. virgiliana* Ten., *Q. brachyphylla* Kotschy — в юго-восточной Европе.

Д. И. Красильников (1962) отмечал непрерывный характер изменчивости всех таксономических признаков пушистого дуба и трудности выделения внутривидовых таксонов. По нашим данным, в изменчивости пушистого дуба наблюдается некоторая клинальность. В аридных условиях Дагестана этот вид характеризуется плотным, коротким, довольно устойчивым бархатистым опушением, являющимся как бы гипертрофированным опушением грузинского подвида скального дуба. В северо-западном направлении, вдоль предгорий Кавказского хребта, характер опушения меняется: делается войлочным, менее устойчивым; увеличивается длина волосков, они становятся извитыми. В этом же направлении увеличивается частота форм с сильным рассечением пластинки и развитием вторичных зубцов. На крайнем западе Кавказа на сухих меловых приморских хребтах опушение вновь становится коротким и бархатистым.

ИСТОРИЯ ДУБОВ

Рассматривая биологию, систематику и распространение современных робуроидных дубов, можно прийти к ряду очень важных выводов. Прежде всего, выделяемые четыре вида — черешчатый, скальный, пушистый и дуб Гартвиса — четко различимы и являются в этом смысле «хорошими» видами. Это касается не только совокупности морфологических признаков (прежде всего признаков листа и генеративных органов), создающих облик данного вида, но и особенностей фенологии и четко очерчиваемых различий в условиях местообитаний, характеризующих каждый из видов. Более того, морфологически и экологически различаются и подвиды. Все четыре вида, исключая, пожалуй, дуб Гартвиса, имеют огромную внутривидовую изменчивость, о чем свидетельствует выделение подвидов. Не нужно забывать, что совсем недавно систематики насчитывали более двух десятков видов робуроидных дубов. При рассмотрении отдельных деревьев и небольших совокупностей все это нередко приводит к обнаружению индивидов, диагностика не только подвидовой, но даже видовой принадлежности которых затруднена, а иногда и просто невозможна. Естественно, возникает мысль о широком распространении среди робуроидных дубов и вообще в роде *Quercus* L. гибридизационных процессов (Anderson, 1949; Stebbins, 1950). Действительно, Е. В. Вульф (1947), О. Шварц (Schwarz, 1964), Ю. Л. Меницкий (1971) полагают, что на образование подвидов дубов основное влияние оказала интрогрессивная гибридизация, интенсивно протекающая в зонах контакта этих видов, а также при контакте с дубами других секций. Более того, Ю. Л. Меницкий (1971) считает, что кавказская раса скального дуба возникла в результате гибридизации грузинского и черешчатого дубов в послеледниковое время. Гибридизацией объясняется также возникновение южного подвида черешчатого

дуба, возникновение подвидов скального, пушистого дуба, внутривидовая изменчивость дуба Гартвиса (Schwarz, 1964; Меницкий, 1971). Критерием же интрогрессивной гибридизации при этом служит обнаружение отдельных деревьев или совокупностей деревьев, имеющих промежуточные значения признаков. Однако промежуточные формы обнаруживаются в нетипичных для каждого из двух видов переходных условиях местообитаний. Вследствие филогенетической близости видов робуроидных дубов и их большой экологической пластичности в этих условиях даже следует ожидать промежуточных значений признаков, обусловленных сходством норм реакции генотипов разных видов. Не исключено, что в эволюционной истории интрогрессивная гибридизация и сыграла определенную роль. Оценить ее сегодня, однако, вряд ли возможно. Что же касается предположения об интенсивных гибридизационных процессах, связывающих разные виды робуроидных дубов в настоящее время, то в его пользу нельзя привести пока ни одного сколько-нибудь серьезного доказательства.

Между видами имеется значительный разрыв по времени и биологии цветения. Промежуточные формы, которые могут быть истолкованы как межвидовые гибриды, редки в природе. Эффективность завязывания желудей при межвидовых скрещиваниях в экспериментальных условиях не превышает 2%. Возможность гибридизации в природных условиях изучалась нами на участке, где совместно произрастают скальный, пушистый и черешчатый дубы (Убинское лесничество, Северо-Западный Кавказ). При просмотре большого количества подроста ни по морфологии листа, ни по опушению не обнаружено промежуточных форм между видами.

Мы подробно остановились на проблеме интрогрессивной гибридизации, поскольку этому механизму подчас приписывается ведущая роль в эволюции робуроидных дубов. Развиваемые нами представления о становлении современных видов робуроидных дубов, с одной стороны, не нуждаются в непременном допущении интрогрессивной гибридизации, а с другой — не требуют ее отсутствия в геологическом прошлом.

Современный ареал робуроидных дубов охватывает практически всю Европу. При этом виды дубов имеют разорванные ареалы, иногда их популяции изолированы громадными пространствами. Прежде всего это касается дуба Гартвиса, примитивный характер признаков которого и разорванность ареала убедительно свидетельствуют о реликтовости этого вида.

В пределах каждого из крупных регионов (Кавказ, Крым, Балканы и др.) у дубов черешчатого, скального и пушистого обнаруживается весь спектр изменчивости, характерный для каждого вида в целом. У дуба черешчатого одни популяции индентифицируются с ножкоцветным или длинноножковым дубами, другие — с типичной формой. У дуба скального в каждом регионе, кроме типичной формы, широко распространены экземпляры с комплексом признаков грузинского подвида, у дуба пушистого — распространены и пространственно локализованы в разных частях ареала популяции, близкие дубам известковому и курчавому. Таким образом, в пределах крупных географических изолятов обнаруживается однотипная межвидовая, а для вида — однотипная межпопуляционная изменчивость. Не свидетельствует ли такая своеобразная «циклическая» изменчивость о сходстве и одинаковом характере протекания видообразования в разных частях ареала дубов?

В большинстве эволюционных исследований обычно предполагается, что современные дубы возникли в каком-то определенном регионе, а затем расселились по территории Европы на пространстве от Пиренеев до Кавказа, Эльбруса и Урала (Малеев, 1935, 1941; Schwarz, 1964; Красильников, 1962; Меницкий, 1971). При этом обычно не обсуждают ряд обстоятельств, сильно затрудняющих объяснение столь отдаленных миграций.

Во-первых, распространение желудей от любого отдельного дерева или стены леса сильно ограничено: основная масса желудей сосредоточена под кроной. С учетом возможного их распространения сойками (Холодный, 1949; Schuster, 1950) скорость миграции дуба вряд ли превышает несколько сотен метров за поколение (около 100 лет). Нужно заметить, что даже такая сильно завышенная скорость расселения дуба возможна лишь в условиях полного климатического благоприятствования и наличия свободных экологических ниш. В истории северного полушария, в частности Европы, известно по крайней мере три гигантских оледенения, исключающих всякую возможность расширения ареала дуба. Более того, на территории, освободившейся из-под ледника, дуб не являлся пионерной породой подобно березе, сосне и другим, продвигался вслед за хвойными и мелколиственными лесами; на путях расселения дубов встречались преграды в виде обширных зандровых песков, где дуб вообще не способен существовать в силу своих биологических свойств.

Во-вторых, по-видимому, не существовало одного сколько-нибудь локализованного центра видообразования всех современных робуроидных дубов. Вряд ли можно допустить, что разные виды сформировались в разных местах с последующим расселением, подчас в противоток друг другу по территории всей Европы.

Разумеется, когда имеют дело с временными отрезками порядка миллионов лет, оценки суммарных расстояний и времени миграции вряд ли выглядят убедительно: на таких отрезках времени реализуются и крайне маловероятные события. Тем не менее специфика биологии вида, такой важный признак вида, как потенциальная скорость распространения особей вида за поколение, должны, несомненно, учитываться при эволюционных построениях. В имеющихся схемах эволюции этот момент, по сути дела, игнорируется; как будто огромные временные отрезки стирают различия в скоростях миграции, например, между дубом, грецким орехом и каштаном, с одной стороны, и сосной, березой, осиной — с другой. Однако, если для березы за геологические промежутки времени возможны миграции, охватывающие всю территорию Евразии, то не должны ли мы для дуба ограничивать миграции гораздо меньшими территориями: Кавказом или восточной Европой, Балканами или Пиренеями?

На огромных пространствах Европы, от западного Средиземноморья до Урала, в отложениях среднего и верхнего плиоцена описаны рядом авторов несомненные робуроидные дубы: *Q. robur pliocenica* Laur. из Южной Франции; *Q. mirbeckii* Dep. из долины р. Роны; *Q. roburoides* Bereng. из Болгарии, Армении, Западной Грузии и с низовьев р. Камы; *Q. kryshtofovichiana* Baran. с низовьев р. Камы; *Q. prahartwissiana* Mchedl. из Западной Грузии; *Q. hartwissiana* Stev., *Q. buchii* Web., *Q. codorica* Kol., *Q. iberica* Stev. из Западной Грузии. Перечисленные виды существовали в условиях умеренно-теплого климата плиоцена и характеризовались относительно крупной пластинкой с короткими, поч-

ти зубчатыми лопастями и параллельными вторичными жилками, что характерно для наиболее примитивных представителей современных дубов — дуба Гартвиса и грузинского подвида скального дуба. В то же время на территории Закавказья И. В. Палибиным (1934, 1937) и А. А. Колаковским (1955) обнаружены дубы со значительными чертами специализации листовой пластинки, напоминающие современные *Q. robur* L. и *Q. petraea* Liebl.

Простое перечисление ископаемых форм, существовавших, по-видимому, в одно и то же время, свидетельствует о значительной изменчивости третичных робуроидных дубов. Дать реальную оценку этой изменчивости крайне трудно. Специфика палеоботанических материалов в силу самого характера ископаемого материала и случайности находок заключается в том, что изучаются лишь разрозненные части растений — у дубов, главным образом, отпечатки листьев — из ограниченного числа пунктов. Это, к сожалению, не позволяет установить объем вида в современном его понимании в неонтологии (Stebbins, 1950; Тимофеев-Ресовский, 1961; Майр, 1968). Любой современный вид, например скальный дуб, по аналогичным остаткам был бы описан огромным числом форм, большим, чем третичные робуроидные дубы. Еще раз напомним, что даже на живом материале в пределах видовой системы скального дуба до недавнего времени выделялось несколько десятков видов и форм.

Поэтому ископаемые формы третичных робуроидных дубов мы считаем возможным объединить в один сборный политипический вид *Q. roburoides* Bereng., являющийся, с нашей точки зрения, предком современных робуроидных дубов. При этом другие формы третичных робуроидных дубов следует рассматривать как синонимы или популяции (внутривидовые таксоны), входящие в видовую систему *Q. roburoides* Bereng. Можно полагать, что популяции *Q. roburoides* Bereng. отличались заметной эколого-морфологической дифференциацией, возникшей в разных физико-географических и фитоценотических условиях его обширного ареала. На фоне примитивных признаков подавляющего большинства его популяций могли возникать и исчезать специализированные формы, определенные как *Q. robur* L. и *Q. petraea* Liebl. Возможно, они были рассеяны по всему ареалу подобно тому, как черты примитивного строения рассеяны по ареалу современных робуроидных дубов. Вне всякого сомнения, появлялись и другие формы, следы которых не сохранились в палеоботанической летописи. В ходе дальнейшей истории из популяций робуроидных дубов *Q. roburoides* обособились современные дубы.

Конец неогена характеризовался радикальными переменами общих физико-географических условий Европы. Быстрый подъем горных цепей и последовавшие за ним события ледниковой эпохи привели к увеличению давлений эволюционных факторов — естественного отбора, изоляции и популяционных волн. Огромные колебания численности популяций, то сдавленных и изолированных при наступлении ледников, то вновь расширяющих свой ареал в периоды потеплений и сливающихся в единые популяционные системы, сочетались с крайним разнообразием среды в горных странах и принципиальными различиями между горными и равнинными территориями. Резкое усиление давления естественного отбора и появление новых, подчас контрастных векторов его, могло не повлечь за собой в этих условиях интенсивного видообразования. Характерно, что к концу третичного периода и к

плейстоцену многие ботаники (Синская, 1933; Тахтаджян, 1966; Горчаковский, 1969) и зоологи (Майр, 1968) относят возникновение ряда эндемичных видов и даже родов.

Похолодание и наступление ледников в плейстоцене ухудшали позиции *Q. roburoides* на равнине и в горных системах. Экологический оптимум его сдвигался к югу в межгорные депрессии и предгорные равнины. Вследствие разрыва сплошного ареала дуба возникали изолированные популяции в составе широколиственно-хвойных лесов на аллювиальной равнине западной и восточной Европы и в горах от Пиренеев до Кавказа, где шло приспособление дуба к различным, кардинально изменившимся условиям среды. Резко усилившееся давление естественного отбора при низкой численности популяций, почти вымирающих в ледниковых убежищах, привело к коренной генетической перестройке видовой системы *Q. roburoides*.

Генетическая перестройка разных популяций происходила при этом на основе одних и тех же генных комплексов и гомеостатических механизмов, характеризующих систему третичного дуба. Одинаковым образом коодаптированные комплексы генов в изолированных популяциях, несомненно, ограничивали выбор путей дальнейшей эволюции. Поэтому процесс генетической перестройки популяций *Q. roburoides* был в определенной степени канализован, т. е. ответ разных, в том числе достаточно удаленных друг от друга популяций, на более или менее одинаковые направления и давления естественного отбора был в целом одинаковым и привел к сходным результатам. Канализованность естественного отбора и образование генетически идентичных краевых популяций в разных частях ареала ряда видов обсуждалось Х. Майром (1968), а в последнее время К. Штерном (Stern, Roche, 1974). Таким образом, мы допускаем полилокусное (политопное) происхождение современных робуроидных дубов независимо в разных частях ареала.

В изолированных популяциях равнин действие естественного отбора, определявшегося физико-географическими условиями аллювиальных равнин и фитоценотическими условиями складывающегося широколиственно-хвойного комплекса, было направлено на создание холодоустойчивой расы дубов и привело к образованию черешчатого дуба *Q. robur* L. на громадных пространствах средней и южной Европы. Этому способствовала также высокая начальная генетическая гетерогенность третичного дуба *Q. roburoides*. Признание полилокусного происхождения черешчатого дуба не противоречит монофилетическому происхождению и снижает трудности объяснения быстрого расселения его от Пиренейского п-ва до Урала: уже в нижнем плейстоцене черешчатый дуб был распространен весьма широко. Находки его обнаружены в Западной Европе, в лихвинских слоях, в Башкирии, Воронежской и Тамбовской областях, в сингильских слоях Поволжья и Прикаспия, в Предкавказье и на Кавказе (Гроссгейм, 1936; Малеев, 1941; Криштофович, 1955; Гричук, 1949; 1960; Колаковский, 1955; Дорофеев, 1963; Красильников, 1962; Горчаковский, 1969). С другой стороны, полилокусное происхождение в значительной степени объясняет показанную выше разорванность ареала и однотипный характер изменчивости популяций в пределах крупных физико-географических подразделений.

Под влиянием следующих фаз похолодания происходил дальнейший процесс приспособления черешчатого дуба к условиям континентально-

го климата. В межледниковые эпохи черешчатый дуб выходил из изолятов, широко распространялся по равнине и проникал в предгорья. При этом шел процесс скрещивания и перемешивания разных популяций, что приводило вследствие ограниченных расстояний миграции к повышению его меж- и внутрипопуляционной изменчивости.

Одновременно с возникновением черешчатого дуба на равнинах средней и южной Европы, по-видимому, происходило обособление сидячецветных дубов в горных странах Кавказа и Европы. Подчеркиваем, что, с нашей точки зрения, процесс возникновения сидячецветных дубов проходил повсеместно в крупных географических изолятах горных стран альпийского орогенеза под действием естественного отбора и на основе генофонда третичного *Q. roburoides*. Древние сидячецветные дубы были близки современному грузинскому подвиду скального дуба.

Характер изменчивости сидячецветных дубов на Кавказе хорошо иллюстрирует это положение. Опушение грузинского подвида увеличивается по мере нарастания сухости климата и почв и скачком переходит в опушение пушистого дуба. Во влажных условиях Западного Кавказа опушение, напротив, редуцируется, приближаясь к опушению скального подвида. Аналогичным образом меняется рассеченность листовой пластинки. Это свидетельствует, что древний сидячецветный дуб, близкий грузинскому подвиду скального дуба, был предком современных сидячецветных дубов. Формы, близкие грузинскому подвиду, рассеяно встречаются по всему ареалу сидячецветных дубов. Но, по-видимому, динамичность физико-географических условий в Европе не способствовала сохранению древнего сидячецветного дуба, который остался в малоизмененном виде только в Закавказье. С другой стороны, опушение дуба пушистого меняется от короткого, бархатистого, относительно устойчивого, до войлочного, быстро сходящего. По этому признаку выделенные формы встречаются как на Кавказе, так и в различных регионах южной Европы.

Нужно заметить, что морфологическая дифференциация видов дуба в плейстоцене и появление дискриминирующих признаков происходила не в результате прямого приспособительного значения этих признаков (например длины плодоноса), но вследствие коренной перестройки генотипов как целостных систем. Лишь признаки пушистого дуба — рассеченность и опушение пластинки листа — возможно, могли иметь прямое приспособительное значение на сухих карбонатных почвах.

Под влиянием неблагоприятных условий среды в периоды оледенений большая часть популяций третичного дуба исчезла, сохранившись лишь на Кавказе, Балканах и, возможно, на Пиренеях, где в силу относительно стабильных условий среды, медленно эволюционируя, они дали близкие (Маллев, 1941) или даже идентичные (Красильников, 1962; Меницкий, 1971) виды *Q. hartwissiana* Stev., *Q. stranjensis* Turril, *Q. estremadurensis*.

Таким образом, современные робуроидные дубы обособились из популяций третичного политипического вида *Q. roburoides* на всем его ареале в разнообразных условиях среды под действием естественного отбора, векторы и давление которого определялись крупными событиями третично-четвертичной истории. На важность экологических адаптаций в видообразовании робуроидных дубов неоднократно указывал Д. И. Красильников.

Выводы

Рассмотрение систематического положения, географического распространения и изменчивости современных робуроидных дубов показывает исключительную филогенетическую близость и вместе с тем достаточно четкую обособленность разных видов. Наибольшее разнообразие форм и подвидов оказывается приуроченным к горным странам альпийского орогенеза. Обращаясь к предыдущим работам по эволюции робуроидных дубов, мы отмечаем ряд моментов, требующих более детального и критического рассмотрения:

1. Предположение о неограниченных миграциях дубов по всей территории Европы.

2. Предположение о решающем значении в эволюции дубов интрогрессивной гибридизации, которое мы выше подробно обсудили и показали, что его нельзя принимать целиком, без серьезных ограничений. Однако самым важным, с нашей точки зрения, является то, что авторы предыдущих работ не подчеркивают особой роли того несомненного воздействия, которое должны были оказать на эволюцию робуроидных дубов на рубеже четвертичного периода процессы интенсивного вздымания горных стран и последующие события периода ледниковой эпохи.

3. Насколько можно судить по морфологическому и экологическому разнообразию современных видов, подвидов и форм робуроидных дубов, их предок (или предки) не могли не откликнуться на мощные давления разнонаправленного естественного отбора, на резко выраженные смены жесткой изоляции и слияния отдельных популяций, на огромные колебания численности популяций, обусловленные интенсивным вздыманием горных цепей и событиями ледниковой эпохи.

При этом в качестве предшественника современных робуроидных дубов мы называем *Q. roburoides* Bereng., понимая его как политипический вид, видовую систему, характеризующуюся богатством морфологических и, по-видимому, экологических форм. Популяционная интерпретация палеовида означает, что он мог содержать в себе и довольно специализированные формы, типа находок И. В. Палибина (1937) и А. А. Колаковского (1955).

Мы отнюдь не утверждаем, что в эволюции робуроидных дубов миграционные процессы не имели значения. Они, несомненно, сыграли определенную роль, но были, по-видимому, пространственно ограничены. Точно так же мы отнюдь не отрицаем важности процессов интрогрессивной гибридизации. Однако на первое место, с нашей точки зрения, выдвигается полилокусность (политопность) процессов видообразования, полностью согласующаяся с полиморфным характером палеовида *Q. roburoides*, с одной стороны, и более или менее однотипными изменениями физико-географической среды в разных регионах Европы на рубеже четвертичного времени — с другой. Об этом же свидетельствует изменчивость современных дубов, имеющая в разных частях ареала видов своеобразный «циклический» характер.

Мы рассматриваем предложенную здесь схему эволюции робуроидных дубов как наиболее вероятный, с нашей точки зрения, и отвечающий всей совокупности современных данных вариант. Речь идет скорее о схеме принципов, а не о схеме фактов, в связи с чем необходимо подчеркнуть всю сложность и принципиальную невозможность однозначного решения проблемы.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. Деревья и кустарники Молдавии. т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система.— Избранные произведения, т. 1. Л., «Наука», 1967.

Воронов Ю. Н. Краткий обзор закавказских дубов в связи с проблемой пробки.— Ежегодник экзотлеса, вып. 1. М., 1930.

Вульф Е. В. Флора Крыма, т. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала.— Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 66. Свердловск, 1969.

Гричук В. П. К познанию процесса формирования широколиственных лесов Европейской части СССР в четвертичном периоде. — Вопросы географии, вып. 12. М., Изд-во АН СССР, 1949.

Гричук В. П. Стратиграфическое расчленение плейстоцена на основании палеоботанических материалов.— Хронология и климаты четвертичного периода. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа.— Труды Бот. ин-та АН Аз. ССР, т. 2. Баку, 1936.

Дорофеев П. Н. Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области.— Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. IV. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1963.

Колаковский А. А. Ископаемая дендрофлора Кавказа.— Труды Тбилисского бот. ин-та, 1955, т. 17.

Красильников Д. И. Изменчивость дубов Западного Кавказа и ее значение в таксономии. Автореф. докт. дисс. Краснодар, 1962.

Криштофович А. Н. Развитие ботанико-географических областей Северного полушария с начала третичного периода.— Вопросы геологии Азии, т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1955.

Майр Х. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.

Малеев В. П. Обзор дубов Кавказа в их систематических и географических отношениях и в связи с эволюцией группы *Robur*.— Бот. ж., 1935, № 2—3.

Малеев В. П. Флора СССР, т. 5. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1936.

Малеев В. П. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности.— Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1941.

Меницкий Ю. Л. Дубы Кавказа.— Обзор кавказских представителей секции Quercus. Л., «Наука», 1971.

Палибин И. В. Палеоботанические материалы из Восточной Грузии.— Труды Нефт. геол.-разв. ин-та, сер. А, вып. 29. М., 1934.

Палибин И. В. Ископаемая флора Годерзского перевала.— Труды Бот. ин-та АН СССР, вып. 4. Л., 1937.

Синская Е. Н. Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов.— Бот. ж., 1933, № 5 и 6.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.— Л., «Наука», 1966.

Тимофеев-Ресовский Н. В. К теории вида.— Радиационная цитогенетика и эволюция.— Труды Ин-та биол. УФАН СССР, 1961, вып. 44.

Холодный Н. Г. Как распространяется дуб в естественных условиях.— Среди природы и лаборатории, вып. 1. М., 1949 (МОИП).

Anderson E. Introgressive hybridization. N.-Y.— London, 1949.

Schwarz O. Quercus. In Tutin T. G., Heywood V. H. (ed.). Flora Europaea, 1964, v. 1.

Stebbins G. L. Variation and Evolution in Plants. N.-Y., Columbia Univ. Press. 1950.

Schuster L. Über den Sammeltrieb des Eichelhähers (Garrulus).—Vogelwelt, 1950, v. 71.

Stern K., Roche L. Genetics of Forest Ecosystems. Springer — Verlag Berl.— Heidelb. N.-Y., 1974.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ 1977

А. В. СИРКО, Н. Т. СТЕПАНОВА

МИКОЦЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОСНЯКА ЗЕЛЕНОМОШНО-ЯГОДНИКОВОГО

Работы по изучению роли грибов в лесных фитоценозах Ильменского заповедника начаты в 1971 г. и предполагается продолжить их в течение 5—10 лет. Помимо изучения грибной флоры этого района, ее видового состава, количественной и сезонной динамики видов и других вопросов, начаты исследования процессов распада органических веществ под влиянием бактерий и грибов.

По геоботаническому районированию (Колесников, 1961), Ильменский заповедник расположен в лесной зоне в подзоне сосново-березовых лесов. Территория заповедника на 80—90% покрыта лесом, основной лесообразующей породой является сосна. Сосновые леса, в частности сосняки-зелономошники и производные от них сосняки ягодниковые, широко распространены на территории заповедника (Фильрозе, 1958). Они занимают пологие склоны и невысокие увалы предгорий Ильменского хребта. По гидрологическому режиму эти участки относятся к группе периодически сухих типов лесорастительных условий с увлажнением за счет атмосферных осадков.

Для выявления флористического состава грибов и определения их роли в лесных ценозах были взяты для обследования разновозрастные зелономошно-ягодниковые сосняки. Наблюдения проводили каждые 5 дней в течение двух вегетационных сезонов 1971—1972 гг. на постоянных пробных площадках размером 2500 *м*^{2}.

Сосняк зелономошно-ягодниковый спелый занимает вершину небольшого увала (300—350 *м*). Уклон 5°, экспозиция юго-западная. Микрорельеф выражен, имеются небольшие кочки, выходы на поверхность камней, покрытых лишайниками и мхами.

Древостой из сосны обыкновенной и лиственницы сибирской, состав 9С1Л, бонитет III, сомкнутость древесного полога 0,7. Размещение стволов по территории неравномерное. Возраст сосны 95—100 лет, высота 18—28 *м* (средняя 24 *м*), диаметр 20—38 *см* (средний 26—28 *см*); возраст лиственницы 90—110 лет, высота 16—22 *м* (средняя 20 *м*), диаметр 20—28 *см* (средний 22 *см*).

Подрост групповой состоит из сосны в возрасте от 5 до 15 лет высотой до 40—50 *см*, составляет 2,5—3 тыс. экз. на 1 *га*, приурочен к прогалинам. Кроме сосны, единично встречается береза в возрасте 10—20 лет. Подрост на 30% поврежден косулями и лосями.

Подлесок редкий, единично встречаются рябина, малина и ракитник высотой до 30—80 *см*. В травяном ярусе преобладают костяника, земляника, вейники и около стволов деревьев — брусника. Общее покры-

тие 50%. Моховой покров состоит в основном из зеленых мхов, хорошо развит, высота живой части от 2 до 8 *см*, мертвой — до 10 *см*.

Подстилка 0,3—1,5 *см* толщиной. Опад состоит из стеблей травянистых растений, хвои сосны, мелких веточек, шишек.

Сосняк зеленомошно-ягодниковый средневозрастной занимает западный склон небольшой гранитной гряды (уклон 8°). Микрорельеф хорошо выражен, много крупных камней, возвышенности около стволов и старых пней.

Древостой образован сосной обыкновенной и березой бородавчатой; состав 7С3Б, бонитет II, сомкнутость древесного полога 0,8. Возраст сосны 40—60 лет, высота 9—19 *м* (средняя 14 *м*), диаметр 8—14 *см*; возраст березы 40 лет, высота 13—17 *м*, диаметр 4—16 *см* (средний 8—10 *см*). Встречаются единичные деревья сосны в возрасте 100—110 лет, диаметр 38—42 *см*, высота 16—18 *м*.

Подрост единичный из березы, сосны и лиственницы в возрасте 2—5 лет. Подлесок редкий, состоит из ивы, малины, рябины и ракитника. Травяной покров фрагментарный, преобладающими видами являются костяника, земляника, грушанки; общее покрытие до 30%. Моховой покров состоит из зеленых мхов, приурочен к выходам камней.

В древостое идет естественный процесс самоизреживания, поэтому много усыхающих и усохших стволов как сосны, так и березы, много валежа в разных стадиях разложения.

Подстилка маломощная, распределена сравнительно равномерно. Опад состоит из хвои сосны, листьев березы, отмерших травянистых растений, мелких веточек древесных и кустарниковых пород.

Проведенные микологические исследования позволили выявить состав грибов, проследить время их плодоношения и экологическую приуроченность к субстратам.

Всего для сосняков зеленомошно-ягодниковых выявлено 187 видов грибов из 3 классов, 12 порядков, 50 семейств, 136 родов (список видового состава грибов приведен в приложении).

Наиболее богато представлены агариковые, афиллофоровые и сумчатые грибы (соответственно 111, 99 и 50 видов). Однако встречаемость видов и обилие карпофоров в разные годы различны. Только 35% видов грибов встречены в оба вегетационных сезона. Наиболее благоприятным для развития грибов был 1971 год — выявлено 215 видов. В 1972 г. в августе наблюдалась засуха, что обусловило бедный видовой состав грибов этого периода. В целом за сезон было отмечено 153 вида.

Около 40% видов грибов было встречено только по одному разу. К таким относятся некоторые виды родов *Cristella*, *Sistotrema*, *Athelia*, *Corticium*, *Tyromyces*, *Phellinus*, *Odontia*, *Lentaria*, *Amanita*, *Lepiota*, *Lycoperdon* и др.

К часто встречающимся принадлежат *Tympanis pinastri*, *Cenangium acicolum*, *Lachnellula laricis*, *Lophodermium pinastri*, *Valsa pini*, *Hirschioporus pergamenus*, *H. fusco-violascens*, *Daedaleopsis confragosa*. *Auriscalpium vulgare*, *Clavariadelphus ligula*, *Ramaria rufescens*, *Boletinus asiaticus*, *Clitocybe splendens*, *Armillaria mellea*, *Marasmius androsaceus*, *Russula delica* и др.

Анализ видового состава грибов отдельных ценозов показал, что несколько богаче представлены грибы в сосняке зеленомошно-ягодниковом среднего возраста. Основными причинами, обеспечивающими большое разнообразие грибов в более молодых сосняках, можно считать примесь в древостое лиственных пород (березы), высокую захлам-

ленность древостоя в связи с естественным отмиранием, фрагментарное распределение травяного покрова и наличие мертвопокровных участков, лучшую освещенность и прогреваемость.

Различия между обследованными ценозами наблюдаются и в качественном составе грибов. Только 61 вид является общим для обоих сообществ. Наибольшее сходство наблюдается в составе сумчатых и несовершенных грибов (соответственно 34 и 33%). Афиллофоровые грибы в спелом древостое представлены в 2,5 раза беднее по сравнению со средневозрастным, а агариковые — в 1,5 раза. Процент общих видов у всех групп базидиальных грибов очень низок.

Типичными представителями, создающими аспекты в спелом сосняке зеленомошно-ягодниковом, являются *Auriscalpium vulgare*, *Ramaria invalii*, *Boletinus asiaticus*, *Clitocybe splendens*, *Marasmius androsaceus*, *Xeromphalina cornui*, *Cystoderma cinnabarinum* и некоторые другие. В средневозрастном сосняке зеленомошно-ягодниковом наблюдались аспекты *Leccinum aurantiacum*, *Gomphidius glutinosus*, *Clitocybe splendens*, *Armillaria mellea*, *Marasmius epiphyllus*, *Russula delica*, *R. nigricans*, *R. foetens*, *Marasmius cochaerens*, *Spathularia flavida*, *Clavariadelphus ligula* и др.

Хотя видовой состав в средневозрастных сосняках разнообразнее по сравнению со спелыми, однако, как показал перечет плодовых тел агариковых грибов на пробных площадях, общее количество карпофоров, образовавшихся за сезон в благоприятные годы, очень близко в обоих типах и на 1 *га* составляет в средневозрастном около 4 тыс. экз., а в спелом — около 4,5 тыс. В неблагоприятные годы эти колебания выражены резче. В спелом древостое на 1 *га* образуется до 3,5 тыс. карпофоров, а в средневозрастном — около 2 тыс. Вероятно, в средневозрастном сосняке наиболее сильно выражены микроклиматические изменения и при отсутствии осадков происходит более быстрое и сильное высушивание субстратов.

Время образования карпофоров грибов у разных видов различно. Наибольшее количество особей наблюдается во второй половине лета (вторая половина июля — август).

Сроки плодоношения отдельных видов различны и зависят от биологии самих грибов и от экологических условий. Можно выделить три основных ритма развития: виды, у которых карпофоры образуются в течение всего вегетационного периода (*Auriscalpium vulgare*, *Marasmius cochaerens*, *Lachnellula laricis* и др.); виды, образующие плодовые тела во второй половине лета (*Clitocybe splendens*, *Cystoderma cinnabarinum*, *Russula delica*, *Gomphidius glutinosus* и др.), виды, появляющиеся в конце лета (*Spathularia flavida*, *Boletinus asiaticus*, *Cortinarius*, многие клавариевые грибы). Хотя общая закономерность в ритме развития отдельных видов и наблюдается, однако сроки образования карпофоров и особенно их обилие в отдельные годы корректируются погодными условиями. Массовому образованию плодовых тел предшествуют обильно выпавшие осадки и установление теплой погоды. При обильных дождях, но низкой температуре, что наблюдалось в 1971 г. с 31/VII по 5/VIII и в 1972 г. с 26/VII по 31/VII, количество видов и обилие карпофоров резко снижалось.

Большинство выявленных грибов — разрушители древесного и лиственного опада. Так, на основной лесообразующей породе — сосне установлено 87 видов грибов: из них 16 видов на хвое, 22 — на коре, 46 — на древесине, 3 — на шишках. Видовой состав на том или ином суб-

страте зависит от степени разложения. Так, на усохшей хвое и хвое в верхнем слое опада обильно встречаются *Leptostroma pinastri*, *Lophodermium pinastri*, *Sclerotiopsis piceana*. На хвое, потерявшей механическую прочность, крошащейся и частично перешедшей в подстилку, собраны *Melanospora chionea*, *Pezizella chionea*, *Spathularia flavida* и многие клавариевые грибы.

На коре отмерших ветвей сосны обильно развиваются сумчатые (*Tympanis pinastris*, *Therrya pini*, *Valsa pini*, *Cenangium ferruginosum*) и кортициевые (*Byssocorticium pulchrum*, *Cristella variecolor*, *Tubulicrinis accedens*, *Corticium cebennense* и др.).

Древесина заселяется преимущественно афиллофоровыми грибами. На еще неразложившейся древесине валежных стволов и пней встречены *Fomitopsis pinicola*, *Hirschioporus abietinus*, *H. fusco violascens*, *Gloeoporus amorphus* и некоторые другие виды. Значительно разрушают древесину до второй и третьей стадий многие виды кортициевых и ежевиковых грибов (*Peniophora sanguinea*, *Phlebia gigantea*, *Odontia arguta*, *Radulum byssinum* и др.). На сильно разложившейся древесине поселяются агариковые грибы и гастеромицеты.

С березовым субстратом связано 39 видов грибов: 26 — на древесине, 12 — на коре и 5 — на листьях.

На травянистых растениях выявлено 22 вида сумчатых и несовершенных грибов-сапрофитов. Больше всего (11 видов) отмечено на злаках, 6 — на бубенчике, 5 — на представителях зонтичных растений.

Последующие наблюдения позволяют уточнить флористический состав грибов, проследить сукцессионные изменения на определенных субстратах и определить скорость распада растительных остатков под влиянием грибов.

ЛИТЕРАТУРА

Колесников Б. П. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием.— Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина. Труды Ильменского заповедника, вып. VI. Свердловск, 1961 (УФАН СССР).

Фильрозе Е. М. Типы леса Ильменского государственного заповедника и их динамика.— Труды по лесному хозяйству Сибири, вып. 4. Новосибирск, 1958.

Флористический состав грибов сосняков зеленомошно-ягодниковых (I — спелых; II — средневозрастных) и их встречаемость по годам (+ редко, ++ неоднократно, +++ часто)

Грибы	I		II	
	1971 г.	1972 г.	1971 г.	1972 г.
Ascomycetes				
Otidea bufonia (Pers.) Boud.			+	
Pustularia catinus (Fr.) Fuckel			+	+
Humaria hemishaerica (Fr.) Fuckel			+	
Cheilymenia stercorea (Pers.) Boud.		+		+
Ascobolus stercorarius (Bull.) Schroet.		+		+
Lasiobolus ciliatus (Fr.) Boud.		+		+
Plectania melastoma (Fr.) Fuckel			++	
Spathularia flavida Fr.	+		+++	
Tympanis pinastri Tul.	+	++	++	++
Pezizella chionea (Fr.) Dennis	+	+	+	
Cenangium acicolum (Funckel) Rehm.	+	+	+	+
C. ferruginosum Fr. ex Fr.			+++	++
Dasyscyphus bicolor (Fr.) Fuckel			+	
D. concinnus (Kirscht) Dennis				+
D. tenuissimus (Quél.) Dennis	+			
D. virgineus S. F. Grey.			+	
Lachnellula laricis (Cooke) Dharne	++	++	+	+
Orbilia xanthostigma (Fr.) Fr.			+	
Mollisia cinerea (Batsch ex Mer.) Karst.			++	+
Lophodermium arundinaceum (Fr.) Chev.	+			
L. pinastri (Fr.) Chev.	++	+	++	++
Coccomyces coronutus (Fr.) Karst.			+	
Therrya pini (Fr.) Kujala	++	++	+++	++
Hypocrea fungicola Karst.				+
Byssonectria viridis (Bk. et Br.) Petch			+	+
Nectria pinea Dingley			+	
Melanospora chionea (Fr.) Corda		+		
Coniochaeta malacotricha (Auersw.) Trav.		+		
Hypoxylon multiforme (Fr.) Fr.			+	
Diatrypella favacea (Fr.) Sacc.				+
Valsa pini Fr.	++	+	++	++
Melanconis cytisi Maum.	+	+	+	+
Gnomonia errabunda (Rob.) Auersw.	+		+	+
Sphaerotheca macularis Magnus f. sanguisorbae Rabenh.			+	+
Erysiphe cichoracearum DC. f. adenophorae Jacz.	++	+	++	+
E. communis Grev. f. lathyri Rabenh.	++	+	++	+
E. umbelliferarum de Bary f. seseli Jacz.	+	+		
Mycosphaerella graminicola (Fuckel) Schroet.	+			
M. vertelliana Sacc.	+			
Didymella operosa (Desm.) Sacc.	+			
Leptosphaeria coniothyrium Sacc.			+	
L. culmicola (Fr.) Auersw.	+			
L. doliolum (Fr.) de Not.	+	+	+	+
L. graminis (Fuckel) Sacc.	+			
L. eustoma (Fr.) Sacc.	+	+	+	+

Грибы	I		II	
	1971 г.	1972 г.	1971 г.	1972 г.
L. modesta (Desm.) Auersw.	+			
L. nigricans (Rob.) Ces. et de Not.	+			
Massaria inguinans (Fr.) de Not.		+		
Cucurbitaria laburni (Fr.) Ces. et de Not.	+			
Leptospora rubella (Fr.) Rabenh.	+			
Basidiomycetes				
Sistotrema sernanderi (Litsch.) Donk.	+		+	
S. commune Erikss.		+		
S. oblongisporum		+		
Cristella confinis (Bourd. et Galz) Donk.	+			
C. submutabilis (Hohn. ex Litch.) Donk.			+	
C. sulphurea (Fr.) Donk.		+		
C. variecolor. (Bourd. et Galz.) Christ.			+	
Gloeocystidiellum furfuraceum (Bres.) Donk.			+	
Tubulicrinis accedens (Bourd. et Galz.) Donk.			+	
T. hirtellus (Bourd. et Galz.) Erikss.			+	
Athelia galzinii (Bourd.) Donk.		+	+	
A. grisea Christ.		++		+++
A. epiphylla Pers.		+		
A. tessulata (Cooke) Donk.		+		
Byssocorticium pulchrum (Lund.) Christ.	+		+	
Phlebia hydnoides (Cook. et Mass.) Christ.			+	
Ph. gigantea (Fr.) Donk.				++
Peniophora nuda (Fr.) Bres.		+	+	
P. sangunea (Fr.) Höhn. et Litsch.			++	++
P. violacea — livida (Somm.) Mass.		++		
Hyphoderma pallidum (Bress.) Donk.			+	+
H. radula (Fr.) Donk.				+
H. salicicola Christ.		+		
Hypochnicium lundellii (Bourd.) Erikss.			+	
H. geogenium (Bress.) Erikss.		++		
H. sphaerosporum (Höhn et Litsch.) Erikss.		+		
Hypodontia abieticola (Bourd. et Galz.) Erikss.		+		
H. alutacea (Karst.) Erikss.			+	
H. subalutacea (Karst.) Erikss.		+	+	
Corticium cebennense Bourd.				+
C. molle Bres.			+	
C. sublaeve Bres.			+	
D. vellereum Ell. et Groig.			+	
Meruliopsis taxicola (Pers.) Bond.			++	+
Stereum fuscum (Schrad.) Quél.			+	
St. hirsutum Fr.			+++	+
St. pini Fr.	+++	+++	+++	
St. sanguinolentum Fr.		+		
Vararua ochroleuca (Bourd. et Galz.) Donk.		+		

Грибы	I		II	
	1971 г.	1972 г.	1971 г.	1972 г.
Theleophora terrestris Fr.			++	
Solenia anomala (Pers.) Fuckel			+	
Cyphella fasciculata Schw. et Berk.			+	
Tyromyces caesius (Fr.) Marr.			+	+
T. cinerascens (Bress.) Bond.				+
T. floriformis (Quel.) Bond. et Sing.			+	
T. kmetii (Bress.) Bond. et Sing.			+	
T. undosus (Peck.) Murr.			+	
Gloeoporus amorphus (Fr.) Clem. et Shear.	+	++		
Hapalopilus nidulans (Fr.) Karst.			+	
Piptoporus betulinus (Bull.) Karst.			+	+
Fomes fomentarius (L.) Gill.			+	+
Fomitopsis pinicola (Sw.) Karst.	+	+	+	+
Phaeolus schweinitzii (Fr.) Pat.			+	
Inonotus rheades (Pers.) Bond. et Sing.			+	
Phellinus contiguus (Pers.) Bourd. et Galz.				+
Ph. ferrugineo-fuscum (Karst.) Bond.			+	
Ph. isabellinus (Fr.) Bond. et Galz.			+	
Ph. isabellinus f. resupinatus			+	
Ph. torulosus (Pers.) Bourd. et Galz.			+	
Polyporus arcularius Fr.				+
P. brumalis Fr.			++	+
P. melanopus Fr.				+
P. varius Fr.			+	+
P. varius f. elegans (Fr.) Gill. et Lucand				+
P. varius f. nummularius Fr.				+
Cerrena unicolor (Fr.) Murr.				+
Coriolus versicolor (L.) Quél.		++		
C. zonatus (Fr.) Quél.			+	
Antrodia mollis (Fr.) Karst.		+		
Hirschioporus abietinus (Dicks.) Donk.		+++		
H. pergamenus (Fr.) Bond. et Sing.			+++	+++
H. fusco-violascens (Fr.) Donk.		+	++	+++
Daedaleopsis confragosa (Fr.) Schroet.			++	+
D. confragosa var tricolor (Fr.) Bond.	+		+++	+++
Lenzites betulina (Fr.) Fr.			++	+
Radulum byssinum Bress.		+		
Odontia albicans (Pers.) Miller			+	
O. arguta (Fr.) Quél.		+		
O. lactea Karst.	+		+	
O. papillosa Karst.				+
Mycoleptodon ochraceum (Fr.) Pat.				+
Sarcodontia sibirica (Pil.) Nikol.			+	
Auriscalpium vulgare Fr.	+++	+++	+++	++
Clavariadelphus ligula (Fr.) Donk.	+	+	+++	++
C. contortus (Fr.) Pil.			+	
Pistillaria uncialis (Grev.) Cost. et Dufour			+	
Clavaria argillacea Fr. var. obtusata Favre			+	
C. incarnata Weinm.			+	
Clavulina cristata (Fr.) Schroet.			++	

Грибы	I		II	
	1971 г.	1972 г.	1971 г.	1972 г.
C. cristata var. curta Jungh.			+	
Clavulinopsis helvola (Fr.) Corn.			+	
C. luteo-alba (Rea) Corn.			+	
Ramaria apiculata (Fr.) Donk.			+	
R. invalii (Cott. et Wakef.) Donk.	+++		++	
R. ochraceo-virens (Jungh.) Donk.			++	
R. rufescens (Fr.) Corn.			+++	
R. suecica (Fr.) Donk.			+	
Lentaria epichnca (Fr.) Corn.			+	
L. micheneri (Berk. et Curt.) Corn.			+	
Boletinus asiaticus Sing.	+++	++		
Suillus aeruginascens (Secr.) Shell.	+	+		
S. granulatus (Fr.) Kuntze	+		+	
S. grevellei (Klotzsch) Sing.	+		+	
S. variegatus (Fr.) Kuntze	+		+	
Psiloboletinus lariceti (Sing.) Sing.	+	+		
Leccinum aurantiacum (Fr.) S. F. Gray			+++	++
L. scabrum (Fr.) S. F. Gray			++	+
Gomphidius glutinosus Fr.			++	
Pleurotus ostreatus (Fr.) Kummer	+	+	+	+
Hygrophorus eburneus (Fr.) Fr.			+	
Laccaria laccata (Fr.) Bk. et Br.			+	
Clitocybe cerrusata (Fr.) Kummer			+	
C. clavipes (Fr.) Quél.	++			
C. gilva (Fr.) Kummer		+		
C. infundibuliformis (Fr.) Quél.		+	+	
C. obsoleta (Fr.) Quél.		+		
C. odora (Fr.) Kummer			+	
C. rufo-alutacea Métr.			+	
C. splendens (Fr.) Quèl.	+++	+	+++	+
C. tornata (Fr.) Quèl.		+	+	
Asterophora lycoperdoides (Bull.) S. F. Gray	+		+	+
Tricholoma flavobrunneum (Fr.) Kummer				+
T. gausapatum (Fr.) Quél.				+
T. portentosum Quèl.			+	
T. psammopus (Kalchbr.) Quél.		+		
T. ramentaceum (Fr.) Ricken				+
T. rutilans (Fr.) Quél.	+	+		
T. sulphurea	+			
Armillaria mellea (Fr.) Kummer			+++	+
Collibia aguosa Bull.	+			
C. butyracea (Fr.) Quél.			+	+
C. cirrhata (Fr.) Kummer	+++	+++	+++	++
C. confluens (Fr.) Kummer				+
C. cookei (Bres.) J. D. Arnold			+	
C. dryophulla Quél.	++		+	
C. fuscopurpurea (Fr.) Kummer	+			
C. ingrata (Fr.) Quél.				+
C. platifera Fr.			++	
C. tuberosa (Fr.) Quél.	+++		+++	
Marasmius androsaceus (Fr.) Fr.	+++	+++	++	+
M. cohaerens (Fr.) Fr.		+++		+++
M. epiphyllus Fr.			+++	
M. lupuletorum Fr.			+	
M. saccharinus Fr.	+			+
M. scorodonius (Fr.) Fr.	+		+	+

Грибы	I		II	
	1971 г.	1972 г.	1971 г.	1972 г.
Hemimycena crispula (Quél.) Sing.				++
Mycena alcalina (Fr.) Kummer			+	+
M. atromarginata (Lasch) Kummer		+		+
M. atrovirens Fr.		++		
M. citrimarginata Gill. var. sulphurea (Vel.) Mos.				+
M. flos-niveus Kühn				+
M. longiceta V. Hoehn.		+	+	
M. epipterygioides Pears.		+		
M. pearsoniana Dennis et Sing.	+			
M. pura (Fr.) Kummer	++	+	+	+
M. rosella (Fr.) Kummer				+
M. purpureofusca Peck.		+		
M. strobilicola Fav. et Kuhn				+
M. viscosa (Secr.) R. Mre				+
Xeromphalina campanella (Fr.) Mre	+	+	+	
X. cornui (Quél.) Favre	+	+++	++	+
Rhodophyllus mammosus (Fr.) Quél.				+
Rh. nidorosus (Fr.) Quél.			+	
Amanita crocea (Quél.) Sing.				+
A. vaginata (Fr.) Vill.	+	+		
Agaricus silvicola (Vitt.) Sacc.	+	+		
Pluteus atricapillus (Secr.) Sing.				+
P. salicinus (Fr.) Kummer			+	
Lepiota clepiolaria (Fr.) Kummer	+			
Cystoderma cinnabarinum (A. et S.) *ex Secr.) Fay*	+++	+	++	+
C. granulosum (Fr.) Fay	+			
Galerella conocephala (Fr.) Mos.		++		
Inocybe flocculosa (Berk.) Sacc.			+	
I. godei Gill.	+		+	
I. lacora Fr.			+	
I. lanuginosa (Fr.) Kummer				+
I. imbrina Bres.				+
Hebeloma longicaudatum (Fr.) Lge				+
Hà mesophaeum (Fr.) Quél.	+			
H. sinapizans (Fr.) Gill.			+	
H. sinuosum (Fr.) Quél.				+
H. truncatum (Fr.) Kummer				+
Cortinarius cinnamomeus Fr.			+	
C. emollitus Fr.			+	
C. gentilis Fr.			+	
C. periscilis Fr.	+			
C. raphanoides Fr.			+	
C. violaceus Fr.			++	
Leucortinarius bilbiger (Fr.) Sing.			+	+
Phlegmacium bolare Fr.	++		++	
Gymnopilus penetrans (Fr.) Murr.			+	
Galerina mycenoides (Fr.) Kuhn	++			
G. siberoides (Fr.) Kuhn			+	
Crepidotus variabilis (Fr.) Kummer			+	
Russula amarissima Romagn.	+		++	
R. aeruginea Lind			+	
R. aurantica J. Schaeff.	+		+	
R. cyanoxantha Fr.			+	
R. delica Fr.	+	+	+++	++
R. flava (Rom.) Rom.	+		+	
R. firmula J. Schaeff.	+			
R. foetens Fr.			+++	+

Грибы	I		II	
	1971 г.	1972 г.	1971 г.	1972 г.
R. emetica Fr.	+	+	+	+
R. lutea (Fr.) Fr.			+	
R. nigricans Fr.			+++	+
R. xeromphalina Fr.			+	
Lactarius torminosus Fr.			++	
L. flexuosus Fr.			+	
Lycoperdon molle Pers.	+			
L. perlatum Pers.	+	+	+	+
L. pyriforme Pers.		+	+	+
L. umbrinum Pers.			+	
Sphaerobolus stellatus (Tobe) Pers.		+		
Dacryomyces deliguescens (Mer.) Duby			+	
D. tortus Fr.		+		+
Femsjonia luteo-alba Fr.			+	
Guepinia peziza Tul.	+	+	+	
Deuteromycetaceae				
Botrytis cinerea Fr.				
Penicillum stoloniferum Thom			+	
Cladosporium herbarum Link	++	++	++	
C. fuligineum Bon.			+	
Sporodesmium cladosporii Corda			++	
Macrosporium commune Rabenh.				+
Tubercularia vulgaris Link		++	++	++
Melanconium bicolor Nees				+
Vermicularia dematium Fr.		+		
Trimmatostroma salicis Corda			+	+
Zythia pinastri Karst.		++	++	
Leptostroma pinastri Desm.	++	++	++	+
Phyllosticta parvimammata Sprague			+	
Cytospora abietis Sacc.	++	+	+	+
Micropera sorbi (Fr.) Sacc.		+		
Septoria acuum Oudem	+			
Sclerotiopsis piceana (Karst.) Died.	+		+	
Dothichiza ferruginoza Sacc.		+		

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ · 1977

Н. Б. ВЕРНИГОР

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РОДА *DRACOCEPHALUM*

Род *Dracocephalum* немногочисленный, в него входит 45 видов, из них на территории Советского Союза произрастает 35. Согласно литературным данным («Хромосомные числа цветковых растений», 1969), числа хромосом известны у 13 видов, что составляет 28,8% от видового состава. Морфология хромосом описана только у одного вида *D. moldavica* (Панютина-Мухина, 1933).

Накопление кариологических сведений позволит использовать числа и морфологию хромосом при решении вопросов систематики и филогении.

Характеристику кариотипов изучали на временных препаратах. При изучении хромосомных наборов стояли задачи определения количественных и качественных признаков кариотипов. Изучали следующие количественные признаки: число хромосом, средние размеры каждой хромосомы набора, среднюю длину хромосом основного и гаплоидного наборов, отношение длины самой крупной хромосомы в наборе к наиболее мелкой (хромосомный индекс) и степень асимметрии хромосом (отношение длинного плеча к короткому). Качественные признаки: положение центромеры и на основании этого распределение хромосом на группы: метацентрические (степень асимметрии от 1 до 1,4), субметацентрические (степень асимметрии от 1,5 до 2,8), акроцентрические (степень асимметрии более 2,8).

Учитывая литературные данные об изменении морфологии хромосом и о вариабельности спирализации хромосом под действием фиксатора и красителя, условия проращивания корешков и методику приготовления препаратов сохраняли постоянными.

Для получения более объективных выводов была сделана статистическая обработка. Вычисляли среднюю квадратическую ошибку (Рокицкий, 1967). Полученные результаты сведены в таблицу. Вероятность средней длины каждой хромосомы проверили по формуле $P=\frac{S_{\bar{x}}}{x}\cdot 100\%$ (Митропольский, 1961). За критерий вероятности был принят уровень значимости 0,05 (5%), при этом доверительность результатов выражалась в 95%. О степени достоверности разности средних длин соответствующих хромосом геномов разных видов, а также разности суммарных длин хромосом соматических наборов судили по тому, в каких пределах лежит разница этих длин, если она превышала $\bar{X}_1-\bar{X}_2>2\sqrt{\sigma^2_{\bar{X}_1}+\sigma^2_{\bar{X}_2}}$ (Митропольский, 1961), то разница длин считалась достоверной.

Таблица 1

Средние размеры хромосом изученных видов

Вид	$\bar{x}_1 \pm c$	$\bar{x}_2 \pm c$	$\bar{x}_3 \pm c$	$\bar{x}_4 \pm c$
Dracocephalum altainse	3,38±0,182	3,37±0,106	3,52±0,255	3,44±0,189
D. nutans	3,13±0,408	2,87±0,433	2,73±0,422	2,59±0,436
D. moldavica	2,66±0,204	2,35±0,193	2,08±0,313	1,86±0,257
D. peregrinum . . .	2,73±0,268	2,53±0,286	2,31±0,210	2,15±0,157
D. multicaule	2,77±0,303	2,64±0,305	2,5±0,336	2,37±0,333
	(1,72±0,158)	(1,7±0,160)	(1,67±0,169)	(1,62±0,152)
D. ruyschiana	3,7±0,190	3,62±0,150	3,40±0,160	3,31±0,150

Вид	$\bar{x}_5 \pm c$	$\bar{x}_6 \pm c$	$\bar{x}_7 \pm c$	$\bar{x}_8 \pm c$	$\bar{x}_9 \pm c$
Dracocephalum altainse	3,46±0,277	2,82±0,192	2,68±0,186	2,52±0,169	2,43±0,130
D. nutans	2,43±0,387	2,34±0,341	2,19±0,415	2,09±0,349	1,80±0,388
D. moldavica	1,78±0,415	1,71±0,214	1,64±0,224	1,53±0,255	1,43±0,208
D. peregrinum	2,12±0,249	1,98±0,255	1,86±0,241	1,82±0,292	1,61±0,140
D. multicaule	2,24±0,283	2,19±0,266	2,11±0,263	2,08±0,240	2,03±0,224
	(1,59±0,136)	(1,55±0,168)	(1,49±0,175)	(1,4±0,175)	(1,32±0,161)
D. ruyschiana	3,28±0,170	3,17±0,103	3,03±0,160	2,97±0,130	2,89±0,100

Вид	$\bar{x}_{10} \pm c$	$\bar{x}_{11} \pm c$	$\bar{x}_{12} \pm c$	$\bar{x}_{13} \pm c$	$\bar{x}_{14} \pm c$
Dracocephalum altainse	1,49±0,86	—	—	—	—
D. nutans	1,7±0,343	—	—	—	—
D. moldavica	1,27±0,140	—	—	—	—
D. peregrinum	1,57±0,209	—	—	—	—
D. multicaule	1,97±0,190	1,9±0,169	1,9±0,185	1,86±0,187	1,79±0,147
	(1,28±0,161)	—	—	—	—
D. ruyschiana	2,70±0,160	2,66±0,100	2,33±0,110	2,38±0,100	2,26±0,110

Примечание. $\bar{x}_i$ — средняя длина порядковой хромосомы диплоидного набора (*мк*), *c* — ошибка репрезентативности (в скобках отмечены длины хромосом с 15-ой по 24-ю).

Была изучена кариология восьми видов *D. palmatum* (2*n*=12), *D. botryoides* * (2*n*=*12*), *D. altainse* (2*n*=10), *D. nutans* * (2*n*=10), *D. moldavica* (2*n*=10), *D. peregrinum* * (2*n*=*10*), *D. multicaule* * (2*n*=24), *D. ruyschiana* (2*n*=14). У четырех видов, отмеченных звездочкой, числа хромосом подсчитаны впервые.

Подрод Eudracocephalum Briq.

Подсекция Keimodracontes Briq.

D. palmatum Steph. Впервые число хромосом у этого вида было определено П. Г. Жуковой (1967) при изучении чисел хромосом у некоторых видов растений крайнего северо-востока СССР (Анюйское нагорье). Результаты нашего подсчета совпадают с данными П. Г. Жуковой.

D. botryoides Stev. Кавказский эндем. Семена для изучения были присланы из Еревана. Впервые подсчитанное нами соматическое число хромосом — 12 подтверждает предположение П. Г. Жуковой о новом родовом числе хромосом — 6. Морфология хромосом *D. botryoides* описана ранее (Вакар, Лешукова, 1970).

Подсекция Calodracontes Briq.

D. altainse Laxm. Изучая явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая, А. П. Соколовская и О. С. Стрелкова (1938, 1948) отметили как низкохромосомный вид *D. altainse* Laxm., $2n=14$. Б. К. Шишкин («Флора СССР», 1954) предлагает за растением, широко распространенным в Сибири и в горах Средней Азии, известным под названием *D. altainse* Laxm., сохранить линнеевское название *D. grandiflorum*. Этот вид, завезенный с Алтая, выращивается в полярно-альпийском ботаническом саду; П. Г. Жукова (1967) подсчитала для этого вида тоже 14 хромосом.

D. altainse Hiltebr. В соматическом наборе этого вида подсчитано 10 хромосом. Под этим наименованием вид известен как синонимический *D. imberbe* Bunge, число хромосом у которого было определено А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1948) в горах Алтая и Памира, $2n=10$. Данные названных авторов и наши совпадают. Не располагая семенами *D. imberbe*, мы, к сожалению, не можем сравнить морфологию хромосом синонимических видов, что могло доказать их идентичность, но одинаковое число хромосом указывает на близкородственную связь видов *D. altainse* Hiltebr. и *D. imberbe* Bunge.

Результаты количественного и качественного изучения кариотипов *D. altainse* Hiltebr. и нижеописываемых видов *D. nutans* L., *D. moldavica* L., *D. peregrinum* L. и *D. multicaule* Montbr. сведены в таблицу (Лешукова, 1972, табл. 1), в данной статье они только обсуждаются.

D. multicolor Komar. В 1966 г. на Комаровских чтениях Н. Н. Гурзенков сообщил число хромосом для *D. multicolor* Komar. $2n=12$. Изучая эндемы флоры Приморского края, Н. Н. Гурзенков на основании локализации *D. multicolor* предполагает, что этот вид — эндемик.

Интересно отметить, что в роде *Dracocephalum* основное число хромосом 6 известно для трех видов, и все они эндемы, в то время как наиболее часто встречаются основные числа хромосом 5 и 7.

Подсекция Idiodracontes Briq.

D. nutans L., $2n=10$, определение наше. Б. К. Шишкин отмечает, что *D. nutans* по своему облику очень близок к *D. thymiflorum* L. Оба эти вида Б. К. Шишкин включил в один ряд — *Nutantia* Schischk., что же касается чисел хромосом, то они не подтверждают большой родственности.

По определению В. Зорза (Sorsa, 1962), в соматических клетках финского образца *D. thymiflorum* содержится 14 хромосом. Автор считал, что вид ранее исследован не был. Однако Г. Муллиган (Mulligan, 1961), изучая полиплоидность дикорастущих растений Канады, подсчитал в соматических клетках *D. thymiflorum* 20 хромосом. Если признать оба эти определения правильными вследствие географической отдаленности изученных образцов, то для *D. thymiflorum* характерны два основных родовых числа (5 и 7), что маловероятно. *D. thymiflorum* мы не изучали.

Подсекция Dolichodracontes Schischk.

D. oblongifolium Regel., $2n=28$ («Хромосомные числа цветковых растений», 1969) единственный известный для рода *Dracocephalum* L. вид с 28 хромосомами. Очевидно, тетраплоид возник на базе основного родового числа хромосом — 7.

Подсекция Stenodracontes Briqnet.

D. moldavica L., $2n=10$. Наше определение подтверждает данные В. Н. Панютиной-Мухиной (1933).

D. peregrinum L., $2n=10$. Ранее вид цитологически не изучался. Одинаковые числа хромосом подтверждают близкородственную связь *D. moldavica* и *D. peregrinum*, входящих в одну подсекцию и имеющих частично совпадающие ареалы распространения (Западная и Восточная Сибирь).

D. multicaule Montbr., $2n=24$. Вид изучался впервые. *D. multicaule* аллотетраплоидного происхождения. Он возник в результате скрещивания видов с пятихромосомным и семихромосомным геномами. Об этом свидетельствует не только гаплоидное число хромосом 12, но и морфология хромосом. Сравнивая длины хромосом гаплоидного набора *D. multicaule*, было установлено, что по длине существенно отличаются следующие хромосомы: 1 и 6 ($1{,}05>0{,}006$), 2 и 7 ($0{,}8>0{,}6$), 5 и 10 ($0{,}86>0{,}68$). Эти данные свидетельствуют, что *D. multicaule* не мог возникнуть в результате аутопотиплодии.

Подрод Ruyschiana (Mill.) Benth.

D. argunense Fisch. Изучая географическое распространение полиплоидных видов растений Приморского края А. П. Соколовская (1966) определила в соматическом наборе этого вида 14 хромосом.

D. ruyschiana L. А. Лёве и Д. Лёве (Löve A., Löve D., 1944) подсчитали в соматическом наборе 14 хромосом, отметив, что до них ни один из двух скандинавских видов этого рода изучен не был. Наши данные подтверждают их определение. Характеристика кариотипа этого вида ранее не описывались. Суммарная длина хромосом гаплоидного набора 20,9 *мк*. В наборе три пары крупных и четыре пары средних хромосом. Наиболее крупная хромосома в 1,6 раза больше наименьшей. На рисунке А. Лёве и Д. Лёве хромосомы *D. ruyschiana* изображены крупнее с четким положением центромеры (все хромосомы метацентрические). Как и на нашей пластинке, три пары хромосом выделяются более крупными размерами.

D. argunense Fisch. и *D. ruyschiana* объединены И. Брике (Briquet, 1897) в один ряд *Euruyschiana* Briq. Кариологические признаки подтверждают правильность их систематического положения.

D. austriacum L. И. Баксай (Baksay, 1958) подсчитал у реликтового венгерского *D. austriacum* в соматическом наборе 14 хромосом.

D. parviflorum Nutt., $2n=14$ (Mulligan, 1957).

D. renati Emb., не встречающийся во флоре СССР, также имеет число хромосом 14 (Quezel, 1957).

На основании кариологических данных мы составили ключ к определению видов рода *Dracocephalum*.

1. Виды 10-хромосомные или с иным количеством хромосом в соматическом наборе.

Подрод Eudracocephalum

+ Виды 14-хромосомные.

Подрод Ruyschiana

Хромосомы слабо дифференцированы. В соматическом наборе 6 хромосом больше 3 *мк*. *D. ruyschiana* L.

2. 10-хромосомные виды с хорошо дифференцированными хромосомами.

+ В соматическом наборе содержится 24 хромосомы. Все меньше 3 *мк*, положение центромеры не выявляется. 11-я хромосома спутничная. *D. multicaule* Montbr. et Auch.

3. Суммарная длина хромосом соматического набора больше 20 *мк*.

+ Суммарная длина хромосом соматического набора меньше 20 *мк*.

4. 6 хромосом набора по длине превышают 3 *мк*. Субметацентрических хромосом 6, акроцентрических 4. *D. altainse* Hiltebr.=*D. imberbe* Bge.

+ 2 хромосомы набора по длине превышают 3 *мк*. Метацентрических хромосом 2, субметацентрических 4, акроцентрических 4. *D. nutans* L.

5. Метацентрические хромосомы в наборе отсутствуют. Субметацентрических 8, акроцентрических 2. *D. moldavica* L.

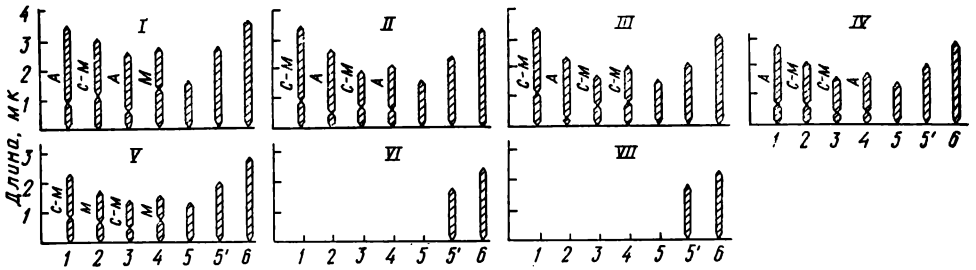
+ Метацентрических хромосом 4, субметацентрических 2, акроцентрических 4. *D. peregrinum* L.

Для подрода *Eudracocephalum* характерны средние хромосомы, мелкие не обнаружены, крупные встречены у видов, занимающих в системе рода положение более примитивных (*D. altainse* и *D. nutans*).

Хромосомы подрода *Eudracocephalum* хорошо дифференцированы. В наборах преобладают субметацентрические и акроцентрические хромосомы, метацентрических мало. Наличие большего количества акроцентрических хромосом свидетельствует о возможной изменчивости кариотипов с последующим преобразованием видов. Морфологическая характеристика кариотипов является диагностическим признаком для распознавания видов подрода *Eudracocephalum*.

При сравнении длин соответствующих хромосом геномов изученных видов подрода *Eurdacocephalum* установили, что разности длин первых хромосом геномов у всех видов не достоверны. Достоверными оказались разности длин следующих хромосом: вторых — у видов *D. altainse*, *D. peregrinum* и *D. moldavica*; третьих — у видов *D. moldavica*, *D. altainse*, *D. peregrinum*, *D. nutans*; четвертых — у видов *D. altainse*, *D. peregrinum*, *D. moldavica*, пятых — у видов *D. altainse* и *D. peregrinum*. Из этого анализа видно, что в процессе эволюции наибольшим межхромосомным перестройкам подвергались хромосомы 3-я и 4-я, наименьшим 1-я.

Анализ длин соответствующих хромосом геномов (см. рисунок) изученных видов подрода *Eudracocephalum* и суммарных длин хромосом соматических наборов показывает, что эволюция кариотипа в подроде



Сравнительные длины хромосом изученных видов рода *Dracocephalum*.

По горизонтали: *1 — D. altaiense; 2 — D. nutans; 3 — D. moldavica; 4 — D. peregrinum; 5 — D. multicaule* (*5* — хромосомы пятихромосомного генома; *5'* — хромосомы семихромосомного генома); *6 — D. ruyschiana.*

I—VII — геномы; *M* — метацентрические хромосомы; *C-M* — субметацентрические хромосомы; *A* — акроцентрические хромосомы.

Eudracocephalum шла в направлении уменьшения длин хромосом. Одновременно с этим имело место и перераспределение наследственного материала, о чем свидетельствует несущественное различие в длинах хромосом геномов *D. nutans*, *D. moldavica* и *D. peregrinum* при достоверности разности суммарных длин хромосом соматических наборов этих видов: *D. nutans* — *D. ruyschiana* (18,8 > 10,6) *D. nutans* — *D. multicaule* (21,7 > 10,2); *D. moldavica* — *D. multicaule* (21,6 > 9,8); *D. peregrinum* — *D. multicaule* (24,9>8,2); *D. peregrinum* — *D. ruyschiana* (19,02 > 9,6).

Подрод *Ruyschiana* включает три вида. Нами изучена кариология только одного *D. ruyschiana*. По длине хромосом этот вид наиболее близок *D. altainse* и *D. nutans*, которые имеют с *D. ruyschiana* только по одной существенно отличающейся по длине хромосоме. Занимая более подвинутое положение в системе рода, *D. ruyschiana*, по нашим данным, не мог возникнуть из пятихромосомного генома, так как все изученные пятихромосомные геномы характеризуются более мелкими хромосомами. Данное заключение было бы более обоснованным, если бы нам удалось изучить кариологию двух-трех видов, занимающих начальное положение в подроде *Eudracocephalum*.

Подрод *Eudracocephalum* имеет основное число хромосом 5, подрод *Ruyschiana* — 7. Все 7 хромосом подрода *Ruyschiana* существенно отличаются по длине от соответствующих хромосом подрода *Eudracocephalum*. Суммарная длина хромосом соматического набора *D. ruyschiana* значительно больше и существенно отличается от суммарных длин хромосом некоторых видов подрода *Eudracocephalum*. Исходя из системы рода и учитывая кариологические данные, можно предположить, что род *Dracocephalum* формировался на базе пяти- и семихромосомных геномов.

Выводы

1. Род *Dracocephalum* характеризуется кариотипической гетерогенностью. Подрод *Eudracocephalum* включает виды с основным числом хромосом 5, подрод *Ruyschiana* — с основным числом хромосом 7. Пятихромосомные геномы характеризуются мелкими, хорошо дифференцированными хромосомами. Единственный изученный нами пред-

ставитель подрода *Ruyschiana* — *D. ruyschiana*, характеризуется более крупными слабо дифференцированными хромосомами.

2. Морфологическая характеристика кариотипов рода *Dracocephalum* является родовым систематическим признаком. Дальнейшее изучение кариотипов рода покажет, насколько длины хромосом можно использовать при установлении внутриродовых отношений.

3. Подсекции *Keimodracontes* Briq., *Calodracontes* Briq., *Dolichodracontes* Schischk., секция *Buguldea* Benth. (подрод *Eudracocephalum* Briq.) характеризуются кариотипической неоднородностью: в каждой подсекции встречается по два основных родовых числа. Это указывает на несовершенство классификации секции *Buguldea* Benth.

4. Эволюция кариотипов изученных десятихромосомных видов (*D. altaiense*, *D. nutans*, *D. moldavica*, *D. peregrinum*) сопровождалась уменьшением длин хромосом.

5. Формообразовательные процессы в роде *Dracocephalum* сопровождались не только редукцией наследственного материала, но и его перераспределением между отдельными хромосомами (*D. nutans*, *D. moldavica*, *D. peregrinum*).

6. *D. multicaule* аллотетраплоидного происхождения. Он возник в результате скрещивания пятихромосомного и семихромосомного геномов с последующим удвоением числа хромосом.

ЛИТЕРАТУРА

Вакар Б. А., Лешукова Н. Б. Кариосистематика некоторых губоцветных (триба Nepeteae). — Цитология, 1970, т. 12, № 6.

Гурзенков Н. Н. К познанию эндемов флоры Приморского края.— Вестн. Ленингр. гос. ун-та. сер. биол., 1966, вып. 1, № 3.

Жукова П. Г. Числа хромосом у некоторых видов растений крайнего северо-востока СССР.— Бот. ж., 1967, т. 52, № 7.

Лешукова Н. Б. Сравнительное кариологическое исследование некоторых губоцветных (Labiatae).— Проблемы ботаники на Урале. Зап. Свердл. отд. Всесоюз. бот. о-ва, вып. 6, Свердловск, 1972.

Митропольский А. К. Техника статистических вычислений. М., Физматгиз, 1961.

Панютина-Мухина В. Н. Некоторые данные по цито-эмбриологии *Dracocephalum moldavica* L.— Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., нов. сер., 1933, т. 42, вып. 2.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, «Высшая школа», 1967.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений.— Вестн. Ленингр. гос. ун-та, сер. биол., 1966, вып. 1, № 3.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая.— Докл. АН СССР, 1938, т. 21, № 1—2.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Географическое распределение полиплоидов. II исследование флоры Алтая.— Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена, 1948, вып. 66.

Флора СССР, т. 20. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1954.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., «Наука», 1969.

Baksay L. The chromosome numbers of ponts-mediterranean Plant Species.— Ann. Hist. Nat. Mus. Natl. Hungarici, ser. nova, 9, 1958.

Briquet J. Labiatae.— Die natürlichen Pflanzenfamilien, t. 4. Abt. 3a, 3b. Leipzig, 1897.

Löve A., Löve D. Cytotaxonomical studies on boreal plants. III. Some new chromosome numbers of Scandinavian plants.— Arkiv Bot., 1944, t. 31a, N 12.

Mulligan G. A. Chromosome numbers of Canadian weeds, I.— Can. J. Botany, 1957, t. 35, N 5.

Mulligan G. A. Chromosome numbers of Canadian weeds, III.—Can. J. Botany, 1961, t. 39, N 5.

Quezel P. Peuplement vegetal des hautes montagnes de l-Afrique du Nord.— Encyclop. Biogeogr. Ecol., 1957, t. 10, N 137.

Sorsa V. Chromosomenzahlen Finnischer Kormophyten, I.— Ann. Acad. Sci, Fennica. Ser. A, IV, Biol, 1962, t. 58.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ · 1977

Г. В. ЗУЕВА

ЯВЛЕНИЕ ЦИТОМИКСИСА У ПШЕНИЧНО-РЖАНЫХ АМФИДИПЛОИДОВ

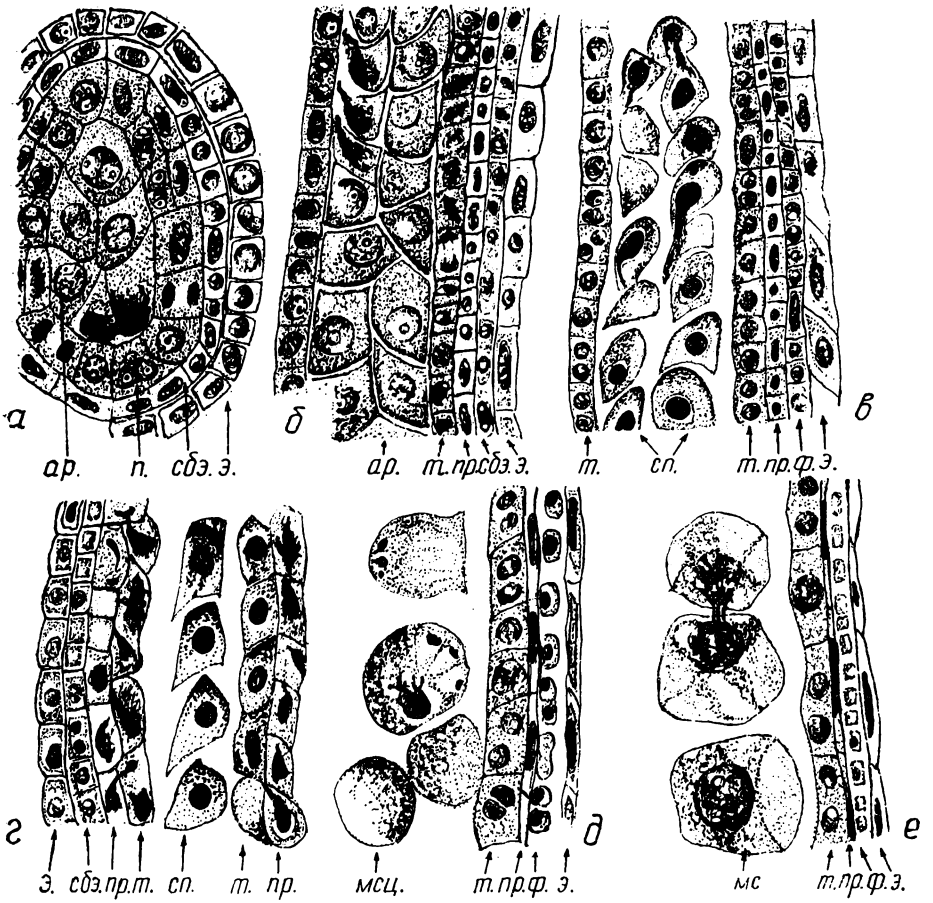
В литературе имеется достаточно много сведений о цитомиксисе. Впервые это явление описал Кернике (Koernicke, 1902, цит. по Cooper, 1952) по материалам изучения *Crepis*, затем Дигли (Digly, 1909, цит. по Cooper, 1952) по *Galtonia candecans*. Гейтс (Gates, 1911), описав перемещение окрашивающегося вещества из одной материнской клетки в другую у *Oenothera gigas* и *O. biennis*, назвал это явление цитомиксисом. Кихара и Лилиенфельд (Kihara, Lilienfeld, 1934) считали, что употребление этого термина надо ограничивать лишь случаями перехода бесструктурной хроматиновой капли из одной клетки в другую. При переходе целого ядра лучше применять термин ядерная миграция. В настоящее время в понятие цитомиксис включают любое перемещение ядерного вещества (Ключарева, 1970; Челак и др., 1971).

В работах, касающихся цитомиксиса, указывается разное место и время его появления. Особенно часто цитомиксис наблюдали в спорогенной ткани перед мейозом (Ключарева, 1970), в материнских клетках микроспор (Koernicke, 1902; Digly, 1909; цит. по Cooper, 1952; Gates, Rees, 1921), в лептотене — заготене микроспороцита (Sparrow, Hammond. 1947; Cooper, 1952); в фазе мейоза (Weiling, 1965; Челак и др., 1971); в микроспорах (Миляева, 1965; Зуева, 1970). Купер (Cooper, 1952) наблюдал хроматиноподобные глобулы, проникающие в микроспороциты из тапетальных клеток.

Природа и картины цитомиксиса интерпретируются по-разному. Хроматиноподобный материал 1) возникает при ненормальном делении материнских клеток микроспор (Gregori, 1905); 2) является лишним (West, Lechmere, 1915); 3) утилизируется ядром в процессе мейоза (Darlington, La Cour, 1946); 4) необходим для спаривания хромосом и продолжения мейоза (Cooper, 1952); 5) превращается в РНК цитоплазмы спороцита и служит местом синтеза протеина (Sparrow, Hammond, 1974); 6) появляется при нарушении гидростатического состояния клеток спорогенной ткани (Челак и др., 1971); 7) перемещается в силу физиологической разнокачественности клеток (Миляева, 1965).

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Изучалось формирование стенки микроспорангия и заложение спорогенной ткани, процессы макро-и микроспорогенеза, развитие мужского и женского гаметофитов у пшенично-ржаных амфидиплоидов.



Цитомиксис в клетках слоев микроспорангия и микроспорах.

а — переход содержимого ядра из одной археспориальной клетки в другую; *б* — «вытекающие» ядра в клетках археспория; *в* — перемещение ядер спороцитов в другие клетки или в пространство между ними; *г* — перемещение ядер промежуточного слоя в клетки тапетума; *д* — пикнотические сгустки хроматина в микроспороцитах; *е* — переход ядра из одной микроспоры в другую. (*э.*— эпидермальный слой, *сбэ.*— субэпидермальный, *п.*— париетальный, *пр.*— промежуточный, *т.*— тапетум, *ар.*— археспориальная ткань; *сп.*— спорогенная, *мсц.*— микроспороциты, *мс.*— микроспоры, *ф.*— фиброзный).

Растения выращивали в вегетационных сосудах при постоянной влажности почвы 70% от полной ее влагоемкости; в фазе первого развернутого листа в виде водного раствора при поливе внесли полное минеральное удобрение (NPK). Материал для изучения фиксировался в спирт-уксусной смеси (3 : 1) и растворе Навашина. Постоянные препараты были приготовлены по общей цитоэмбриологической методике, окрашены пиронин-метиловым зеленым по прописи Курника (Пирс, 1962) и по модифицированной нами методике комбинированной окраски реактивом Шиффа (реакция Фельгена) и галлоционин-хромовыми квасцами. Временные препараты окрашивались как реактивом Шиффа, так и уксуснокислым кармином с дифференцировкой в 45%-ной уксусной кислоте.

РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

С момента выделения в субэпидермальном слое микроспорангия археспориальных клеток до образования вторичного париетального слоя заметных морфологических отклонений от нормального развития не наблюдалось. С началом периклинального деления клеток вторичного париетального слоя в некоторых гнездах пыльника встречались археспориальные клетки, имеющие бесструктурные пикнотические ядра, вытекающие в цитоплазму собственной клетки или в другую клетку (см. рисунок, *а*). С образованием промежуточного и тепетального слоев и с повышением митотической активности последнего археспориальные клетки, снижая митотическую активность, увеличиваются в размерах. В данный момент можно встретить отдельные клетки в археспориальном тяже, содержимое ядер которых мигрирует, переходит в другие клетки или в пространство между ними (см. рисунок, *б*).

Особенно часто переход ядерного содержимого можно наблюдать в синаптическую стадию мейоза, когда хромосомы теломерами ориентированы в сторону ядерной оболочки и имеют вид эксцентрично лежащего клубка. Этот момент назвали синаптическим сжатием — синапсисом (Moore, 1895), или синезезисом (Farmer, Moore, 1905). Современные исследователи (Rhoades, 1961; Богданов, 1971) синапсис понимают более широко, как коньюгацию гомологичных хромосом, занимающую стадии профазы первого деления мейоза, начиная с зигонемы до диплонемы, а под синезезисом — собственно сближение хромосом с дальних расстояний и сжатие клубка хромосом у растений или поляризацию концов хромосом и образование букета из хромосом. Выявлено, что для синаптической стадии характерна повышенная гидратация клетки и ядра. Жидкая консистенция ядерного сока (кариолимфы) способствуют осуществлению коньюгации хромосом (Hiraoka, 1952). В нашем материале встречались пыльники, где содержимое ядер всех спороцитов в стадии синапсиса сплошным хроматиновым потоком заполняет полость микроспорангия, или отдельные участки спорогенной ткани охвачены перемещением содержимого ядер спороцитов (см. рисунок, *в*).

В стадии синапсиса мейоцитов явление цитомиксиса встречается в клетках промежуточного и тапетального слоев. Особенность состоит в том, что ядра клеток этих слоев, теряя структурированность, растекаются в цитоплазме своей клетки, смешиваясь с ее содержимым, содержимое клетки при этом окрашивается по Фельгену сплошным мазком, и не менее часто перемещаются в другую клетку (см. рисунок, *г*). Нарушения функционирования промежуточного и тапетального слоев, выражающиеся в фрагментации ядерного содержимого, бесструктурном расплывании его по клетке и перемешивании его с цитоплазмой клетки, а также перехода его из одной клетки в другую, ведут к прекращению развития этих слоев и спорогенной ткани. В случае массового перемещения содержимого ядер микроспороцитов из одной клетки в другую дальнейшее развитие спорогенной ткани также прекращается. Остановка в развитии на разных стадиях формирования стенки микроспорангия ведет к той или иной степени сформированности ее слоев. Прекращение формирования и дифференцировки промежуточного и тапетального слоев приводит к полному исчезновению содержимого микроспорангия, остаются только эпидермальный и недифференцированный субэпидер-

мальный слой и изредка сгустки хроматина в сплющенной полости микроспорангия.

Не менее часто цитомиксис можно наблюдать в последующих стадиях профазы мейоза, когда содержимое ядра представлено хромосомами в разной степени их сформированности. В зависимости от того, на какой из стадий развития археспория, а затем и спорогенной ткани содержимое ядра клетки перешло в другую, идет синхронное или асинхронное развитие основного и дополнительного ядер микроспороцита в процессе микроспорогенеза. Если переход содержимого ядра имел место в клетках археспория, то в микроспороцитах основное и дополнительное ядра в профазу мейоза вступают одновременно или почти одновременно. В синапсисе дополнительное ядерное вещество представлено сгустками-каплями с собственным ядрышком или без него (см. рисунок, *д*). В дальнейшем прохождение стадий мейоза микроспороцитами с дополнительно включенным в их цитоплазму ядерным веществом замедляется, и микроспороциты несколько увеличиваются в объеме, вытягиваясь в сторону дополнительного ядерного вещества.

В случае непосредственного сближения основного и дополнительного ядер процесс прохождения стадий профазы мейоза такими микроспороцитами идет сравнительно синхронно. В стадиях мета-анафаза хромосомы, сформированные из дополнительного ядерного вещества и не включенные в метафазную пластинку, остаются разбросанными по всей клетке, представляя типичную картину асинхронного расходования хромосом, многие из которых в унивалентном состоянии. При обособлении дополнительного ядерного вещества процесс мейоза ядер микроспороцита протекает асинхронно. Дополнительное ядро (почти всегда меньшего размера) отстает в прохождении стадий мейоза и иногда формирует собственное веретено.

В результате микроспорогенеза из таких микроспороцитов с двумя ядрами, имеющими самостоятельные циклы деления, образуются вместо тетрад полиады. Картины обособления дополнительного ядерного вещества и самостоятельное развитие последнего принимались некоторыми авторами за обособление ржаного генома из генома пшенично-ржаного амфидиплоида (Шкутина, 1969).

Когда цитомиксис появляется на поздних стадиях профазы мейоза, дополнительное ядерное вещество обособляется в пикнотические сгустки хроматина и не участвует в первом делении мейоза, иногда оно к концу первого деления мейоза отделяется собственной оболочкой с участком цитоплазмы, образуя микроклетки. Более часто наблюдается явление, когда хроматиновые отдельности в интерфазе мейоза включаются в ядра диад. Переход ядер диад во второе деление мейоза приостанавливается, диады увеличиваются в размерах, принимая нетипичную форму. В процессе второго деления мейоза хромосомы, образовавшиеся из дополнительного хроматинового вещества, дают картину асинхронного расхождения хромосом в мета-анафазе: не включаются в метафазную пластинку, неодновременно включаются в нее и отстают при расхождении основной массы. Хромосомы, не включенные в метафазную пластинку и не участвующие в делении, и те, что остались вне ядра, отстав при расхождении в анафазе, в телофазе образуют многочисленные микроядра или, группируясь в самостоятельные ядра, отделяются оболочкой, образуя микроклетки.

В результате микроспорогенеза из микроспороцитов с дополнительно включенным ядерным веществом образуются анеуплоидные микроспоры,

которые морфологически отличаются от нормальных микроспор размерами (большими и малыми) и присутствием различного размера дополнительных ядер. Формирование мужского гаметофита из анеуплоидных микроспор или прекращается, или протекает с нарушениями.

Цитомиксис приходилось встречать в таких фазах мейоза, как метаанафаза, правда, более редко, чем в профазе.

Переход ядра из одной микроспоры в другую на ранних стадиях развития ее сопровождается меньшими изменениями структуры ядра, чем в микроспорах с оформленными оболочками на стадии вакуолизации.

Явление перехода ядерного содержимого в цитоплазму клетки, наблюдаемое в семяпочке при формировании женского гаметофита, мы также относим к цитомиксису. На стадии четырехъядерного зародышевого мешка в халазальной области семяпочки появляются клетки, содержимое ядер которых, перемешавшись с цитоплазмой клетки, устремляется в другую клетку (окраска по Фельгену). Ядра халазального полюса зародышевого мешка лежат в менее интенсивно окрашенной цитоплазме, чем ядра микропилярного полюса.

В семяпочке с дифференцированным восьмиклеточным зародышевым мешком область с цитомиктическими клетками увеличивается. Зародышевый мешок оказывается меньшего размера по сравнению с таковыми без цитомиктических клеток в халазальной части семяпочки. Последующее развитие женского гаметофита, выражающееся в увеличении количества антипод и размеров зародышевого мешка, прекращается. В первую очередь дегенерируют антиподы: ядра их начинают пикнотизировать, цитоплазма теряет выкуолизированную структуру. Клетки яйцевого аппарата зародышевого мешка, наоборот, становятся крупно вакуолизированными, ядра тоже пикнотизируются. Дегенерация женского гаметофита тесно связана с цитомиксисом в клетках семяпочки, примыкающих к антиподам и выполняющим функцию проводниковой ткани.

Из изложенного выше следует, что цитомиксис имеет неоднотипный характер и неодинаковую степень распространения в клетках разных тканей. В археспориальных клетках, спороцитах, микроспорах типичным является переход содержимого ядра из одной клетки в другую, т. е., по терминологии Кихары, миграция ядра. При этом ядро или хромосомы (на стадиях мейоза) в какой-то степени теряют свою специфическую структуру. В соматических клетках наиболее распространен переход гомогенного содержимого ядра в цитоплазму своей клетки и уже после этого переход смешанного содержимого в другую клетку. Термин «цитомиксис» может наиболее точно характеризовать именно это явление, хотя Гетс этим термином назвал переход только ядерного содержимого из одной клетки в другую.

По нашим наблюдениям и по литературным данным (Koernicke, 1902; Digly, 1909, цит. по Cooper, 1952; Gregori, 1905; Gates, Rees, 1921; Sparrow, Hammond, 1947; Ключарева, 1970; Челак и др., 1971), наиболее часто явление цитомиксиса встречается в профазе мейоза. Это имеет принципиально важное значение в том, что именно в этот момент, в стадию синапсиса, происходит специфичный процесс мейоза в отличие от митоза — конъюгация гомологичных хромосом. Разными методами — цитофотометрией ДНК (Swift, Kleinfeld, 1953, цит. по Богданову, 1971), включением в ДНК P^{32} (Taylor, 1958) и тимидина H^3 (Henderson, 1966; Muckenthaler, 1964) — было показано, что основ-

ной синтез ДНК, необходимый для 1-го деления мейоза, идет в предмейотической интерфазе и заканчивается не позже лептонемы. Более точные биохимические данные показывают, что в зигонеме — пахитене идет дополнительный синтез ДНК (Hotta и др., 1966, цит. по Богданову, 1971). В последнее время методами количественной гистохимии выявлено, что в 1-ю профазу хромосомы вступают с законченным синтезом ДНК и незаконченным синтезом гистона (кислоторастворимого белка), дефицит его составляет 25% (Богданов, 1971; Ляпунова, 1971). Синтез гистона завершается только в пахинеме. Было высказано предположение, что нехватка гистона в хромосомах во время зиготены создает условия для их гомологической конъюгации. Электрофоретические характеристики гистона показали, что от предмейотической интерфазы до диплонемы идет синтез гистона нового типа, который авторы назвали «гистоном мейоза» (Sheridan, Stern, 1967, цит. по Богданову, 1971). Радиографическим методом (Moses, Taylor, 1955) выявлено, что синтез РНК в материнских клетках микроспор продолжается во время предмейотического синтеза ДНК, в соматических клетках он прерывается.

Различия во временных взаимоотношениях синтеза РНК и ДНК, нехватка гистона, синтез «гистона мейоза» могут быть решающими причинами конъюгации гомологичных хромосом в лептотенно-зиготенную стадию — стадию синапсиса. Электронно-микроскопические картины сконъюгированных гомологических хромосом получили название синаптинемального комплекса. Формирование синаптинемального комплекса детермируется дополнительным синтезом ДНК в поздней лептотене — ранней зиготене; отталкивание гомологов управляется также дополнительным синтезом ДНК в пахитене или явлениями, зависящими от этого синтеза (Богданов, 1971).

Таким образом, переход спороцитов к мейозу сопровождается интенсивным синтезом РНК, ДНК и гистонов. В этот период окружающие мейоциты ткани (промежуточный и тапетальный слои) находятся в митотической активности, поэтому предшественников для синтеза РНК, ДНК и гистонов в спорогенной ткани не хватает. Гетероцикличность ядер и клеток обусловливает физиологическую, анеуплоидность — генетическую разнокачественность клеток. Из-за физиологической и генетической разнокачественности в момент интенсивного синтеза РНК, ДНК и гистонов в спорогенных клетках возникает конкуренция за предшественников. С усиленной гидратацией клетки повышается осмотическое давление (Hiraoka, 1952) и, вероятно, проницаемость оболочки клетки.

Физиологическая и генетическая разнокачественность клеток, потребность в предшественниках для синтеза РНК, ДНК и белков являются предпосылками для перехода ядерного содержимого из одной клетки в другую, а повышение осмотического давления и проницаемости оболочек ядра и клетки способствуют этому.

Наблюдение перехода содержимого ядра из одной клетки в другую у растений не только гибридных форм, но и константных сортов пшениц, ячменя и других видов (Челак и др., 1971; Ключарева, 1970), дает основание заключить, что переход из одной клетки в другую — закономерное проявление интенсивного метаболизма одних клеток в ущерб другим. Если это явление не встречается массово, оно, вероятно, не приводит к патологическим последствиям. В нашем материале встречались целые микроспорангии с мигрирующими ядрами в споро-

цитах, развитие спороцитов в таких микроспорангиях прекращалось. Если учесть, что растения в нашем опыте выращивались в оптимальных условиях (повышенная влажность почвы и полное минеральное удобрение), то причины дегенерации целых микроспорангиев и пыльников нужно видеть только генетические. Неблагоприятные условия выращивания (дефицит влаги и питательных веществ) увеличивают возможность проявления цитомиксиса в критические периоды, в периоды усиленного метаболизма. Нами наблюдался массовый переход ядер из одних микроспор в другие в растениях, выращенных на каменноугольной золе (рисунок, *е*; Зуева, 1970).

Цитомиксис в соматических клетках (промежуточного и тапетального слоев, семяпочки) носит явно паталогический характер. Содержимое ядер клеток вытекает в цитоплазму собственной клетки, растекается по клетке, перемешиваясь с ее содержимым. Такие морфологически и функционально измененные клетки занимают довольно большие области ткани или всю ее и являются причиной дегенерации микроспороцитов и женского гаметофита.

Выводы

1. Переход содержимого ядра из одной клетки в другую имеет разнотипный характер: в спорогенных клетках преобладает переход ядра из одной клетки в другую, т. е. миграция ядра; в соматических — переход ядерного содержимого в цитоплазму собственной клетки и перемешивание с цитоплазмой, т. е. цитомиксис.

2. Переход ядерного содержимого, не носящий массового патологического характера, можно считать закономерным проявлением интенсивности метаболизма физиологически разнокачественных клеток. Анеуплоидия соматических и спорогенных клеток, микроспор увеличивает степень разнокачественности их.

3. Цитомиксис в клетках тапетального и промежуточного слоев и халазальной области семяпочки почти всегда ведет к дегенерации спорогенной ткани микроспорангия и женского гаметофита. Причины цитомиксиса в этих тканях пока не имеют удовлетворительного объяснения, кроме предложения, что в данном случае нарушаются гаметофитно-спорофитные взаимоотношения.

ЛИТЕРАТУРА

Богданов Ю. Ф. Гомологичная конъюгация хромосом. — Успехи современной генетики. М., «Наука», 1971.

Зуева Г. В. Особенности формирования колоса и мужского гаметофита пшенично-ржаного амфидиплоида, выращенного на каменноугольной золе.— Уч. зап. Урал. гос. ун-та, сер. биол., 1970, сб. 2, вып. 5, № 94.

Ключарева М. В. Экструзия и цитомиксис в материнских клетках ячменя. — Ж. общ. биол., 1970, т. 31, № 5.

Ляпунова Н. А. Цитохимия гистонов в мейозе.— Успехи современной генетики. М., «Наука», 1971.

Миляева Э. Л. К вопросу о цитомиксисе в процессе микроспорогенеза.— Бюлл. Главн. бот. сада, 1965, вып. 59.

Пирс. Гистохимия. М., Изд-во иностр. лит., 1962.

Шкутина Ф. М. Цитологическое исследование пшенично-ржаных амфидиплоидов. Автореф. канд. дисс. Новосибирск, 1969.

Челак В. Р., Чеботарь А. А., Буздуган И. В. О явлении цитомиксиса у пшеницы, кукурузы и ячменя.— Материалы V Всесоюзного совещания по эмбриологии растений. Кишинев, 1971.

Cooper D. C. The transfer of desoxyribose nucleic acid from the tapetum to the microsporocytes at the anset of meiosis.— Amer. Natur., 1952, v. 86, N 829.
Darlington C. D. and Z. F. La Cour. Nucleic acid and the beginning of meiosis.— Nature, 1946, N 157.
Farmer J. B., Moore J. E. S. On the meiotic phase (reduction divisions) in animals and phants. Quart.— J. Micr. Sci., 1905, N 48.
Gates R. R. Pollen formation in Oenothera gigas.—Ann. Bot., 1911, N 25.
Gates R. R., Rees E. M. A cytological study of pollen development in Lactuca.— Ann. Bot., 1921, N 35.
Gregori R. P. The abortive development of the pollen in certain sweet pias (Lathyrus odoratus).— Amer. J. Bot., 1905, N 27.
Henderson S. A. Fime of chiasma formation in relation to the time of deoxyribonucleic acid synthesis.— Nature, 1966, v. 211, N 5053.
Hiraoka T. Observational and experimental studies of meiosis with special reference to the bouquet stage. XIX. Some considerations in a probable mechanism of the bouquet formation.— Cytologia, 1952, № 17.
Kihara H., Lilienfeld F. Kerneinwanderung und Bildung syndiploider PMZ beid dem F_1-Bastard Triticum aegilopoides×Aegilops squarrosa.— Jap. J. Genet., 1934, v. 10, N 1.
Moore J. E. S. On the essential similarity of the proceses of chromosome reduction in animals and plants.— Ann. Bot., 1895, N 9.
Moses M. J., Taylor J. H. Desoxypentose nucleic acid synthesis during microsporogenesis in Tradescantia.— Exp. Cell. Res., 1955, N 9.
Muckenthaler F. A. Autoradiographie study of nucleic acid synthesis during spermatogenesis in the grasshapper. Melanophus differentialis.— Exper. Cell. Res., 1964, v. 35, N 3.
Rhoades M. M. Meiosis.— The Cell., v. 3, N.-Y.— London, Acad. Press, 1961.
Sparrow A. H., Hammond M. R. Cytological evidence for the transfer of desoxyribose nucleic acid from nucleic to cytoplasm in certain plants cells.— Amer. Bot., 1947, N 34.
Taylor J. H. Autoradiographic studies of nucleic acids and proteins during meiosis in Lilium longiflorum.— Amer. J. Bot., 1958, N 46.
Weiling F. Licht- und elextronenmikroskopische Beobachtungen zum Problem der cytomixis sowie ihrer möglichen Bezichung zur Potocytose.— Untersuchungen bei Cucurbita Arten und Lycopersicum esculentum. Planta, 1965, v. 67, N 2.
West C. a. Lechmere A. E. On chromatin extrusion in pollen mother cells of Lilium candidum.— Ann. Bot., 1915, N 29.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ 1977

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Е. А. ШУРОВА

ЯСКОЛКА УРАЛЬСКАЯ, ЕЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ

Ясколка уральская впервые была приведена В. И. Грубовым в «Определителе растений Башкирской АССР» в 1966 г. Диагноз ее был полностью опубликован спустя два года в «Новостях систематики высших растений» за 1968 г. Автор отмечает в диагнозе, что ясколка уральская обитает на обрывах и каменистых склонах Башкирии. Как большинство уральских эндемов, вид был описан по малому количеству гербарных листов. Мы не имели возможности видеть типовой экземпляр ясколки уральской, хранящийся в гербарии Киевского государственного университета.

Просматривая гербарные материалы Ботанического института АН СССР по ясколке полевой, мы обнаружили семь гербарных листов ясколки уральской (№ 1—7). В гербарии Института экологии УНЦ АН СССР хранятся два гербарных листа ясколки уральской (№ 8—9). Ниже приводится список ее местонахождений, на основе которого нами составлен ареал ясколки уральской. Он охватывает не только Южный, но и Средний Урал.

1. *Cerastium alpinum* f. *hirsutum* Ldb. Гербарий долины р. Чусовой. Егорьевские пещеры близ с. Утки, 4 VII. 1889 г. П. В. Сюзев.

2. *C. alpinum* L. Пермская губерния, д. Койва на р. Чусовой, камень Кладовая Гора. Крутой лесистый северный склон материка к реке. На обломках камней (известняк), заросших мхами, в лесу (ель, пихта). Низ склона. 29 VII. 1923 г. К. Н. Игошина.

3. Кыновский завод. Собрал П. Н. Крылов.

4. *C. arvense* L. var. *latifolia*. По берегу р. Юрюзань в 5—6 *км* к юго-западу от пос. Дуван. Собрал Я. Я. Васильев, определил Т. П. Линд.

5. *Alexandri* Lehmann., *C. arvense latifolium*. На р. Уфа.

6. *C. arvense* L. Северный лесной склон над р. Чусовой, известняки. 26 VII. 1939 г. К. Н. Игошина.

7. *C. arvense* L. Бирский уезд, Уфимской губернии, д. Ельдяк на р. Уфе, пихтово-еловый лес на горном склоне. 27 VII. 1927 г. П. Н. Овчинников.

8. *C. arvense* L. Средний Урал, Кыновский завод, обнажения известняков по р. Чусовой, северные и южные стены обнажений и осыпи.

10 VII. 1957 г. К. Н. Игошина. С этого гербарного экземпляра нами была взята пыльца для анализа.

9. *C. arvense* L. Со скал. Екатеринбург, 1878 г. Крупин.

10. Тип. Башкирия, по берегу р. Уфы у с. Красный Ключ на песчаном обрыве. 1 X. 1942 г. Собрал М. И. Котов (Грубов, 1968).

Как видно из приведенного списка, ранее особи ясколки уральской разными авторами определялись по-разному. Так, П. Н. Крылов определял их как *C. alpinum* L., П. В. Сюзев — как *C. aplinum hirsutum*, К. Н. Игошина — как *C. arvense* L., а в более ранних сборах тоже как *C. alpinum* L.

В. И. Грубов считает этот вид близко родственным *C. arvense*. В отличие от ясколки полевой, ясколка уральская имеет более крупные, широколанцетные листья, простертые, ломкие, бесплодные побеги и стебли, покрытые простыми отстоящими волосками, и коробочку в 2—2,5 раза длиннее чашечки. Длинная коробочка, в два раза превышающая чашечку, не редкость для уральских особей ясколки полевой (сборы Н. Н. Никоновой у р. Русский Усть-Маш по р. Уфе в Красноуфимском районе; из окрестностей г. Нижнего Тагила, сборы К. Н. Игошиной; остепненные склоны хр. Крыкты-Тау у оз. Банного, сборы автора). Территориально эти местонахождения близки к местонахождениям ясколки уральской.

Наличие удлиненных бесплодных побегов, длинной коробочки, а также характер опушения, не свойственный ясколке полевой (простые отстоящие волоски), сближают ясколку уральскую с ясколкой енисейской. Ее ближайшим местонахождением к местообитаниям ясколки уральской по р. Чусовой следует считать Кытлымский горный массив. По нашим материалам (сборы автора за 1962, 1966 гг.), это самое южное ее местонахождение на Урале. Здесь она обитает в основном в подгольцовом поясе по галечникам горных рек, спускаясь по ним в пределы горнолесного пояса, где особенно обильна на отвалах горных выработок. В пределах массива ясколка енисейская была собрана нами на горах Конжаковский и Косьвинский Камень, а также на второй сопке Перевального хребта. Относительно южной границы распространения ясколки енисейской нет единого мнения. К. Н. Игошина (1966) считает ее самым южным местонахождением гору Денежкин Камень (по литературным данным — Скворцов, 1959). П. Н. Крылов (1931) указывал ее встречаемость на горе Косьвинский Камень и в прилежащих с запада предгорьях (по рекам Вишере и Чусовой). Причем П. Н. Крыловым для р. Чусовой приводится Кыновский завод, откуда имеются его сборы и сборы К. Н. Игошиной, определяемые нами как ясколка уральская. По нашему мнению, самым южным и ближайшим к ясколке уральской местонахождением ясколки енисейской следует считать гору Косьвинский Камень.

Проведенные нами палиноморфологические измерения подтверждают сближение этих видов. У ясколок измеряли диаметр пыльцевых зерен и подсчитывалось количество пор. Большинство пыльцевых зерен ясколки уральской имеет диаметр 29—31 *мкм* ($n=100$) и лишь несколько — диаметр более 34 *мкм*, что очень сходно с показателями по ясколке полевой, собранной нами в окрестностях г. Первоуральска (станция Билимбай). По количеству поровых отверстий этот вид промежуточен (13—20, $\bar{X}=16{,}3$) между ясколкой полевой (12—15, $\bar{X}=12{,}6$) и ясколкой енисейской с горы Конжаковский Камень, галечник р. Вост. Катышер (14—19; 21, $\bar{X}=16{,}4$).

Мы считаем, что перечисленные морфологические и палиноморфологические данные свидетельствуют не только о близости ясколки уральской к ясколкам полевой и енисейской, но и позволяют предположить гибридогенную сущность этого вида.

Этот эндемичный вид имеет свою экологическую нишу — выходы известняков и свою морфологическую определенность — характерные качественные признаки, которые, будучи взяты как единое целое, отличают ее от обоих родительских видов.

В дальнейшем ареал ясколки уральской, несомненно, расширится за счет выявления новых местонахождений этого вида на выходах карбонатных пород.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. Род *Cerastium* L.— Определитель растений Башкирской АССР. М.— Л., «Наука», 1966.

Грубов В. И. Новый вид ясколки из Башкирии. — Новости систематики высших растений, вып. 3. М.— Л., «Наука», 1968.

Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала.— Растения Сибири и Дальнего Востока. М.— Л., «Наука», 1966.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири, вып. 5. Томск, 1931.

Скворцов А. К. Новые флористические находки в районе Денежкина Камня.— Ботанические материалы гербария Бот. ин-та АН СССР, т. 19. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1959.

В. П. КОРОБЕЙНИКОВА

О РАЗЛОЖЕНИИ МЁРТВОГО РАСТИТЕЛЬНОГО МАТЕРИАЛА В НЕКОТОРЫХ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВАХ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Распад органического вещества в растительных сообществах неразрывно связан со всем биогеоценозом. От скорости разложения растительных остатков зависит круговорот многих химических элементов, сложение и структура подстилки, жизнь растений и животных. Если о количестве и характере растительной массы, накапливающейся в различных растительных ассоциациях, имеется довольно много данных (Родин, Базилевич, 1965), то изучением темпов разложения отмершей растительной массы занимались меньше. Целью данной работы было изучение скорости разложения мертвой фитомассы в луговых сообществах.

Исследования проводили в южной части Ильменского государственного заповедника в 1972—1974 гг. в трех ассоциациях горно-ключевых лугов: манжетково-лютиковой, разнотравно-манжетковой и разнотравно-вейниковой. Скорость разложения растительного материала *г* определяли опытным и расчетным путем. В опытах образцы растительного материала (смесь видов или отдельный вид навески 5 *г* в воздушно-сухом состоянии) помещали в капроновых мешочках на поверхности почвы между стеблями растений. Изменение веса образцов фиксировали в разные временные интервалы (в пятикратном повторении).

Расчеты скорости разложения r вели по формуле (Jenny и др., 1949)

$$r=\frac{h}{h+w_0} \qquad (1)$$

и по усовершенствованной нами формуле

$$r=\frac{w_0-g+h}{w_0+h}, \qquad (2)$$

где h — опад за год; w_0 — мертвая растительная масса (ветошь и подстилка) в начале периода наблюдений; g — то же, в конце периода наблюдений.

Таблица 1

Скорость разложения фитомассы (смесь видов), определенная в опытах, % от исходной навески

Ассоциация	30/V—13/IX 1972 г.	30/V—17/IX 1973 г.	30/X 1973 г.—30/V 1974 г.	30/V 1973 г.—30/V 1974 г.	30/V 1972 г.—22/VIII 1974 г.
Манжетково-лютиковая	26	27	20	34	48
Разнотравно-манжетковая . . .	36	37	26	40	46
Разнотравно-вейниковая	18	21	15	31	42

Расчет количества разложившегося растительного материала за год d производился по формуле $d=h+(w_0-g)$. Сбор отмершей фитомассы и определение опада проводили с помощью видоизмененного метода площадок (Горчаковский, Коробейникова, 1975).

В опытах получили, что за сезон роста разлагается от 18 до 37% растительной массы (табл. 1). В более холодное время процессы разложения идут также довольно интенсивно, убыль веса отмершей массы составляет в этом случае 15—26%. Известно, что наиболее интенсивно разлагаются свежеотмершие растительные остатки, содержащие большое количество легкоподвижных веществ, доступных многим группам микроорганизмов. В дальнейшем процесс разложения замедляется в связи с увеличением доли веществ, доступных лишь небольшой группе бактерий и грибов (Частухин, Николаевская, 1969). Поэтому количество мертвой массы, разложившейся за год, немного превышает количество разложившейся массы за сезон роста. В целом за 1,5 года в опытах разлагается от 42 до 48% мертвого растительного материала

Таблица 2

Скорость разложения отдельных видов растений разных ассоциаций, определенная в опытах, % от исходной навески

Растения	Манжетково-лютиковая			Разнотравно-манжетковая			Разнотравно-вейниковая		
	30/V—13/IX 1973 г.	30/V 1972 г.—30/V 1973 г.	30/V 1973 г.—30/V 1974 г.	30/V—13/IX 1973 г.	30/V 1972 г.—30/V 1973 г.	30/V 1973 г.—30/V 1974 г.	30/V—13/IX 1973 г.	30/V 1972 г.—30/V 1973 г.	30/V 1973 г.—30/V 1974 г.
Alchemilla atrifolia . . .	54	56	65	57	60	72	57	61	67
Filipendula ulmaria . . .	40	—	48	35	—	47	40	—	48
Calamagrostis arundinacea	—	—	—	—	—	—	30	41	48
Ranunculus polyanthemus	57	—	63	—	—	69	—	—	68

Таблица 3

Разложение растительного материала, рассчитанное по формулам

Ассоциация	Период наблюдений	Скорость разложения (%) по формулам		Воздушно-сухой вес разложившегося материала за год по формуле, *г/м²*
		(1)	(2)	
Манжетково-лютиковая	30/V 1972 г. —30/V 1973 г.	52	68	679±43
	30/V 1973 г. —30/V 1974 г.	64	68	628±42
Разнотравно-манжетковая	30/V 1972 г. —30/V 1973 г.	63	67	825±42
	30/V 1973 г. —30/V 1974 г.	62	63	681±59
Разнотравно-вейниковая	30/V 1972 г. —30/V 1973 г.	46	47	638±61
	30/V 1973 г, —30/V 1974 г.	52	53	796±85

(см. табл. 1). Можно предположить, что полное разложение смеси видов в мешочках происходит за 2,5—3 года.

Многие авторы отмечают, что разложение отдельных видов растений идет с неодинаковой скоростью (Макаревич, Понятовская, 1971; Мирошниченко и др., 1972а, б; Мирошниченко, 1973). Согласно нашим данным (табл. 2), в изученных луговых сообществах быстрее всего разлагаются листья и стебли *Alchemilla atrifolia* и *Ranunculus polyanthemus*. Через 3,5 месяца отмершие части этих растений потеряли форму и ослизнились. Убыль веса за этот период составила у манжетки 54—57%, у лютика 57%, а за год 56—72 и 63—69%, соответственно.

Медленнее разлагаются более жесткие листья и стебли *Filipendula ulmaria* и *Calamagrostis arundinacea*. За 3,5 месяца отмершие стебли и листья этих растений потеряли в весе около 30—40%, а за год — около 50% от исходной навески. Исследователи, более подробно изучавшие процессы разложения, считают, что интенсивность распада зависит от химического состава разлагающегося материала (Рунов, Соколов, 1956), влияющего на деятельность животных и микроорганизмов (Witcamp, 1966).

Считается, что более тонкую оценку скорости разложения дают расчетные методы, так как в опытах растительный материал обычно изолирован от окружающей среды, что снижает скорость его разложения (Wiegert, Evans, 1964; Traczyk, 1968). Согласно расчетам, в манжетково-лютиковом сообществе за год разлагается от 52 до 68% растительной массы, в разнотравно-манжетковом — от 62 до 67% и в разнотравно-вейниковом — от 46 до 53% (табл. 3). Результаты, полученные двумя расчетными методами (1 и 2) довольно близки между собой, поэтому можно предположить, что полученные с помощью этих расчетов данные о разложении растительной массы близки к истинным. В целом за год в изученных луговых сообществах разлагается от 628 до 825 *г/м²* (воздушно-сухой вес) мертвой растительной массы.

Как опытные, так и расчетные данные показывают, что интенсивность распада мертвой фитомассы в разных сообществах неодинакова: в манжетково-лютиковом и разнотравно-манжетковом сообществах она выше, чем в разнотравно-вейниковом. В разные годы скорость разложения растительного материала отличается незначительно.

Таким образом, определение скорости разложения проводили в опытах с капроновыми мешочками и с помощью расчетов, на основе данных о мертвой массе (подстилка и ветошь) и опаде. Согласно опытным данным, за год в изученных сообществах разлагается 30—40% растительной массы, а по расчетным данным, разложение идет несколько быстрее — за год разлагается 46—68% растительной массы.

ЛИТЕРАТУРА

Горчаковский П. Л., Коробейникова В. П. Первичная биологическая продуктивность некоторых луговых сообществ Южного Урала.— Экология, 1975, № 3.

Макаревич В. Н., Понятовская В. М. Ветошь и подстилка на суходольных лугах.— Бот. ж., 1971, т. 56, № 3.

Мирошниченко Е. Д., Новичкова-Иванова Л. Н., Павлова Т. В., Понятовская В. М., Скалов И. С. Ветошь и подстилка на суходольных лугах.— Бот. ж., 1972а, т. 57, № 2.

Мирошниченко Е. Д., Павлова Т. В., Понятовская В. М. Разложение растительной массы на суходольных лугах Ленинградской области.— Бот. ж., 1972 б, т. 57, № 4.

Мирошниченко Е. Д. К вопросу о разложении растительных остатков на лугах.— Бот. ж., 1973, т. 58, № 3.

Рунов Е. Д., Соколов Д. Ф. Исследование влияния опада на биохимические и микробиологические процессы в почвах под лесными насаждениями.— Труды Ин-та леса, 1956, т. 30.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. Л., «Наука», 1965.

Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л., «Наука», 1969.

Traczyk T. Studies on the primary production in meadow community. Ecol. pol. s. A, 1968, v. 16, N 2.

Wiegert R. G., Evans F. C. Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in southeastern Michigan.— Ecology, 1964, v. 45, N 1.

Witkamp M. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and microbial respiration.— Ecology, 1966, v. 47, N 2.

К. А. РЯБКОВА

НОВЫЕ ВИДЫ И ФОРМЫ РОДА *CLADONIA* НА УРАЛЕ

В результате определения коллекций лишайников, собранных в районах Приполярного, Северного и Среднего Урала, нами обнаружен ряд видов и форм рода *Cladonia*, впервые указываемых для Урала.

1. *Cladonia amaurocraea* (Floerk.) Schaer.

F. cladonioides Oliv.

Северный Урал, Свердловская область, Денежкин Камень, северо-восточная экспозиция, сосновый лес, на почве. VII 1965.

2. *C. cariosa* (Ach.) Spreng.

F. umbellifera Del. ex A. Z.

Приполярный Урал, на границе Тюменской области и Коми АССР, гора Неройка, лесотундровый пояс, на почве. М. М. Сторожева, 20/VIII 1969.

Средний Урал, Свердловская область, Красноуфимский р-н, с. Сарана, еловый лес, на обрыве у дороги. 20/VII 1965.

3. *C. cenotea* (Ach.) Schaer. var. exaltata Nyl. ex Vain.

Средний Урал, Свердловская область, Красноуфимский р-н, с. Сарана, смешанный лес, на валежнике. 1/VII 1969.

4. *C. coniocraea* (Floerk.) Spreng.

F. ceratodes (Floerk.) Vain.

Северный Урал, Свердловская область, Денежкин Камень, северо-восточная экспозиция, сосновый лес, на почве. 10/V 1963.

Средний Урал, Свердловская область, Сысертский р-н, с. Вьюхино, сосновый лес, на корневых лапах. 2/VI 1971.

Pinus silvestris L.

F. ochrochlora Vain.

Средний Урал, Свердловская область, Невьянский р-н, с. Мурзинка, сосновый лес, на основании пня. 20/VI 1971; г. В. Пышма, р. п. Исеть, сосновый лес, на почве. 2/VIII 1971.

F. truncata (Floerk.) Vain.

Средний Урал, Свердловская область, Каменский р-н, с. Маминское, сосново-березовый лес, на основании стволов деревьев (*Pinus silvestris* L. и др.). Т. Н. Зырянова, 8/VIII 1969.

6. *C. deformis* (L.) Hoffm.

F. crenulata (Ach.) Nyl.

Приполярный Урал, на границе Тюменской области и Коми АССР, гора Неройка, западный склон, тундра. Б. П. Колесников, 18/VII 1969.

6. *C. degenerans* (Floerk.) Spreng.

F. phyllophora (Ehrh.) Flot.

Средний Урал, г. В. Пышма, р. п. Исеть, сосновый лес, на почве. 25/VIII 1970.

F. polypaea (Ach.) Vain.

Средний Урал, г. В. Пышма, р. п. Исеть, сосновый лес, на почве. 25/VIII 1970.

7. *C. fimbriata* (L.) Fr.

F. exilis (Hoffm.) A. L.

Средний Урал, Каменский р-н, с. Маминское, сосново-березовый лес, на основании ствола березы *Betula verrucosa* Ehrh. Т. Н. Зырянова, 25/VIII 1969.

F. epistelis Kreyer.

Средний Урал, Свердловская область, окрестности г. Свердловска, Уктусские горы, сосновый лес, на основании стволов *Pinus silvestris* L., 18/VI 1971.

Var. minor (Hag.) Vain.

Северный Урал, Свердловская область, Денежкин Камень, северо-восточная экспозиция, сосновый лес, на валежнике. 28/VII 1963.

Средний Урал, Свердловская область, Красноуфимский р-н, с. Сарана, еловый лес, на обрыве у дороги. 18/VI 1969; г. В. Пышма, р. п. Исеть, сосновый лес, на основании стволов *Pinus silvestris* L. 25/VIII 1971.

F. prolifera Mass.

Средний Урал, Свердловская область, Красноуфимский р-н, с. Сарана, смешанный лес, в основании стволов деревьев. З. Г. Щенникова, 11/VII 1970.

8. *C. flabelliformis* (Floerk.) Vain.

Средний Урал, Свердловская область, Красноуфимский р-н, около горы Аликиев Камень, смешанный лес, в основании стволов деревьев. 10/VII 1969.

9. *C. furcata* (Huds.) Schrad.

Var pinnata (Floerk.) Vain.

Средний Урал, Свердловская область, Сысертский р-н, д. Космакова, сосновый лес, на почве. 10/VI 1970.

F. recurva Floerk.

Средний Урал, Свердловская область, г. В. Пышма, р. п. Исеть, сосновый лес, на почве. 10/VIII 1971.

10. *C. gracilis* (L). Willd.

F. aspera (Floerk.) Vain.

Средний Урал, Свердловская область, Красноуфимский р-н, с. Дубровы, смешанный лес, на почве. З. Г. Щенникова, 10/VII 1969; г. Верхняя Пышма, р. п. Исеть, сосновый лес, на почве. 18/VIII 1970; Первоуральский р-н, с. Коуровка, сосновый лес, на почве. 19/VIII 1971.

11. *C. macilenta* Hoffm. em Nyl.

Var squamigera Vain.

Средний Урал, Свердловская область, Сысертский р-н, с. Вьюхино, сосновый лес, на пнях. 16/VI 1971.

F. tomentosula (Floerk.) A. L.

Средний Урал, Свердловская область, Красноуфимский р-н, с. Сарана, смешанный лес, на корневых лапах деревьев. 19/VI 1969.

12. *C. nemoxyna* (Ach.) Lopf.

Var. subacuminata (Vain.) Oxn.

Средний Урал, Свердловская область, Невьянский р-н, с. Мурзинка, сосновый лес, на почве. 18/VI 1971; Башкирская АССР, Аскинский р-н, Дуванский леспромхоз, смешанный лес, на почве. 20/VIII 1970.

13. *C. pityrea* (Floerk.) Fr.

Приполярный Урал, на границе Коми АССР и Тюменской области, гора Неройка, окрестности Щекурьи, тундра. М. М. Сторожева, 10/VIII 1969.

Средний Урал, Свердловская область, Каменский р-н, с. Маминское, сосново-березовый лес, в основании стволов деревьев. Т. Н. Зырянова, 15/VIII 1969.

14. *C' pleurota* (Floerk.) Schaer.

F. phyllocoma (Floerk.) Sandst.

Средний Урал, Свердловская область, Красноуфимский р-н, с. Сарана, еловый лес, на обрыве у дороги. 7/VII 1966.

15. *C. pyxidata* (L). Fr.

F. centralis Flot.

Северный Урал, Свердловская область, Денежкин Камень, сопка Журавлев Камень, сосновый лес, на почве. 10/VI 1963.

16. *C. pocyllum* (Ach.) Rich.

Средний Урал, Свердловская область, Сысертский р-н, с. Вьюхино, сосновый лес, на почве. 10/VI 1971.

17. *C. subsquamosa* (Nyl.) Vain.

Северный Урал, Свердловская область, Денежкин Камень, сопка Журавлев Камень, сосновый лес, на почве и в основании стволов *Pinus silvestris* L. 10/VI 1963.

18. *C. subrangiformis* Sandst.

Средний Урал, Свердловская область, Сысертский р-н, д. Космакова, сосновый лес, на почве. 10/VI 1971.

И. А. УТКИНА

СТРУКТУРА И ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ВЕРХУШЕЧНОЙ МЕРИСТЕМЫ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ ПРОРОСТКА ЕЖИ СБОРНОЙ

Общей морфологии и экологии прорастания зерновок луговых злаков, особенностям строения проростков у этих растений посвящено сравнительно большое число исследований (Nischimura, 1922; Пашков, 1951; Серебрякова, 1959; Овеснов, 1965; Пояркова, Куценко, 1965; Лебедев, 1966; Киршин, 1967; Сорокина, 1970). Однако в работах почти не затрагиваются вопросы строения верхушечной меристемы и ее деятельности в ходе формирования проростка. К тому же зерновки различных видов многолетних злаков характеризуются индивидуальными свойствами прорастания. Данные о динамике прорастания органов зародыша при формировании проростков ежи в литературе ограничены.

Задачей настоящего исследования являлось изучение структуры и органообразовательной деятельности верхушечной меристемы в период формирования проростка ежи сборной.

Наблюдения за формированием проростков проводили в лабораторных условиях при проращивании зерновок на влажной перфорированной фильтровальной бумаге в чашках Петри и в сосудах с почвой в вегетационном домике Ботанического сада Уральского госуниверситета. При посеве, во избежание искривления проростков, зерновки располагали под углом 45° к поверхности почвы, бороздкой вниз. Морфологические наблюдения и фиксацию материала для срезов верхушечной почки по мере формирования проростков проводили ежедневно в течение 17 суток.

Строение меристемы изучали на постоянных микротомных препаратах, полученных по общепринятой цитологической методике. В качестве фиксирующей жидкости использовали раствор Навашина, а основного красителя — гематоксилин по Гайденгайну. Все измерения выполнены на продольных медианных срезах с помощью винтового окулярного микрометра. Микрофотографирование производили на микроскопах МБИ-6 и МБС-1.

Наблюдения показали, что прорастание ежи от начала набухания зерновок до полного развертывания первого листа продолжается 15—17 дней. Набухание зерновок протекает в течение суток. В процессе прорастания зерновки и формирования проростка нами прослежена последовательность роста отдельных органов зародыша, несколько отличная от общепринятого порядка.

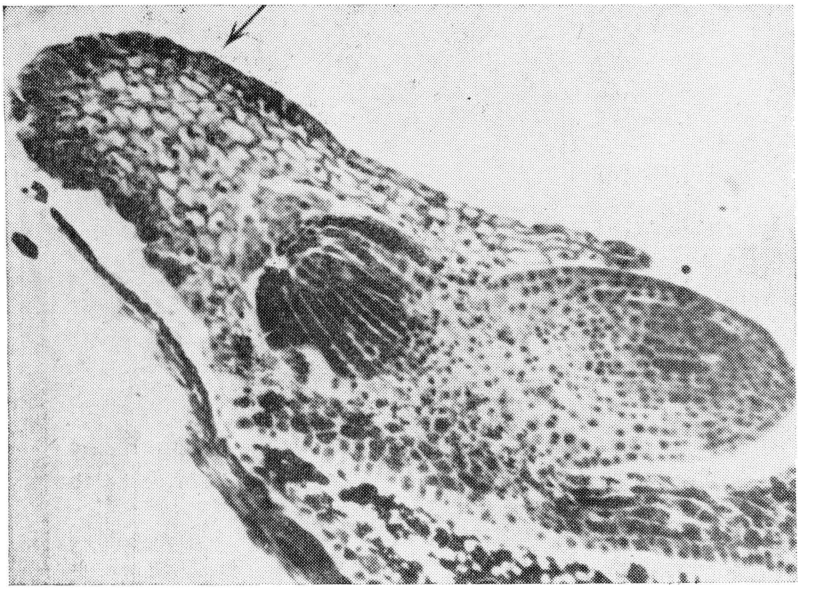


Рис. 1. Вытягивание колеоризы при прорастании зародыша ежи.

Прорастание зерновок ежи начинается с вытягивания колеоризы (рис. 1), которая, прорвав оболочки плода, становится хорошо заметной уже в конце первых суток. Одновременно с появлением колеоризы на противоположном от нее конце становится заметным и эпибласт в виде поперечной складки. Колеориза имеет форму короткого конуса, слегка закругленного на вершине. При размере 1—2 *мм* она покрывается густыми волосками (рис. 2). Волоски появляются и на эпибласте. Присутствие волосков на колеоризе и эпибласте является доказательством корневого происхождения этих органов и подтверждает исследования Г. Д. Пашкова (1951), Е. Н. Поярковой и И. Г. Куценко (1965), И. К. Киршина (1967) и др.

Колеоптиль, прикрывающий собой зародышевую почку, становится заметным несколько позднее, чем колеориза. Только на третьи сутки он достигает 1—1,5 *мм*. С прорывом колеоризой и колеоптилем оболочек зерновки, по определению П. В. Лебедева (1966), и следует считать зерновку прорастающей. Одновременно с ростом колеоптиля происходит рост зародышевой почечки, который начинается увеличением размеров первого листа, заключенного внутри колеоптиля. При этом зародышевая почка меняет свое первоначальное направление, поворачиваясь на угол примерно 90° к корню (рис. 3).

В конце третьих суток появляется зародышевый корень. Он выходит сбоку колеоризы почти под прямым углом к ее оси

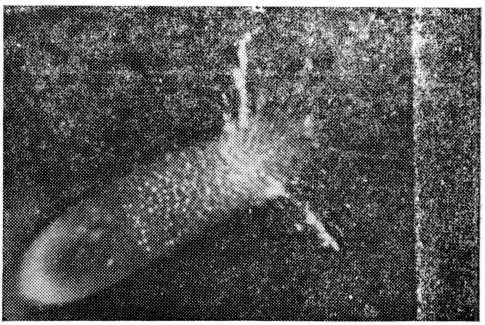


Рис. 2. Появление волосков на колеоризе.

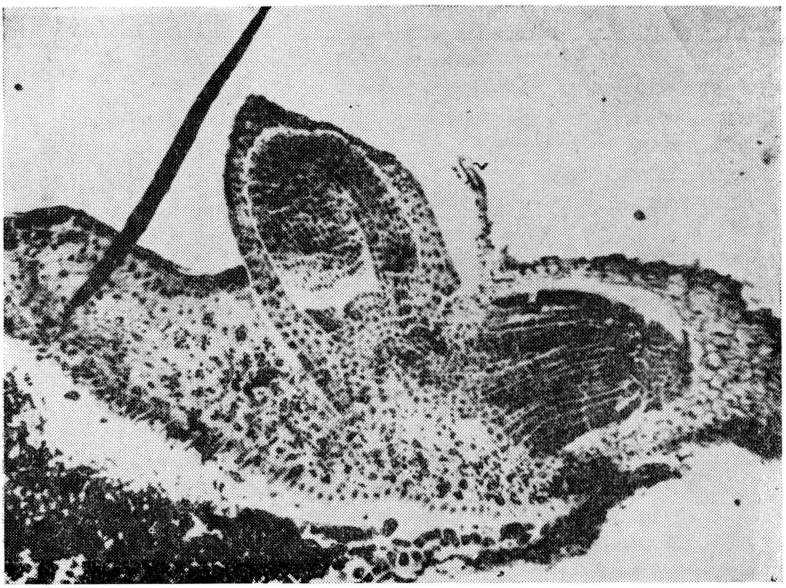


Рис. 3. Начальный период роста почечки зародыша.

(рис. 4). Растет он довольно быстро и вскоре по размерам обгоняет колеоптиль. Таким образом, при прорастании зерновки ежи сборной зародышевый корень трогается в рост после колеоптиля. Наши наблюдения о последовательности прорастания органов зародыша согласуются с данными И. К. Киршина (1967). Однако в литературе по этому вопросу есть и другие мнения. Согласно описанию типичного хода прорастания зерновки злаков (Штреккер, 1933; Рожевич 1937; Вильямс, 1949; Добрынин, 1969), формирование проростка у этих растений начинается с роста колеоризы и зародышевого корня. Исследованиями А. М. Овеснова (1965) показано, что большинству дикорастущих злаков свойственно прорастание корешковой частью и лишь гигро- и гидрофильным злакам — побеговой частью. Через 5—6 суток после замачивания зерновок при высоте 12—18 *мм* рост колеоптиля приостанавливается и через его продольную щель начинает проходить первый зеленый лист. В течение следующих 10—12 суток наблюдается развертывание первого ассимилирующего листа. Еще через 8—9 суток проросток достигает высоты 42 *мм*, а зеленый лист увеличивается в среднем до 24 *мм*. Между длиной колеоптиля и длиной пластинки первого листа, как показали исследования И. К. Киршина (1967) на многолетних злаках, существует тесная положительная корреляция.

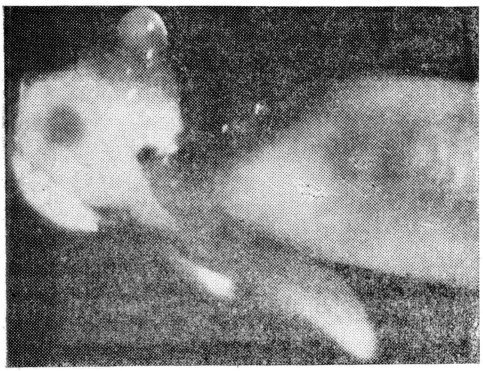


Рис. 4. Появление зародышевого корня сбоку колеоризы.

В этот период появляются первые узловые корни и начинает формироваться зона кущения. Узловых корней, как правило, два. Они появляются в виде бугорков с противоположных сторон мезокотиля. С образованием придаточных корней увеличивается водоснабжение и приток минеральных питательных веществ. Ускоряется рост проростка в высоту и развертывание листа. Через 15—17 дней после замачивания зерновок развертывается листовая пластинка первого ассимилирующего листа размером 40—45 *мм* в длину. Растение с первым развернутым листом и представляет собой всход. Состояние растения от начала прорастания зерновки до полного развертывания пластинки первого зеленого листа, по определению П. В. Лебедева (1966), называется проростком. Мы разделяем эту точку зрения.

В процессе формирования проростка верхушечная почка не остается в зародыше, а вместе с колеоптилем выносится за пределы зерновки. Пока колеоптиль имеет размер до 10 *мм*, она, как правило, примыкает к покровам зерновки. С постепенным формированием и вытягиванием мезокотиля верхушечная почка вместе с будущей зоной кущения оказывается расположенной у поверхности почвы на расстоянии 10—12 *мм* от зерновки. В течение всего этого периода ее точное местонахождение по морфологическим признакам трудно определить. Только с появлением бугорков узловых корней можно безошибочно указать положение точки роста. Верхушечная почка находится несколько выше узловых корней, а они закладываются всегда в плоскости, перпендикулярной заложению листьев. Как показали исследования И. К. Киршина (1967), рост мезокотиля у луговых злаков и продолжительность роста колеоптиля регулируются действием света. Степень удлинения колеоптиля и мезокотиля зависит от глубины заделки семян.

В процессе прорастания зерновки возобновляется органообразовательная деятельность точки роста зародышевой почечки. Начинают формироваться новые листовые зачатки. Результаты исследований показали, что за период формирования проростка ежи происходит заложение одного листового зачатка. Нами установлено время его появления. Оказывается, пока колеоптиль прикрывает собой верхушечную почку проростка, емкость ее равна двум листовым образованиям (рис. 5), как и в зародышевой почке зерновки (Уткина и др., 1970). Разница заключается лишь в разной степени развития, в размерах и форме зачаточных листьев. Емкость закрытой почки остается неизменной на протяжении всего периода роста колеоптиля.

Спустя 3—5 дней после выхода верхушки листа через щель колеоптиля происходит заложение нового, третьего по счету, листового зачатка. Он закладывается приблизительно на 10—12-е сутки с момента начала прорастания зерновки. В это время первый ассимилирующий лист, выйдя из колеоптиля, выступает над ним, как правило, на 10—15 *мм*, т. е. $^1/_3$—$^1/_4$ часть своего размера при полном развертывании.

В процессе прорастания зерновки и формирования проростка наблюдается изменение формы и размеров верхушечной меристемы побега. Форма точки роста по сравнению с зародышем становится более выпуклой. Несколько увеличиваются высота и ширина точки роста. Площадь медианного среза ее возрастает в среднем с 1050 *мк*^{2} у зародыша до 1360 *мк*^{2} у проростка, а количество клеток в нем, соответственно, с 14 до 21. По своей структуре точка роста проростка существенно не отличается от точки роста зерновки. В ней также хорошо выделяется однослойная туника, окружающая клетки корпуса.

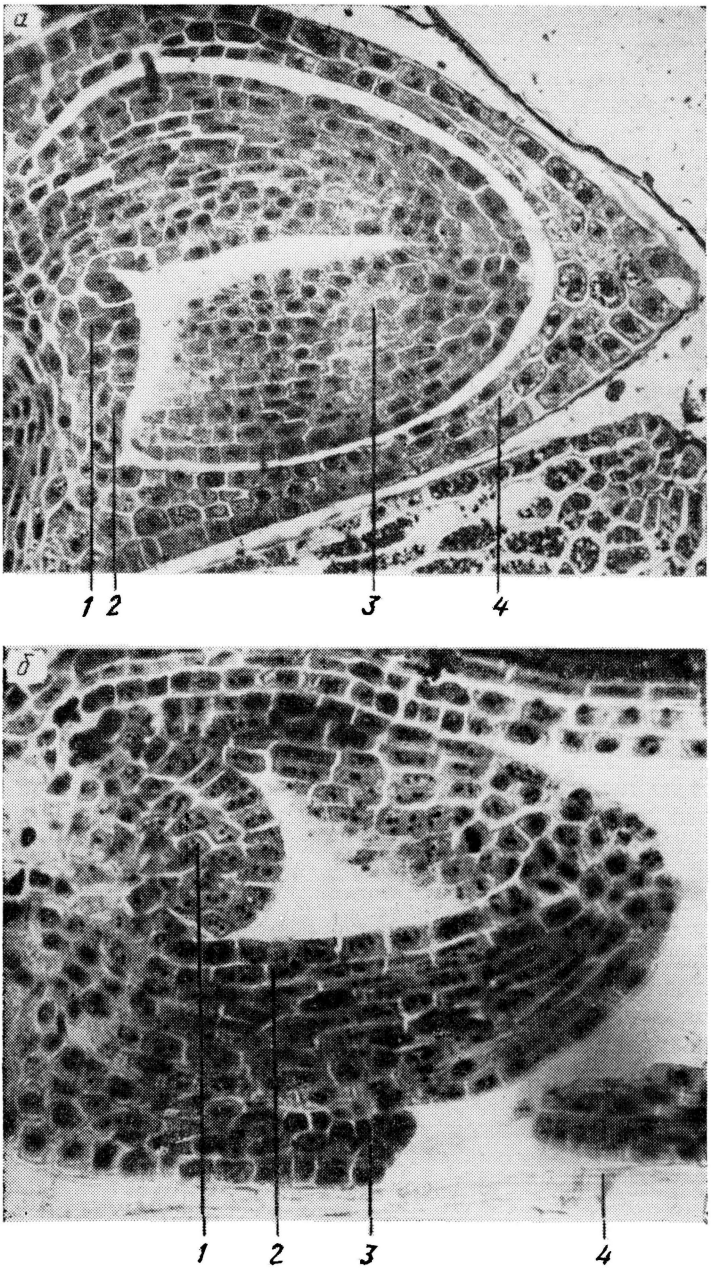


Рис. 5. Медианный продольный срез верхушечной почки зародыша (*а*) и проростка (*б*) в период роста колеоптиля.

4 — колеоптиль; *3* — первый листовой зачаток; *2* — второй листовой зачаток; *1* — точка роста.

Таким образом, в процессе прорастания зерновки ежи первыми трогаются в рост колеориза и эпибласт, затем колеоптиль и прикрываемая им почечка. Зародышевый корень появляется последним. При формировании проростка происходит заложение одного нового листового зачатка. Он возникает в период развертывания первого ассимилирующего листа, выступающего из колеоптиля на $^1/_3$ своей длины. В процессе формирования проростка происходит увеличение размеров точки роста и числа составляющих ее клеток.

ЛИТЕРАТУРА

Вильямс В. Р. Собр. соч., т. IV. Луговодство. М., Изд-во сельхоз. лит-ры, 1949.

Добрынин Г. М. Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. Л., «Колос», 1969.

Киршин И. К. Динамика роста и генеративного развития многолетних злаков. Автореф. докт. дисс. Свердловск, 1967.

Лебедев П. В. Морфогенез луговых злаков и условия внешней среды. Автореф. докт. дисс. Пермь, 1966.

Овеснов А. М. Морфология и экология прорастания семян дикорастущих злаков. Автореф. докт. дисс. Пермь, 1965.

Пашков Г. Д. О морфологической природе корневого влагалища злаков.— Бот. ж., 1951, т. 36, № 6.

Пояркова Е. Н., Куценко И. Г. Морфологическое строение проростков некоторых видов мятликов (*Poa* L.) на ранних этапах развития.— Науч. докл. высшей школы, биол. науки, 1965, № 3.

Рожевиц Р. Ю. Злаки. М.— Л., Сельхозгиз, 1937.

Серебрякова Т. И. О некоторых морфологических закономерностях побегообразования у овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.). — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1959, т. 64, вып. 3.

Сорокина Г. А. Морфология зерновки и проростков цицании широколистной.— Уч. зап. Пермского гос. ун-та им. А. М. Горького, 1970, № 206.

Уткина И. А., Лебедев П. В., Мельникова М. Ф. Строение зародыша зерновки луговых злаков *Dactylis glomerata* L. и *Bromus inermis* Leyss.— Бот. ж., 1970, т. 55, № 5.

Штреккер В. Луговые злаки. М.— Л., Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1933.

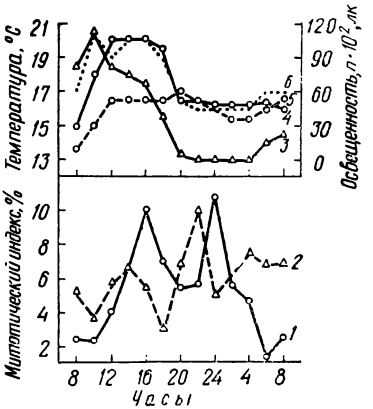
Nischimura M. Comparative morphology and development of *Poa pratensis*, *Phleum pratense* and *Setaria italica*.— Jap. J. Bot., 1922, v. 1, N 2.

П. В. ЛЕБЕДЕВ, И. А. УТКИНА, М. Ф. МЕЛЬНИКОВА, Г. И. КИРИЛЛОВА

СУТОЧНАЯ РИТМИКА МИТОЗОВ В ВЕРХУШЕЧНЫХ МЕРИСТЕМАХ ЕЖИ

Митотическое деление и рост клеток меристемы обусловливают рост и органообразование в онтогенезе высших растений. Для полного и глубокого понимания ритмики процессов органогенеза необходимо знание закономерностей ритмики митотической активности верхушечной меристемы.

При изучении суточной ритмики митозов в верхушечных меристемах цветковых растений одни исследователи (Hagemann, 1956; Tourte, 1966; Alfieri, Evert, 1968; Мовсесян, 1970) стремились выявить ее



Суточная динамика митозов в верхушечных меристемах побегов и корней ежи сборной.

1 — митотический индекс побега; *2* — митотический индекс корня; *3* — интенсивность освещения; *4* — температура воздуха на уровне почвы; *5* — температура почвы; *6* — температура воздуха на высоте 2 *м* над уровнем почвы.

в меристеме корней, другие (Lance, 1952; Edgar, 1961; Denne, 1966; Лебедев и др., 1971) — в меристеме побегов. Исследования по одновременному выяснению суточной ритмики митотической активности в верхушечных меристемах побегов и корней одного и того же растения крайне мало (Rotta, 1949; Гриф, 1959). Взаимосвязи между суточной ритмикой митозов в меристеме побегов и в меристеме корней остаются невыясненными.

Нами проведено изучение динамики суточной митотической активности верхушечной меристемы побегов и корней лугового злака *Dactylis glomerata*. Растения выращивали в сосудах при постоянной влажности почвы в вегетационном домике Ботанического сада Уральского государственного университета. Верхушки главных побегов и корней в 15-кратной повторности фиксировали в смеси Навашина с интервалом в 2 *ч* в течение суток. При взятии каждой пробы отмечали температуру воздуха и почвы и интенсивность солнечного освещения. В день фиксации растения находились в фазе развернувшихся листьев.

Готовили постоянные препараты. В качестве красителя использовали гематоксилин по Гайденгайну. На продольных медианных срезах верхушек побегов и корней толщиной 8 *мк* определяли общее число клеток и число митозов. Подсчет клеток в меристеме побега проводили в площади сечения точки роста, а в корне — на участке длиной 470 *мк* в площади поля зрения микроскопа 20 × 10. Митотический индекс (отношение числа делящихся клеток к общему числу клеток на срезе) выражался в процентах.

Результаты исследования показали, что в верхушечных меристемах побегов от корней ежи сборной четко проявляется периодичность клеточных делений. Графически суточный ход митотической активности меристемы побега (см. рисунок) характеризуется двухвершинной кривой с максимумами деления клеток в 16 *ч* (10 ± 0,2%) и 24 *ч* (10,9 ± 0,7%). Снижение митотической активности наблюдается через 4 *ч* после первого подъема (20 *ч*) и в ранние утренние часы (6—10 *ч*).

Дисперсионный анализ результатов эксперимента подтверждает достоверность изменения митотического индекса на протяжении суток ($F_{факт}$ = 18,6; $F_{табл}$ = 2,18 при P = 0,01). Дневной пик митозов совпадает с максимумом температуры воздуха и следует через 6 *ч* после максимальной интенсивности солнечного освещения. Ночной максимум митотической активности наступает через 8 *ч* после дневного в условиях почти полного отсутствия освещения и при минимальной температуре воздуха.

Суточная ритмика митотической активности корневой меристемы выражается трехвершинной кривой. Первый подъем клеточных делений происходит в 14 *ч*, достигая ±5,8%, второй — в 22 *ч* (±10%), третий в 4 *ч* утра (±7,5%). Минимумы митотической активности наблюдаются

в 10, 18 и 24 *ч*. Промежуток времени между подъемами митозов в среднем составляет 8 *ч*. Дневной максимум митозов в корне, как и в побеге, совпадает с максимальной температурой воздуха.

Анализ данных показывает, что подъемы клеточных делений в корне опережают их в побеге на 2 *ч*. Появляется не одновременное, чередующееся повышение митотической активности. В периоды наиболее высокой активности митозов в меристеме корней наблюдается тенденция ее затухания в побегах, и наоборот. Вероятно, это связано с затруднениями одновременного обеспечения клеток верхушечных меристем необходимыми веществами и энергией и более равномерным их распределением между побегами и корнями во времени.

В количественном отношении общая митотическая активность за сутки в корневой меристеме выше, чем у побега. Среднесуточный митотический индекс в корне составляет 6,5±0,6%, в побеге 5,3±0,2%. Очень низкий коэффициент корреляции (r=—0,13±0,28) указывает на отсутствие в нашем опыте прямой достоверной связи между митотической активностью меристемы корней и побегов в пределах одного растения.

Следовательно, периоды подъемов и спадов деления клеток в меристеме побегов и корней ежи по времени и величине не совпадают. В литературе по этому вопросу имеются и другие сведения. По данным В. Г. Грифа (1959), в естественных условиях произрастания в меристемах корня и стебля ячменя максимальное и минимальное число митозов наблюдается в одно и то же время.

Сопоставление данных суточного хода ритмики митозов в верхушечных меристемах побегов и корней с данными хода изменений температуры воздуха и почвы и интенсивности солнечного освещения приводит к выводу, что указанные факторы внешней среды непосредственно не определяют суточную ритмику митозов. По-видимому, суточная ритмика митозов представляет собой одно из проявлений эндогенных ритмов растений и связана с ритмикой физиолого-биохимических процессов, и в первую очередь, с ритмикой белково-нуклеинового синтеза.

Ранее проведенные нами исследования (Лебедев и др., 1971) показали, что высокий уровень азотного питания растений не оказал существенного влияния на суточную ритмику митозов в верхушечной меристеме побегов костра. Ремакль-Дат (Remacle-Dath, 1966) наблюдал проявление суточной ритмики митозов в верхушечной меристеме горчицы и при выращивании растений в факторостатных условиях.

Таким образом, проведенные исследования показали, что у ежи сборной суточное количество подъемов митотической активности и время их проявления в меристеме побегов и корня не совпадают. Клеточные деления в этих органах, по-видимому, протекают не синхронно. Суточный ход митозов, вероятно, определяется ритмикой физиолого-биохимических процессов.

ЛИТЕРАТУРА

Гриф В. Г. О суточной периодичности митозов в меристемах ячменя.— Цитология, 1959, т. 1, № 2.

Лебедев П. В., Мельникова М. Ф., Уткина И. А. Суточная ритмика митотической активности в верхушечной меристеме побега костра.— Цитология, 1971, т. 13, № 5.

Мовсесян С. Н. Суточный ритм митотического деления клеток в корнях пшеницы.— Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР, 1970, вып. 5, № 5.
Alfieri I., Evert R. Analysis of meristematic activity in the root tip of *Melilotus alba* Desr.— New. Phytol, 1968, v. 67, № 3.
Denne M. Morphological changes in the shoot apex of *Trifolium repens* L. 2. Diurnal changes in the vegetative apex.— New. Zealand. J. Bot., 1966, v. 4, № 4.
Edgar E. Fluctuation in mitotic index in the shoot apex of *Lonicera nitida*.— Univ. Canterbury, 1961, Publ. 1.
Hagemann R. Untersuchungen über die Mitosen Häufigkeit in Gerstenwurzeln.— Die Kulturpflanze, 1956, № 4.
Lance A. Sur la structure et le fonctionnement du point vegetatif de *Vicia faba* L.— Ann. Sci. nat. bot., 1952, № 13, sec. 11.
Remacle-Dath M. Mise en évidence des variations jounalieres de l'activité mitotique au niveau du méristéme caulinaire de *Sinapis alba* L.— Bull. Soc. Royal Sci. Liège, 1966, v. 35, № 3—4.
Rotta H. Untersuchungen über tagesperiodische Vorgänge in Spross-Wurzelvegetationspunkten.— Planta, 1949, Bd 37.
Tourte M. Variations rythmiques de l'index mitotique dans le méristème radiculaire du *Triticum vulgare* L.— Revue Cytol. Biol., 1966, v. 29.

Е. Я. ИЛЬИНА

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЮЦЕРНЫ ПОСЕВНОЙ

Люцерна характеризуется низкими и неустойчивыми урожаями семян. Получение высоких урожаев — до настоящего времени актуальный вопрос для ряда районов, в том числе и для Урала.

В большинстве случаев снижение семенной продуктивности люцерны происходит вследствие опадения бутонов, цветков, осыпания бобов и образования в них щуплых семян. Эти явления могут вызываться многими причинами. Одна из них — необеспеченность опыления, что связано с особенностями строения цветков, отсутствием или слабой работой насекомых-опылителей (Копержинский, Щибря, 1950; Пономарев, 1956; Лубенец, 1956, и др.). Опадение бутонов, цветков и завязей может также вызываться нарушением водного и температурного режима (Копержинский, 1950, 1952; Шеина, 1951; Максимов, 1952; Елагин, 1953; Малеева, 1960), недостатком микроэлементов (Школьник, 1950), весенними заморозками в начале вегетации (Пустовойт, 1948), недостаточностью и неполноценностью корневого питания (Савельев, 1960) и др.

Очевидно, все перечисленные причины низкой семенной продуктивности люцерны имеют место и в условиях Урала, но в каждом отдельном случае определяются конкретными условиями выращивания.

В задачи данной работы входило не выяснение причин снижения семенной продуктивности этой культуры, а лишь определение ее для данного сорта в условиях лесостепного Зауралья. Кроме того, представляло интерес проследить возрастную динамику количества соцветий, цветков и фактической семенной продуктивности.

Наблюдения проводили в питомнике Тимохинской лугомелиоративной станции в условиях лесостепного Зауралья. Объектом изучения служила люцерна посевная европейская, сорт Приаральская (*Medicago sativa var. eulsativa* (Sinsk.) Lub.). Посев проводился в конце мая

1956 г. вручную, рядовым способом, с шириной междурядий 15 *см*, глубиной заделки семян 1—2 *см*, нормой посева 12 *кг/га*. Размеры опытных делянок 50 $м^2$, повторность четырехкратная.

На каждой десятиметровой делянке выделяли по одной постоянной метровой площадке, где в течение пяти лет в фазу цветения подсчитывали количество растений и общее количество соцветий, а в 100 произвольно выбранных соцветиях определяли количество цветков. Путем пересчета определяли их число на единицу площади и одно растение.

В фазу плодоношения бобы с метровых площадок собирали, семена отделяли и определяли их общий вес и вес 1000 семян. Подсчитывали количество семян в 100 бобах. Это позволило определить семенную продуктивность, т. е. вес семян одного растения, а также подсчитать количество созревших плодов и, сопоставив с количеством цветков, определить процент плодоцветения. Кроме того, с четырех пятидесятиметровых площадок собирали урожай семян, который сопоставляли с семенной продуктивностью и процентом плодоцветения и определяли степень их взаимозависимости.

В условиях нашего опыта цветение растений отмечается на первом году их жизни, но соцветий и цветков образуется мало, а плоды вследствие позднего цветения не вызревают. Однако люцерна первого года жизни может нормально плодоносить и давать производственные урожаи семян. Это наблюдается не только в южных районах возделывания, но и в условиях Ленинградской области, Урала и Сибири (Добрынин, 1950; Оборин и др., 1957; Цветков, 1958; Сметанникова, 1964).

В последующие годы происходит интенсивное увеличение количества соцветий и цветков на одно растение до четвертого года жизни включительно, когда оно по сравнению с растениями второго года жизни возрастает, соответственно, в 7,9 и 9,5 раза. На пятом году жизни растений количество соцветий и цветков по сравнению с четвертым годом жизни уменьшается примерно в 1,3 раза (см. таблицу). Динамика количества соцветий и цветков, по нашим данным, обусловливается в основном увеличением количества побегов кущения и ветвления и в незначительной степени — увеличением количества цветков в соцветии.

Следует отметить, что приведенные данные о количестве цветков на растение занижены, так как при подсчете не учитывали опавшие бутоны, а лишь цветки, сохранившиеся к моменту массового цветения.

Люцерна обладает большими потенциальными возможностями образования семян. На одном растении может насчитываться от 194 до 1839 цветков, а на 1 $м^2$, соответственно, от 12 128 до 61 392. Однако эти биологические возможности реализуются далеко не полностью. Количество цветков, образующихся на растении, еще не определяет фактическую семенную продуктивность и урожай семян. Так, растения четвертого года жизни, имеющие максимальное количество соцветий и цветков, имели наименьшую семенную продуктивность и дали наименьший урожай семян. И, наоборот, растения второго года жизни, имеющие количество цветков в 9,5 раза меньше по сравнению с четвертым, имели семенную продуктивность в 1,2, а урожай семян в 2,2 раза больше.

Это связано с тем, что в различные по метеорологическим условиям годы осыпание бутонов и цветков происходит с различной интенсив-

Годы наблюдений, возраст растений	Соцветий на одном растении	Цветков в соцветии	Цветков на одном растении	Плодов на одном растении
1957 Второй год жизни	15,3±2,1	12,7±0,43	194,3±6,6	26,0±0,3
1958 Третий год жизни	50,0±2,9	12,6±0,48	630,0±24,0	178,1±0,01
1959 Четвертый год жизни	121,0±13,5	15,2±0,23	1839±27,8	33,0±0,02
1960 Пятый год жизни	96,0±9,2	14,4±0,46	1382±44,2	56,0±0,01

ностью. Максимальное количество завязавшихся и созревших плодов составляет от общего количества цветков, формирующихся на растении, лишь 28,2%. В неблагоприятные годы процент плодоцветения может снижаться до 1,8—4,1%. Резкие колебания его величины обусловливают неустойчивую семенную продуктивность и урожаи семян: первая колебалась в пределах 0,23—1,24 *г*, а урожай, соответственно, в пределах 1,01—5,05 *ц/га*. В опытах 1954—1959 гг. (Лебедев, Углов, 1961) он составлял от 20 *кг* до 4 *ц/га*. Наши данные о фактическом урожае семян и его неустойчивости в общем согласуются с данными, приводимыми для условий нечерноземной зоны и Урала (Константинова, 1948; Тарковский, 1959; Сметанникова, 1967; Оборин и др., 1957; Овеснов и др., 1966; Кирницкий, 1959).

Таким образом, биологические возможности образования семян в известной степени зависят от возраста растений, но фактическая семенная продуктивность не имеет ясно выраженной возрастной зависимости. В литературе по этому вопросу нет единого мнения. Ряд авторов отмечают увеличение урожая семян до третьего года жизни включительно (Ширнина, 1950; Хорошайлов, 1950; Ларин, Ширнина, 1953). В некоторых случаях максимальные урожаи семян отмечаются у растений второго года жизни (Гладкий, 1950; Лубенец, 1956; Савельев, 1960). Максимальные урожаи семян могут быть и у растений девятого, десятого и даже двенадцатого года жизни (Тарасова, Хрычева, 1954; Сметанникова, 1964). Вполне очевидно, что разноречивость данных связана с различными условиями возделывания растений, а также биологическими особенностями видов и сортов люцерны.

Сопоставление некоторых показателей, характеризующих семенную продуктивность люцерны, с метеорологическими условиями в период ее цветения (см. таблицу) показывает, что наибольший процент пло-

от метеорологических условий в период цветения

% плодоцветения	Семенная продуктивность, г	Хозяйственный урожай, ц/га	Месяц	Дней с t 20° и выше	Сумма положительных температур	Дней с осадками	Осадков, мм
13,4	0,27±0,07	1,67±0,17	VI	11	573	10	35,2
			VII	10	564,2	15	119,6
			VIII	3	520,8	16	72,3
			Всего	24	1658,0	41	227,1
28,2	1,24±0,03	5,05±0,15	VI	15	570,0	8	13,4
			VII	10	576,6	5	29,6
			VIII	13	595,2	9	12,6
			Всего	38	1741,8	22	55,6
1,8	0,23±0,06	0,76±0,13	VI	1	486,0	17	41,5
			VII	11	570,4	13	71,6
			VIII	1	449,5	14	51,7
			Всего	14	1505,9	44	164,8
4,1	0,39±0,06	1,01±0,17	VI	12	546,0	15	61,5
			VII	1	514,0	16	43,8
			VIII	2	437,1	8	53,6
			Всего	15	1497,1	39	158,9

доцветения, максимальная семенная продуктивность и урожаи семян имеют место в вегетационный период с минимальным количеством осадков, максимальной суммой положительных температур и большим количеством солнечных дней с температурой выше 20° (1958). И, наоборот, в годы с прохладным летом и обильными осадками эти показатели резко снижаются. Подобная зависимость отмечена многими авторами. Исследованиями А. Н. Пономарева (1956) установлено, что в условиях солнечной жаркой погоды во время цветения люцерны опыляется 80—90% цветков, а в условиях холодной влажной погоды, неблагоприятной для опылителей, всего лишь 20—25%. Это отражается на урожае семян. Аналогичные данные приводятся в работах В. В. Копержинского и А. А. Щибри (1950), П. А. Лубенца (1956) и др.

Другие исследователи показали, что при обильном водоснабжении во время цветения и созревания плодов идет бурный рост вегетативных органов и к ним направляется большая часть воды и питательных веществ. Следствием этого может быть нарушение питания и гибель части семяпочек (Копержинский, 1950, 1952; Тарковский и др., 1964).

С. С. Шаин, признавая указанные причины, кроме того, считает, что люцерна, являясь растением длинного дня, требует интенсивной инсоляции, богатой коротковолновой радиацией. Поэтому в периоды с пасмурной погодой даже при наличии других благоприятных условий люцерна обильно осыпает бутоны и цветки. Это мнение находит подтверждение в исследованиях Л. И. Киструсского (1936), В. Ф. Корякиной (1964), А. И. Сметанниковой (1967) и др.

Вероятно, низкая семенная продуктивность люцерны в годы с неблагоприятными погодными условиями может быть обусловлена совокупностью указанных причин.

Итак, люцерна обладает большой биологической возможностью образования семян (количество цветков одного растения), она зависит от возраста растений и коррелирует с изменением количества побегов кущения и ветвления одного растения. Количество цветков увеличивается с первого по четвертый год жизни в 9,5 раза, а у растений пятого года жизни по сравнению с четвертым снижается в 1,3 раза. Биологические возможности образования семян реализуются далеко не полностью. Процент плодоцветения колеблется от 1,8 до 28,2% и определяется не возрастом растений, а погодными условиями во время цветения и плодоношения. Резкие колебания процента плодоцветения обусловливают неустойчивую семенную продуктивность люцерны и урожай семян. Семенная продуктивность колеблется от 0,23 до 1,24 *г*, а урожаи семян — от 0,76 до 5,05 *ц/га*.

ЛИТЕРАТУРА

Гладкий М. Ф. Повышение сбора семян люцерны путем использования первого и второго укоса на семена.— Травосеяние и семеноводство многолетних трав. М., Сельхозгиз, 1950.

Добрынин М. Г. К вопросу о получении семян люцерны в первый год ее жизни в условиях Ленинградской и смежных с нею областей.— Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1950, вып. 6.

Елагин И. Н. Урожайность семян и особенности развития люцерны.— Селекция и семеноводство, 1953, № 4.

Кирницкий Б. Т. Предварительные итоги изучения люцерны на Среднем Урале.— Доклады и сообщения Уральского научно-исследовательского ин-та сельского хоз-ва, Свердловск, 1959.

Кируссский Л. И. Люцерна. Ростов-на-Дону, Азчериздат, 1936.

Константинова А. М. Сорт люцерны Северная гибридная.— Селекция и семеноводство, 1948, № 11.

Копержинский В. В. Оплодотворение цветков и образование семян.— Люцерна. М., Сельхозгиз, 1950.

Копержинский В. В. Направление потоков питательных веществ в плодоносящей люцерне. — Докл. АН СССР, 1952, т. 87, № 5.

Копержинский В. В., Щибря А. А. Биология цветения и образования семян люцерны.— Люцерна. М., Сельхозгиз, 1950.

Корякина В. Ф. Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. М.—Л., «Наука», 1964.

Ларин И. В., Ширнина М. Ф. Особенности биологии и агротехники люцерны в Ленинградской области.— Кормовая база, 1953, № 1.

Лебедев П. В., Углов Н. П. Биология и агротехника лугопастбищных трав. Свердловск, 1961.

Лубенец П. А. Люцерна. М.— Л., Сельхозгиз, 1956.

Максимов И. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, т. 1. Водный режим и засухоустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1952.

Малеева З. П. Жизнеспособность зародышевого мешка и пыльцы люцерны разных сортов посева.— Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1960, т. 33, № 3.

Оборин А. И., Садовникова Г. И., Колотова С. С. Возделывание люцерны в Молотовской области. Молотов, 1957.

Овеснов А. И., Каракулова Н. Г., Першина А. Г. Улучшение и рациональное использование лугопастбищных угодий. Пермь, 1966.

Пономарев А. Н. Динамика плодообразования и опадения цветков, завязей и бобов у люцерны в зависимости от хода опыления и условий погоды.— Изв. Естеств.-научн. ин-та при Пермском гос. ун-те им. А. М. Горького, 1956, т. 13, вып. 9.

Пустовойт А. Ф. Защита семенной люцерны от весенних заморозков.— Селекция и семеноводство, 1948, № 2.

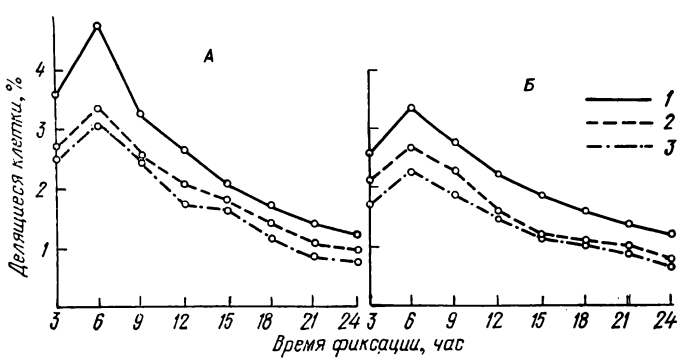
Савельев А. М. Биологические основы возделывания семенной люцерны в Западной Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Сметанникова А. И. Возможности продвижения люцерны в новые районы.— Труды Бот. ин-та АН СССР, экспериментальная бот., 1964, вып. 17.
Сметанникова А. И. Люцерна на северо-западе СССР. Л., 1967.
Тарасова Т. Л., Хрычева Г. П. Семенная продуктивность люцерны тяньшанской (форма «Каратау») в условиях Подмосковья.— Бюлл. Главного бот. сада АН СССР, 1954, вып. 17.
Тарковский М. И. Люцерна в нечерноземной полосе. М., Сельхозгиз, 1959.
Тарковский М. И., Константинова А. М., Шаин С. С. и др. Люцерна. М., «Колос», 1964.
Хорошайлов Н. Г. Люцерна в Ленинградской области. Л., Лениздат, 1950.
Шаин С. С. Биологические особенности люцерны.— Люцерна. М., «Колос», 1964.
Шеина К. С. Некоторые особенности биологии цветения синей люцерны.— Селекция и семеноводство, 1951, № 7.
Ширнина М. Ф. Люцерна в Ленинградской области.— Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1950, вып. 6.
Школьник М. Я. Значение микроэлементов в жизни растений и земледелии. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1950.
Цветков М. И. О посеве многолетних трав на семена.— Земледелие, 1958, № 5.

Г. П. СЕРАЯ, Е. А. ЗВОРСКАЯ, Б. А. ВАКАР

О ВЛИЯНИИ ГИББЕРЕЛЛИНА НА СУТОЧНУЮ ПЕРИОДИЧНОСТЬ И АКТИВНОСТЬ МИТОТИЧЕСКИХ ДЕЛЕНИЙ В АПИКАЛЬНОЙ КОРНЕВОЙ МЕРИСТЕМЕ МЯТЛИКА ЛУГОВОГО И ПОЛЕВИЦЫ БЕЛОЙ

Влиянию гиббереллина на рост и развитие растений посвящено огромное количество работ как отечественных, так и зарубежных ученых. Однако лишь в немногих из них содержатся данные об изменении митотической деятельности меристемы под действием гиббереллина, и получены они для очень ограниченного числа видов (Стоу, Ямаки, 1958; Лебеденко, 1959; Муромцев, 1959). Накопление аналогичных данных для самых различных видов и групп высших растений является необходимой предпосылкой для разработки единой теории



Влияние гиббереллина на митотическую активность верхушечной меристемы корешков проростков полевицы (*А*) и мятлика (*Б*).

1 — контроль (вода); *2*, *3* — раствор гиббереллина: *2* — 0,001%-ный; *3* — 0,01%-ный.

Влияние гиббереллина на рост корешка проростков мятлика и полевицы

Вариант	Мятлик луговой		Полевица белая	
	Длина корешка, *см*	% к контролю	Длина корешка, *см*	% к контролю
Вода (контроль)	2,0±0,1	100	1,4±0,2	100
Раствор гиббереллина				
0,001%-ный	1,2±0,2	60	0,7±0,1	50
0,01%-ный	1,1±0,1	50	0,5±0,1	36

химического регулирования ростовых и формообразовательных процессов.

Мы поставили задачу изучить влияние гиббереллина на суточную динамику митозов и митотическую активность меристемы корней проростков многолетних луговых злаков полевицы белой (*Agrostis alba* L.) и мятлика лугового (*Poa pratensis* L.). Семена проращивали в лабораторных условиях в чашках Петри на фильтровальной бумаге. В опытном варианте были использованы 0,01 и 0,001%-ные растворы гиббереллина марки СТУ-62 серии 150766 Курганского завода медицинских препаратов.

Для установления суточной ритмики митозов трехдневные проростки злаков фиксировали в растворе Карнуа в течение суток с интервалом в три часа. Подсчет числа делящихся клеток проводили на временных препаратах по методике А. И. Атабековой и Е. И. Устиновой (1967). Просмотр препаратов вели на микроскопе МБИ-1 при увеличении 40×10. Средние данные подсчитывали исходя из 10-кратной повторности.

Наблюдения показали, что в верхушечной меристеме корешков полевицы и мятлика наблюдается четко выраженная суточная периодичность клеточных делений. У обоих видов выявился один подъем и один спад митотической активности. У проростков исследуемых видов (см. рисунок) максимум митозов приходится на утренние часы (6 *ч*), а минимум — на ночные (24 *ч*). По данным ряда авторов (Гриф, 1959; Сабинин, 1957; Алов, 1964), часы максимума и минимума деления у разных растений варьируют. Следует отметить, что суточное изменение митотического индекса коррелирует с изменением числа профазных клеток. Какой-либо закономерности в суточном изменении числа клеток, находящихся в остальных фазах митоза, не наблюдается.

Под влиянием гиббереллина суточная ритмика митоза не изменилась. Однако при прорастании семян в 0,01%-ном растворе гиббереллина активность верхушечной меристемы понизилась и митотический индекс уменьшился у полевицы с 4,9±0,4 (контроль) до 3,1±0,2, а у мятлика с 3,9±0,1 до 2,3±0,3. В опытном варианте с 0,001%-ным раствором гиббереллина разница с контролем оказалась статистически недостоверной. Понижение митотической активности под влиянием гиббереллина, по-видимому, и приводит к заметной задержке роста корешков у проростков исследуемых злаков (см. таблицу), что согласуется с литературными данными (Стоу, Ямаки, 1958).

Таким образом, в результате проведенного эксперимента было выявлено, что 0,01%-ный раствор гиббереллина, не оказывая заметного влияния на суточную периодичность митозов, значительно снижает

митотическую активность клеток апикальной корневой меристемы. Это может явиться одной из причин торможения роста корешков у проростков злаков, сформировавшихся из семян, обработанных гиббереллином.

ЛИТЕРАТУРА

Алов И. А. Очерки физиологии митотического деления клеток. М., «Медицина», 1964.

Атабекова А. И., Устинова Е. И. Цитология растений. М., «Колос», 1967.

Гриф В. Г. О суточной периодичности митозов в меристеме ячменя.— Цитология, 1959, т. 1, № 2.

Лебеденко Л. А. Влияние гиббереллина на деятельность апикальной меристемы некоторых растений.— Бот. ж., 1959, т. 44, № 2.

Муромцев Г. С. Действие гиббереллина на томаты, кукурузу, сахарную свеклу.— Вестн. с.-х. науки, 1959, № 10.

Сабинин Д. А. О ритмичности строения и роста растений.— Бот. ж., 1957, т. 42, № 7.

Стоу Б., Ямаки Т. История и физиологическое действие гиббереллина.— Химические средства защиты растений, 1958, № 3.

СОДЕРЖАНИЕ

П. Л. Горчаковский, Н. Н. Никонова, Т. В. Фамелис, М. И. Шарафутдинов. Опыт крупномасштабного картирования растительности в южной тайге Среднего Урала. 3

С. Г. Шиятов. Длительная дендрохронологическая шкала по лиственнице сибирской для низовья р. Таза. 16

Т. В. Фамелис. Применение метода экологических рядов для выявления закономерностей высотного распределения растительности 22

Н. И. Андреяшкина. Сравнительная оценка методов определения прироста гипоарктических кустарников и кустарничков. 28

Г. И. Таршис, Т. А. Комарова. О видовых особенностях структуры корневых систем травянистых поликарпиков. . . 33

И. К. Киршин, Н. Т. Стерлюгина, Л. Д. Новожилова, Е. А. Мищенко. Действие хлорхолинхлорида на рост стебля злаков и связь этого действия с содержанием фитогормонов. 39

Л. И. Вигоров. О возможности использования диких двузернянок для улучшения культурных пшениц. 51

Л. Ф. Семериков, Н. В. Глотов. К эволюции робуроидных дубов. 58

А. В. Сирко, Н. Т. Степанова. Микоценологическая характеристика сосняка зеленомошно-ягодникового. 69

Н. Б. Вернигор. Сравнительно-кариологическое исследование рода *Dracocephalum*. 79

Г. В. Зуева. Явление цитомиксиса у пшенично-ржаных амфидиплоидов. 86

Краткие сообщения

Е. А. Шурова. Ясколка уральская, ее распространение и родственные связи. 94

В. П. Коробейникова. О разложении мертвого растительного материала в некоторых луговых сообществах Ильменского заповедника. 96

К. А. Рябкова. Новые виды и формы рода *Cladonia* на Урале. 99

И. А. Уткина. Структура и деятельность верхушечной меристемы в период формирования проростка ежи сборной. . . 102

П. В. Лебедев, И. А. Уткина, М. Ф. Мельникова, Г. И. Кириллова. Суточная ритмика митозов в верхушечных меристемах ежи. 107

Е. Я. Ильина. Возрастные изменения семенной продуктивности люцерны посевной. 110

Г. П. Серая, Е. А. Зворская, Б. А. Вакар. О влиянии гиббереллина на суточную периодичность и активность митотических делений в апикальной корневой меристеме мятлика лугового и полевицы белой. 115

УДК 581.553+581.9

Опыт крупномасштабного картирования растительности в южной тайге Среднего Урала. Горчаковский П. Л., Никонова Н. Н., Фамелис Т. В., Шарафутдинов М. И. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Выявлены некоторые черты структуры растительного покрова, характерные для горной южной тайги Урала (слабая заболоченность, преобладание травяно-зеленомошных и травяных ассоциаций хвойных лесов, присутствие на более богатых почвах липы и ее травянистых спутников). Материалы лесоустройства могут быть использованы при составлении крупномасштабных геоботанических карт в южной горной тайге лишь после их трансформации, корректировки и дополнения на основе детального изучения растительности геоботаническими методами. Карта растительности в масштабе 1 : 25000 дает возможность отразить структуру растительного покрова южной горной тайги на уровне групп ассоциаций и преобладающих ассоциаций.

Илл. 1. Библ. 10 назв.

УДК 581.143.31+577.464

Длительная дендрохронологическая шкала по лиственнице сибирской для низовья р. Таза. Шиятов С. Г. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

На основе изучения изменчивости ширины годичных колец у ныне живущих старых деревьев (72 модели) и археологической древесины, извлеченной на территории Мангазейского городища (83 спила), построена дендрохронологическая шкала по лиственнице сибирской протяженностью 867 лет (с 1103 по 1969 гг.) для низовья г. Таза (южная часть зоны лесотундры). Расчет индексов прироста произведен по ранее предложенной автором методике. В колебаниях прироста лиственницы при помощи метода скользящего осреднения выявлены циклы различной длительности и амплитуды. Длина наиболее крупных циклов, которые могут быть обнаружены, зависит от возраста использованных модельных деревьев.

Таблиц 2. Илл. 1. Библ. 4 назв.

УДК 581.524

Применение метода экологических рядов для выявления закономерностей высотного распределения растительности. Фамелис Т. В. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Метод экологических рядов использовался при картировании растительности Тылайско-Конжаковско-Серебрянского массива. Экологические профили закладывались через весь горный массив с учетом экспозиции склонов и расчлененности рельефа. Приводится геоботаническое описание экологического профиля, проходящего через вершину Серебрянского Камня, дается схема распределения растительности по поясам и полосам на склонах южной и северной экспозиции.

Илл. 1. Библ. 20 назв.

УДК 578.087.1+581.14

Сравнительная оценка методов определения прироста гипоарктических кустарников и кустарничков. Андреяшкина Н. И. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

На стационаре «Харп» годичный прирост гипоарктических кустарников и кустарничков определен двумя методами: по разности фитомасс, взятых в начале и конце вегетационного периода, и путем раздельного учета продукции листьев и стеблей. При втором методе точность учета прироста растений выше, а затрата труда меньше.

Таблиц 3. Библ. 6 назв.

УДК 581.43+581.8

О видовых особенностях структуры корневых систем травянистых поликарпиков. Таршис Г. И., Комарова Т. А. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

У представителей семейства сложноцветных, выращиваемых из семян, изучали процесс морфогенеза подземных органов. На начальных этапах онтогенеза у каждого из видов формируется специфичный анатомо-морфологический тип структуры корневой системы, проявляющийся в характере ветвления корневой системы и ее общем облике, в степени развития коры и проводящих тканей, расположения элементов ксилемы, флоэмы и паренхимы.

Таблиц 2. Илл. 2. Библ. 4 назв.

УДК 581.192.7 : 581.193

Действие хлорхолинхлорида на рост стебля злаков и связь этого действия с содержанием фитогормонов. Киршин И. К., Стерлюгина Н. Т., Новожилова Л. Д., Мищенко Е. А. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Изучали влияние концентрации хлорхолинхлорида (ССС), сроков и способов обработки растений овса и костра безостого на рост стебля и содержание в нем эндогенных ауксинов и гиббереллинов. ССС сильно тормозит рост междоузлий, находящихся в момент обработки в эмбриональном состоянии. Тормозящее действие ССС при однократной обработке путем опрыскивания листьев водным раствором распространяется на рост 4—5-го, а путем нанесения с ланолиновой пастой на один лист — 1—2-го позднее формирующихся междоузлий. При обоих способах обработки повышение концентрации ССС от 0,25 до 2,00% усиливало торможение роста, при этом зависимость доза — эффект выражалось линейной функцией. ССС снижает содержание ауксинов и гиббереллиноподобных веществ в растущих междоузлиях. С этим обстоятельством и связан ингибирующий эффект ССС.

Таблиц 2. Илл. 6. Библ. 36 назв.

УДК 633.11

О возможности использования диких двузернянок для улучшения культурных пшениц. Вигоров Л. И. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Даны итоги 25-летней работы по использованию диких двузернянок для обновления культурных пшениц и выяснения истории пшениц. В коллекции диких двузернянок определена частота спонтанной гибридизации и легкость принудительных скрещиваний с крупноколосыми пшеницами, отобраны яровые формы, отмечено появление признаков окультуривания, что показало их значение как возможных предшественников 28-хромосомных культурных пшениц. Получено большое количество гибридов, из которых отобрано свыше 50 культурных форм. Охарактеризованы преимущества и недостатки гибридов, рассмотрен вопрос об удержании признаков дикого вида при дальнейших улучшающих скрещиваниях. Оценивается возможность использования полученных гибридов.

Библ. 4 назв.

УДК 576.1+582.632.2

К эволюции робуроидных дубов. Семериков Л. Ф., Глотов Н. В. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Нельзя принимать целиком предположения о неограниченных миграциях дубов по всей территории Европы и решающем значении в их эволюции интрогрессивной гибридизации. Полиморфный характер и популяционная интерпретация палеовида *Q. roburoides complex* — предшественника современных дубов — на фоне меняющихся условий среды требуют

признания политопности видообразования вдоль горных стран альпийского орогенеза, где сосредоточено основное разнообразие ныне живущих видов дуба.

Библ. 28 назв.

УДК 582.28+581.52

Микоценологическая характеристика сосняка зеленомошно-ягодникового. Сирко А. В., Степанова Н. Т. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

В разновозрастных зеленомошно-ягодниковых сосняках выявлено около 300 видов грибов. Дан анализ флористического состава грибов, прослежено образование кариотипов в течение вегетационного сезона и в зависимости от эколого-климатических условий. Установлена приуроченость грибов к определенным субстратам и стадиям разложения растительных материалов.

Таблиц 1. Библ. 2 назв.

УДК 576.334: : 576.335

Сравнительно-кариологическое исследование рода Dracocephalum. Вернигор Н. Б. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Изучена морфология хромосом кариотипов восьми видов рода *Dracocephalum*. У четырех видов впервые подсчитаны числа хромосом. Выявлена кариотипическая неоднородность подсекции Keimodracontes. Высказаны некоторые предположения по эволюции кариотипа. Установлено аллотетраплоидное происхождение *D. multicaule*.

Таблиц 1. Илл. 1. Библ. 19 назв.

УДК 576.3 : 542.1

Явление цитомиксиса у пшенично-ржаных амфидиплоидов. Зуева Г. В. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Дается описание явления цитомиксиса на стадиях развития слоев стенки микроспорангия, микроспорогенеза и формирования женского гаметофита. При переходе содержимого ядра из одной клетки в другую в спорогенных клетках преобладает миграция ядра, в соматических — цитомиксис. Цитомиксис отражает физиологическую и генетическую разнокачественность клеток, может проявляться в норме и приводить к патологическим отклонениям.

Илл. 1. Библ. 25 назв.

УДК 582.669

Ясколка уральская, ее распространение и родственные связи. Шурова Е. А. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Изучение природных популяций и обширного гербарного материала по ясколке полевой позволило выявить ряд новых местонахождений ясколки уральской в пределах Южного и Среднего Урала. Установлены родственные связи эндемичного вида с другими видами ясколок.

Библ. 5 назв.

УДК 581.526.4+581.524

О разложении мертвого растительного материала в некоторых луговых сообществах Ильменского заповедника. Коробейникова В. П. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Изучена скорость разложения растительного материала в луговых сообществах Ильменского заповедника опытным и расчетным путем. Согласно опытным данным, за год в луговых сообществах разлагается 30—40% растительной массы, а по расчетным — 46—68%.

Таблиц 3. Библ. 11 назв.

УДК 582.29

Новые виды и формы рода Cladonia на Урале. Рябкова К. А. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

В результате определения коллекций лишайников, собранных в разных районах Приполярного, Северного и Среднего Урала (гора Неройка, горный узел Денежкин Камень, Красноуфимский, Невьянский, Каменский районы и др.) выявлено семь новых для Урала видов и 24 формы рода *Cladonia*. Дан список этих видов и форм с точным указанием местонахождений на Урале.

УДК 581.143+581.823+633.22

Структура и деятельность верхушечной меристемы в период формирования проростка ежи сборной. Уткина И. А. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Прослежена динамика прорастания органов зародыша, структура и органообразовательная деятельность верхушечной меристемы при формировании проростка ежи сборной. В процессе прорастания зерновки первыми трогаются в рост колеориза и эпибласт, затем колеоптиль и прикрываемая им почечка. Зародышевый корень появляется последним. В период формирования проростка происходит заложение одного нового листового зачатка, а размеры почки роста и число составляющих ее клеток увеличиваются.

Илл. 5. Библ. 13 назв.

УДК 576.353+581.823+633.22

Суточная ритмика митозов в верхушечных меристемах ежи. Лебедев П. В., Уткина И. А., Мельникова М. Ф., Кириллова Г. И. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Изучена динамика суточной митотической активности верхушечной меристемы побегов и корней ежи сборной в условиях вегетационного опыта. Количество подъемов митотической активности на протяжении суток и время их проявления в меристеме побегов и корней не совпадают. Суточный ход митозов, по-видимому, определяется ритмикой физиолого-биохимических процессов.

Илл. 1. Библ. 11 назв.

УДК 581.143 633.31

Возрастные изменения семенной продуктивности люцерны посевной. Ильина Е. Я. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Биологически возможная семенная продуктивность люцерны зависит от возраста растений и коррелирует с изменением количества побегов кущения и ветвления одного растения. Потенциальные возможности образования семян полностью не реализуются и зависят от погодных условий во время цветения и плодоношения растений. Вследствие этого семенная продуктивность и урожаи семян люцерны неустойчивы.

Таблиц 1. Библ. 31 назв.

УДК 581.143.21

О влиянии гиббереллина на суточную периодичность и активность митотических делений в апикальной корневой меристеме мятлика лугового и полевицы белой. Серая Г. П., Зворская Е. А., Вакар Б. А. «Геоботаника, экология и морфология растений на Урале». Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

Рассмотрены экспериментальные данные о влиянии водного раствора гиббереллина на митотическую деятельность меристемы корней проростков полевицы белой и мятлика лугового. Выявлено, что 0,01%-ный раствор гиббереллина, не оказывая заметного влияния на суточную периодичность митозов, значительно снижает митотическую активность клеток апикальной корневой меристемы, что может явиться одной из причин торможения роста корешков у проростков злаков.

Таблиц 1. Илл. 1. Библ. 7 назв.

ВЫХОДИТ В СВЕТ

сборник статей сотрудников
Института экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Успехи интродукции растений на Урале и в Поволжье. 10 п. л. Цена 1 р.

Представлены материалы, отражающие основные результаты работ по интродукции растений, которые получены главным образом в ботанических садах и дендрариях региона. Значительное место занимают работы, касающиеся теоретических аспектов интродукции растений — их экологии, внутривидовой изменчивости и систематики, а также работы по новым проблемам интродукции, возникшим в связи с увеличением воздействия на окружающую среду антропогенного фактора. Подводятся итоги практических достижений в области интродукции растений за последние 10 лет.

Заявки направлять по адресу:
г. Свердловск, ГСП-169,
ул. Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР.

ГЕОБОТАНИКА, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ

Записки Свердловского отделения Всесоюзного ботанического общества, вып. 7

Утверждено к печати
Редакционно-издательским советом
Уральского научного центра АН СССР

Редактор В. С. Аллаярова
Обложка художника М. Н. Гарипова
Техн. редактор Н. Р. Рабинович
Корректоры Л. А. Урядова, Н. И. Гладких

РИСО УНЦ 826—19(77). Сдано в набор 25/VI 1976 г. НС 12020. Подписано к печати 1/II 1977 г. Формат 70×100/16. Усл.-печ. л. 10,0. Уч.-изд. л. 10,5. Тираж 1000. Бумага типографская № 2. Цена 1 р. 15 к. Зак. 490.

Свердловск, ГСП-169, ул. Первомайская, 91. РИСО УНЦ АН СССР

Типография изд-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, пр. Ленина, 49.